

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ СЕМЯЗАЧАТКОВ И ЗАРОДЫШЕВЫХ МЕШКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *SYRINGA* L

Жакова С.Н.¹, Новоселова Л.В.²

¹ ФГБОУ ВПО «Пермская государственная сельскохозяйственная академия имени академика Д.Н. Прянишникова», Пермь, Россия (614990, г. Пермь, ул. Петропавловская, 23), e-mail: S.Fetisova@mail.ru

² ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», Пермь, Россия (614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15), e-mail: Novoselova@psu.ru

Приведены результаты изучения эмбриологических особенностей строения и развития семязачатков и зародышевых мешков пяти видов и двух гибридов *Syringa* L., подрода *Syringa*, секции *Villosae* C.K. Schneid.: *S. josikaea* J. Jacq. ex Rehb., *S. emodi* Wall. ex Royle, *S. wolfii* C.K. Schneid., *S. sweginzowii* Koehne & Lingelsh., *S. villosa* Vahl, *S. × prestoniae* McKelvey (*S. komarowii* subsp. *reflexa* × *S. villosa*), *S. × henryi* C.K. Schneid. (*S. josikaea* × *S. villosa*) из коллекции сиригария Учебного ботанического сада имени профессора А.Г. Генкеля Пермского государственного национального исследовательского университета. Исследуемые виды и гибриды сирени характеризуются сходным развитием женских репродуктивных структур. Тип гинецея – синкарпный. Завязь верхняя, двугнездная, образуется в результате срастания двух плодолистиков. В одной завязи закладываются два семязачатка. Семязачатки анатропные, тенуинуцеллятные. Нуцеллус семязачатка представлен одним эпидермальным слоем из рано разрушающихся клеток. Семязачаток унитегмальный, интегумент массивный (многослойный). Археспориальная клетка одна, закладывается у большинства исследуемых видов и гибридов в третьей декаде мая, а у *S. villosa* – во второй декаде мая. Тетрада мегаспор линейная, функциональная мегаспора – халазальная. Зрелый зародышевый мешок имеет вытянутую форму. Он состоит из яйцеклетки и двух синергид в микропиллярной части, центральной клетки с двумя полярными ядрами, трех антипод в халазальной части. Слияние полярных ядер у всех исследуемых видов и гибридов обнаружено до оплодотворения: на стадии бутона (*S. wolfii*, *S. emodi*, *S. sweginzowii*), полуоткрытого цветка (*S. josikaea*) или открытого цветка (*S. villosa*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*). Нарушений в развитии семязачатков и зародышевых мешков, которые могли бы послужить причиной низкой завязываемости плодов у исследуемых видов и гибридов, не выявлено.

Ключевые слова: *Syringa* L., эмбриология, семязачатки, зародышевые мешки.

EMBRYOLOGICAL FEATURES OF THE STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF OVULES AND EMBRYO SACS OF SEVERAL SPECIES OF *SYRINGA* L.

Zhakova S.N.¹, Novoselova L.V.²

¹ Perm state agricultural academy named after academician D.N. Pryanishnikov, Russia (614990, Perm, Petropavlovskaya Str., 23), e-mail: S.fetisova@mail.ru

² Perm state national research university, Russia (614990, Perm, Bukirev Str., 15), e-mail: Novoselova@psu.ru

The results of the examination of embryological features of structure and growth of ovule and embryo sac of several species and hybrids of *Syringa* L., subgenus *Syringa*, *Villosae* C.K. Schneid. section: *S. josikaea* J. Jacq. ex Rehb., *S. emodi* Wall. ex Royle, *S. wolfii* C.K. Schneid., *S. sweginzowii* Koehne & Lingelsh., *S. villosa* Vahl, *S. × prestoniae* McKelvey (*S. komarowii* subsp. *reflexa* × *S. villosa*), *S. × henryi* C.K. Schneid. (*S. josikaea* × *S. villosa*) are presented in the article. The samples are taken from the collection of syringarium in the A.G. Genkel botanical garden of Perm state national research university. The examines species and hybrids of *Syringa* are characterized by a similar development of their feminine reproductive sphere. The gynecium type is syncarpous. The ovary is superior, bilocular, is formed from two carpels growing into one. A single ovary contains from 1 to 4 ovules, more frequently 2. The ovules are anatropous. Nucellus of an ovule consists of a layer of early dissolving cells. Single integument is well developed. There is only one archesporial cell, which arises in most species and hybrids on the third ten-day period of May, in *S. villosa* on the second ten-day period of May. Megaspore tetrad is linear, the functional megaspore is chalazal. A mature embryo sac is of prolonged shape and consists of an egg cell and two synergids in the micropylar part, a central cell with two polar nuclei, three antipodes in the chazal part. Nuclear fusion in all the analyzed species and hybrids is registered before fertilization, at the bud flower stage (*S. wolfii*, *S. emodi*, *S. sweginzowii*), at the half-open blossom stage (*S. josikaea*) and at the open blossom stage (*S. villosa*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*). No disturbances in the development of ovules and embryo sacs that may be a reason for the low seed production of the examined species and hybrids have were registered.

Keywords: *Syringa* L., embryology, ovules, embryo sacs.

Эмбриологические данные по роду *Syringa* L. фрагментарны, они приводятся в характеристике семейства *Oleaceae* [5; 6].

Более подробно этапы формирования и развития андроеца и гинецея рассмотрены у четырех видов – *S. vulgaris* L., *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb., *S. villosa* Vahl подрода *Syringa*, секции *Villosae* C.K. Schneid и *S. reticulate* H. Hara subsp. *amurensis* (Rupr.) P.S. Green & M.C. Chang из подрода *Ligustrina* (Rupr.) K. Koch в условиях Иркутска в 1960-е гг. [2-4; 8].

За последние годы исследования по данной тематике единичны: представлено развитие женской генеративной сферы, а также влияние высоких температур на формирование семязачатков сорта 'Mme Florent Stepmán' *S. vulgaris* L. в условиях Польши [9; 10].

Изучение женской генеративной сферы на всех этапах ее формирования позволяет оценить особенности строения и развития семязачатков и возможные аномалии, которые могут повлиять на формирование полноценных семян.

Цель исследований – изучить эмбриологические особенности строения и развития семязачатков и зародышевых мешков некоторых видов и гибридов *Syringa* в связи с низкими показателями семенной продуктивности.

Материалы и методы

Объектами исследований являются виды и гибриды *Syringa* L., подрода *Syringa*, секции *Villosae* C.K. Schneid.: *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb. (сирень венгерская), *S. emodi* Wall. ex Royle (сирень гималайская), *S. wolfii* C.K. Schneid. (сирень Вольфа), *S. sweginzowii* Koehne & Lingelsh. (сирень Звягинцева), *S. villosa* Vahl (сирень волосистая), *S. × prestoniae* McKelvey (*S. komarowii* subsp. *reflexa* × *S. villosa* (гибрид Престон)), *S. × henryi* C.K. Schneid. (*S. josikaea* × *S. villosa* (гибрид Генри)) из коллекции сирингария учебного ботанического сада имени профессора А.Г. Генкеля Пермского государственного национального исследовательского университета.

Возраст коллекции сирени составляет в среднем 15 лет. Все растения характеризуются хорошим ростом, развитием и цветением. Под наблюдением находились один-два куста каждого вида и гибрида, имеющие от 21 до 225 соцветий.

Исследования проводились в период с мая по август в 2012–2014 гг. Для цитозембриологических исследований фиксировали бутоны на разных стадиях развития (от 1 до 5 мм) и завязи цветков разных стадий раскрытия: раскрывшийся бутон (бутон с щелевидным отверстием), полуоткрытый цветок (цветок с наполовину распустившимися лепестками), открытый цветок (цветок с полностью распустившимися лепестками). Фиксацию проводили в фиксаторе Кларка (спирт 96%, 3 части; ледяная уксусная кислота, 1 часть). Изготовление постоянных препаратов проводилось в лаборатории цитогенетики и

генетических ресурсов растений Пермского государственного национального исследовательского университета. Парафинирование материала проводилось с использованием автоматической системы для гистологической обработки тканей Leica TP 1020 карусельного типа. Для изготовления срезов толщиной 8–10 мкм использовался ротационный микротом Leica RM. Окрашивание срезов проводилось гематоксилином по Гейденгайну и методом тройного окрашивания с использованием реактива Шиффа, алцианового синего и гематоксилина Эрлиха [7]. Использовали универсальный мультитейнер LEICA ST 2020. После окрашивания срезы заключали в синтетическую монтирующую среду «БиоМаунт». Всего было изготовлено и проанализировано более 1500 постоянных препаратов. Фотографии с препаратов сделаны с помощью светового микроскопа Olympus В×51 с системой визуализации изображения Olympus DP71 с использованием программы Cell В. Описание и измерения проводились при увеличении 100–1500.

Результаты исследования и их обсуждение

Исследуемые виды и гибриды сирени характеризуются сходным развитием женской генеративной сферы. Тип гинецея – синкарпный. Завязь верхняя, двугнездная, образуется в результате срастания двух плодолистиков. В одной завязи закладывается до четырех семязачатков, но чаще два. Семязачатки анатропные, tenuinucellatные. Нуцеллус зрелого семязачатка представлен одним эпидермальным слоем из рано разрушающихся клеток. Семязачаток унитегмальный. Единственный интегумент состоит из 9-12 слоев клеток. Интегументальный тапетум представлен слоем клеток вытянутой таблитчатой формы, дифференцируется в период мегаспорогенеза, окружает весь зародышевый мешок.

В таблице 1 представлены стадии развития семязачатков и зародышевых мешков исследуемых видов и гибридов.

Таблица 1

Стадии развития семязачатков и зародышевых мешков видов и гибридов *Syringa*

Состояние семязачатка	Развитие зародышевого мешка	<i>S. josikaea</i>	<i>S. emodi</i>	<i>S. wolfii</i>	<i>S. sweginzowii</i>	<i>S. villosa</i>	<i>S. × prestoniae</i>	<i>S. × henryi</i>
Премейотический период								
Прямое положение. Дифференциация интегумента, нуцеллуса	Археспориальная клетка → → мегаспороцит	Бутона 4 мм чшл:лп (2:1)*	Бутона 3 мм чшл:лп (3:1)	Бутона 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутона 2 мм чшл:лп (3:1)	Бутона 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутона 4 мм чшл:лп (1:1)	Бутона 4 мм чшл:лп (1:1)
Мейотический период								
Анатропное положение. Дифференциация проводящего пучка, интегументального тапетума	Тетрада мегаспор	Бутона 4 мм чшл:лп (2:1)	Бутона 4 мм чшл:лп (2:1)	Бутона 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутона 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутона 4 мм чшл:лп (1:2)	Бутона 5 мм чшл:лп (1:2)	Бутона 4 мм чшл:лп (1:1)
Постмейотический период								
Дегенерация нуцеллуса	Зародышевый мешок: одноядерный → → двуядерный → четырехядерный	Бутона 5 мм чшл:лп (1:1)	Бутона 5 мм чшл:лп (2:1)	Бутона 4 мм чшл:лп (1:1)	Бутона 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутона 4 мм чшл:лп (1:2)	Бутона 5 мм чшл:лп (1:2)	Бутона 4 мм чшл:лп (1:1)
	Зародышевый мешок зрелый семиклеточный, восьмиядерный (яйцевой аппарат из 3 клеток, центральная клетка с двумя полярными ядрами, антиподальный комплекс из 3 клеток)	Бутона 13–14 мм	Бутона 14–16 мм	Бутона 11–12 мм	Бутона 8–9 мм	Бутона 10–11 мм	Бутона 14–15 мм	Бутона 15–16 мм
	Двойное оплодотворение (разрушенные синергиды)	Бутона 13–14 мм	Бутона 14–16 мм	Открытый цветок	Открытый цветок	Открытый цветок	Открытый цветок	Открытый цветок

*чшл:лп – соотношение длины чашелистиков и лепестков.

Археспориальная клетка одна, закладывается у всех исследуемых видов и гибридов в третьей декаде мая, за исключением *S. villosa*, у которой этот процесс происходит во второй декаде мая (рис. 1.2). Без отделения париетальных клеток археспориальная клетка увеличивается в размерах и преобразуется в мегаспороцит (рис. 1.3).

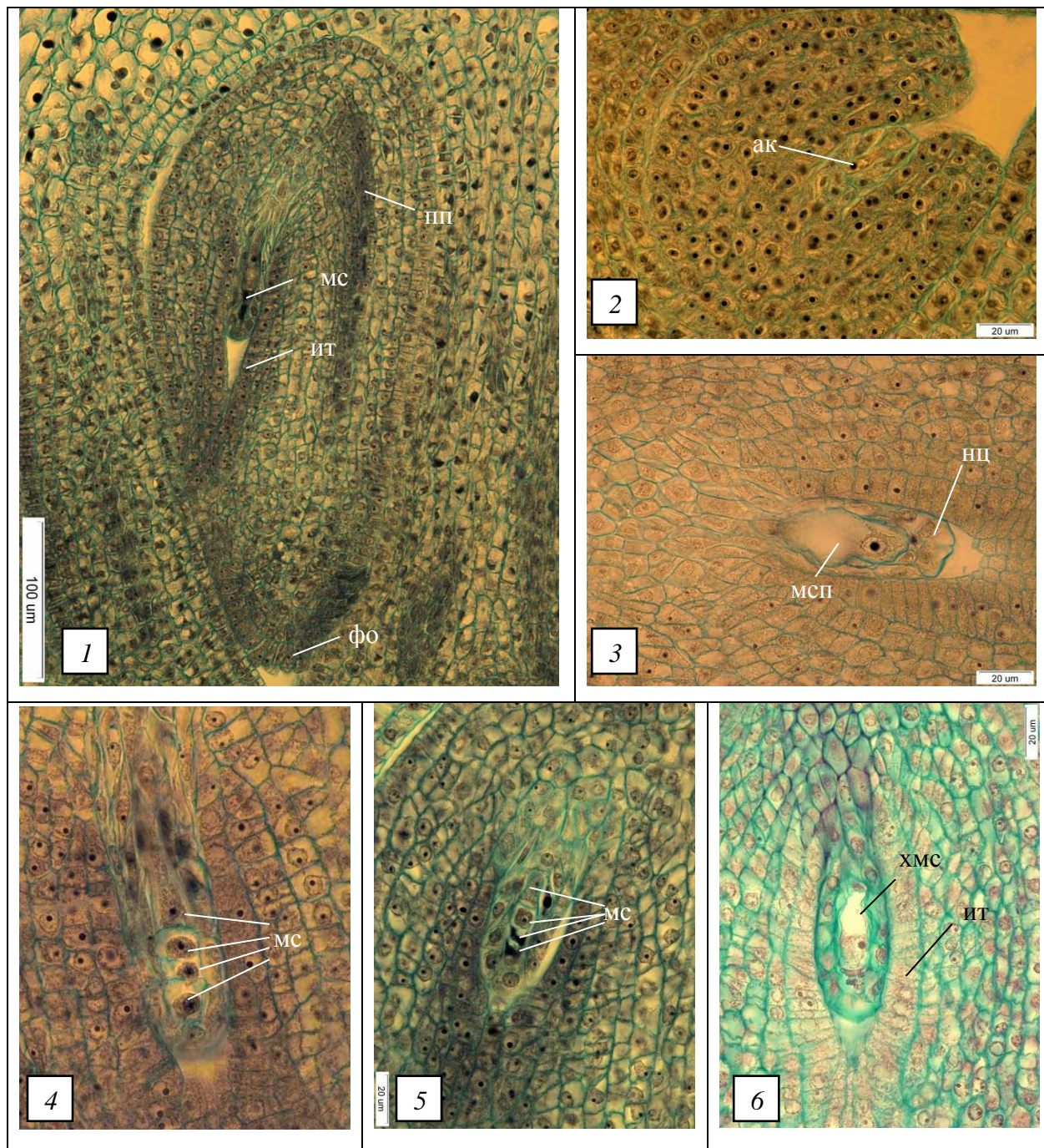


Рис. 1. Строение и развитие семязчатков некоторых видов и гибридов *Syringa*:

1 – семязчаток *S. wolfii*, бутон 3 мм ($\times 10$); 2 – семязчаток *S. villosa*, бутон, 3 мм ($\times 1500$); 3 – мегаспороцит в семязчатке *S. \times prestoniae*, бутон 5 мм ($\times 1500$); 4 – тетрада мегаспор в семязчатке *S. emodi*, бутон 4 мм ($\times 1500$); 5 – тетрада мегаспор в семязчатке *S. wolfii*, бутон 3 мм ($\times 1500$); халазальная мегаспора в семязчатке *S. \times henryi*, бутон 5 мм ($\times 1500$);

пп – проводящий пучок, мс – мегаспора, ит – интегументальный тапетум, ак – археспориальная клетка, мсп – мегаспороцит, нц – нуцеллус.

Мегаспороцит претерпевает два последующих деления мейоза, сопровождающихся цитокинезом, в результате чего образуется линейная тетрада мегаспор, не различающихся размерами (рис. 1.4). К этому времени в интегументе из клеток внутренней эпидермы дифференцируется интегументальный тапетум, представленный слоем клеток таблитчатой формы, что присуще всем видам и гибридам, за исключением *S. emodi*, характеризующегося формированием изодиаметрических клеток.

Начало развития зародышевому мешку даёт халазальная мегаспора (рис. 2. 4, 5, 6). Основная цитоплазма в ней сосредоточена вокруг ядра. Микропиллярные мегаспоры дегенерируют и отмирают (рис. 2.5). Халазальная мегаспора увеличивается, вакуолизируется, формируя одноядерный зародышевый мешок (рис. 2. 1, 2). Проводящий пучок состоит из 3–4 слоев удлинненных густоплазменных клеток; у *S. emodi* и *S. × prestoniae* дифференцируется по направлению к халазе, у *S. wolfii*, *S. sweginzowii*, *S. josikaea*, *S. villosa* и *S. × henryi* проходит через халазу.

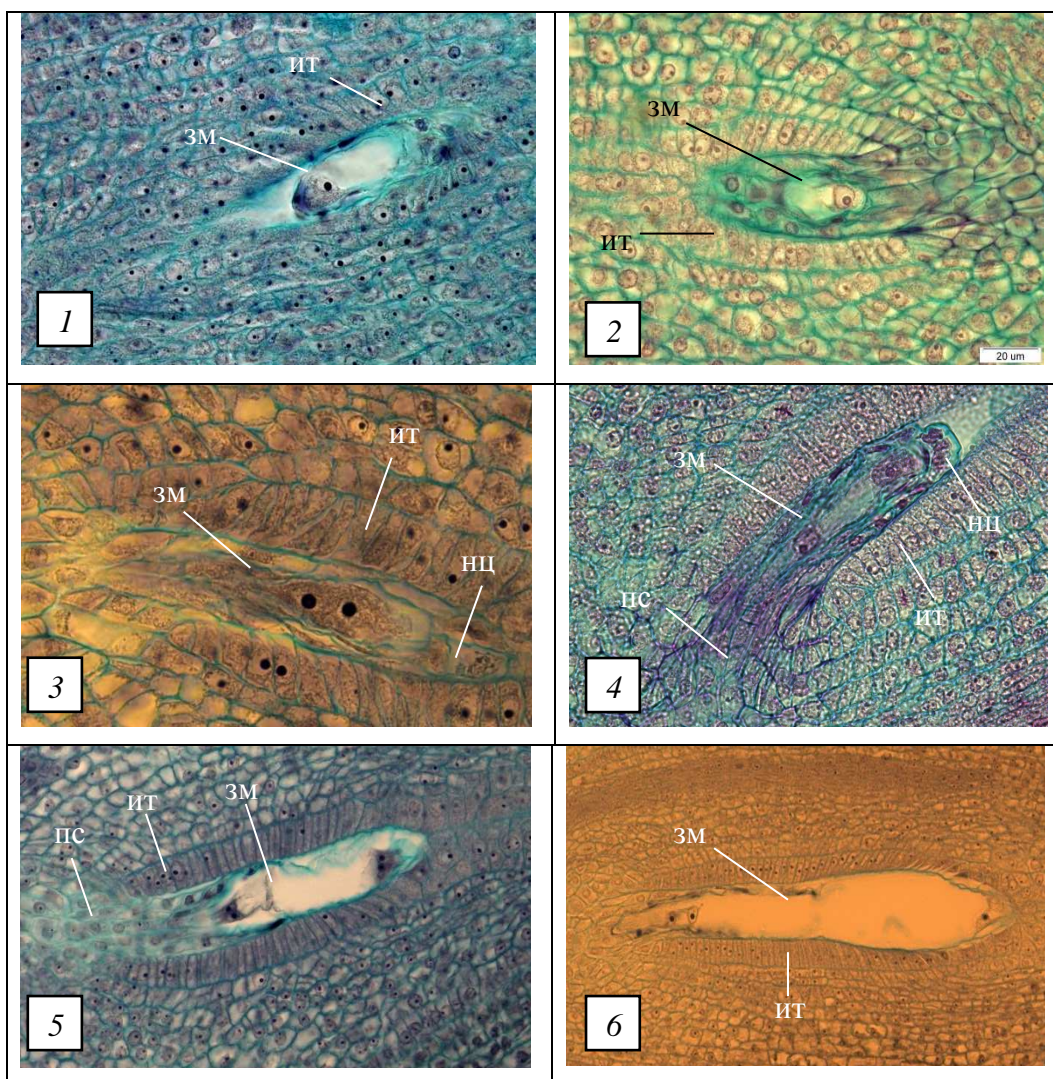


Рис. 2. Зародышевые мешки некоторых видов и гибрида *Syringa* на разных стадиях развития:

1 – одноядерный зародышевый мешок *S. villosa*, бутон, 5 мм (×1500); 2 – одноядерный зародышевый мешок *S. × henryi*, бутон 5 мм (×1500); 3 – двуядерный зародышевый мешок *S. emodi*, бутон 5 мм (×1500); 4 – двуядерный зародышевый мешок *S. × henryi*, бутон 5 мм (×1500); 5 – четырехъядерный зародышевый мешок *S. wolfii*, бутон 4 мм (×1500); 6 – четырехъядерный зародышевый мешок *S. × prestoniae*, бутон 5 мм (×1500);

зм – зародышевый мешок, ит – интегументальный тапетум, нц – нуцеллус.

После первого митотического деления образуется двуядерный зародышевый мешок с полярным расположением ядер (рис. 2. 3, 4). Деление ядер сопровождается образованием центральной вакуоли. У *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii*, *S. sweginzowii* и *S. villosa* происходит дегенерация клеток нуцеллуса, преимущественно в микропилярной части. У *S. villosa* клетки интегументального тапетума деформируются, не имеют четко выраженной формы и сдавливаются в микропилярной части. Зародышевый мешок разрастается в сторону микропиле, при этом длина его превышает ширину в 2–3 раза. После второго митотического деления образуется четырехъядерный зародышевый мешок (рис. 2.5). У *S. × prestoniae* длина его превышает длину двуядерного зародышевого мешка в два раза; клетки тапетума при этом сдавливаются в микропилярной части (рис. 2.6). Деления ядер происходят синхронно. Цитоплазма в центральной клетке зародышевого мешка находится вокруг полярных ядер, незначительная часть образует постенный слой. Таким образом, центральная часть клетки занята вакуолью. Остатки клеток нуцеллуса встречаются только в халазальной части.

Дальнейшее развитие зародышевого мешка у исследуемых видов и гибридов сопровождается интенсивным ростом в длину. У *S. josikaea* и *S. × prestoniae* центральная часть более узкая, а халазальная и микропилярная части расширены (рис. 3. 1, б). Интегумент один, включает 9–10 слоев клеток у *S. wolfii* и *S. villosa*; 10–11 слоев клеток – у *S. sweginzowii*, *S. × prestoniae* и *S. × henryi*; 11–12 слоев клеток у *S. josikaea* и *S. emodi*. Интегументальный тапетум дифференцируется по всей длине зародышевого мешка. В центральной и халазальной части клетки тапетума имеют вытянутую таблитчатую форму, в микропилярной части клетки сужаются. У *S. villosa* в большинстве случаев клетки интегументального тапетума деформированы, сдавлены. Микропиле у всех изученных видов и гибридов прямое, узкое, расположено на одной оси с халазой. В основании фуникулуса имеются радиально вытянутые эпидермальные клетки, образующие фуникулярный обтуратор (рис. 3. 1, 5). Клетки обтуратора имеют утолщенные наружные стенки и плотную цитоплазму.

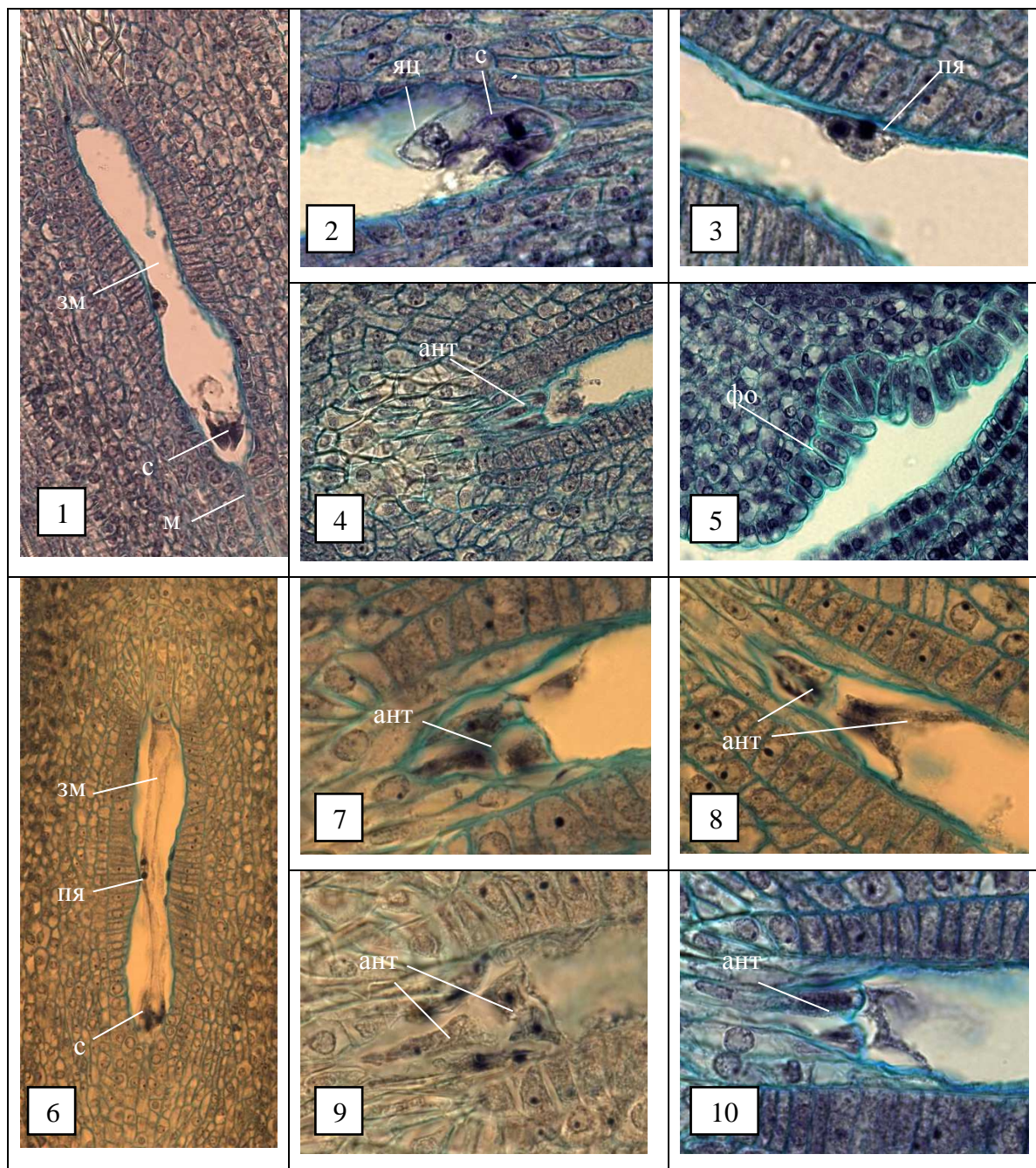


Рис. 3. Зрелые зародышевые мешки *S. josikaea* и *S. x prestoniae*:

S. josikaea: 1 – зародышевый мешок, открытый цветок ($\times 400$); 2 – яйцеклетка и синергиды ($\times 1500$); 3 – полярные ядра ($\times 1500$); 4 – антиподы ($\times 1500$); 5 – фуникулярный обтуратор ($\times 1500$).

S. x prestoniae: 6 – зародышевый мешок, открытый цветок ($\times 400$); 7 – 10 – антиподы ($\times 1500$);

зМ – зародышевый мешок, пя – полярные ядра, с – синергиды, яц – яйцеклетка, ант – антиподы, м – микропиле, фо – фуникулярный обтуратор.

Восьмиядерный зародышевый мешок наблюдается за два-три дня до распускания цветков; у *S. villosa* – в третьей декаде мая, у остальных видов и гибридов – в первой декаде июня. Его биполярная структура представлена тремя функционально объединёнными клеточными группами: яйцевой аппарат в микропиллярной части, центральная клетка с двумя полярными ядрами, три антиподы в халазальной части.

Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух синергид (рис. 3.2). Форма яйцеклетки грушевидная, ядро расположено в апикальной части, а вакуоль – в базальной части. Синергиды расположены рядом с яйцеклеткой, имеют вытянутую форму, суженные к микропиле и расширяющиеся к основанию. Ядра расположены в базальной части, а вакуоли – в апикальной.

Полярных ядер два (рис. 3.3). Они крупные, одинаковой величины, располагаются в средней части зародышевого мешка. Слияние полярных ядер зафиксировано до момента оплодотворения, на стадии бутона (*S. wolfii*, *S. emodi*, *S. sweginzowii*), полуоткрытого цветка (*S. josikaea*) и открытого цветка (*S. villosa*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*).

Три клетки антипод почти у всех видов и гибридов имеют вытянутую форму, расположены Т-образно (рис. 3.4). Дегенерируют антиподы до оплодотворения: в бутоне (*S. josikaea*, *S. villosa*, *S. sweginzowii*) и даже в открытом цветке (*S. wolfii*, *S. emodi*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*). Отмечена различная форма и расположение антипод относительно друг друга у *S. × prestoniae*. (рис. 3. 7–10).

Таким образом, зародышевый мешок у изученных видов и гибридов моноспорический, развивается по Polygonum-типу. Возможным нарушением в развитии зародышевого мешка является деформация интегументального тапетума у *S. villosa*.

Оплодотворение *Syringa* двойное, порогамное. Один спермий сливается с яйцеклеткой, формируя зиготу, второй – с центральной клеткой или с вторичным ядром или двумя полярными ядрами, образуя первичную клетку эндосперма. Свидетельством двойного оплодотворения у всех изученных видов и гибридов являются зафиксированные разрушенные синергиды на стадии бутонов и открытых цветков (рис. 4. 1–3). Развитие зародыша наблюдали в зеленых семенах (рис. 4.4).

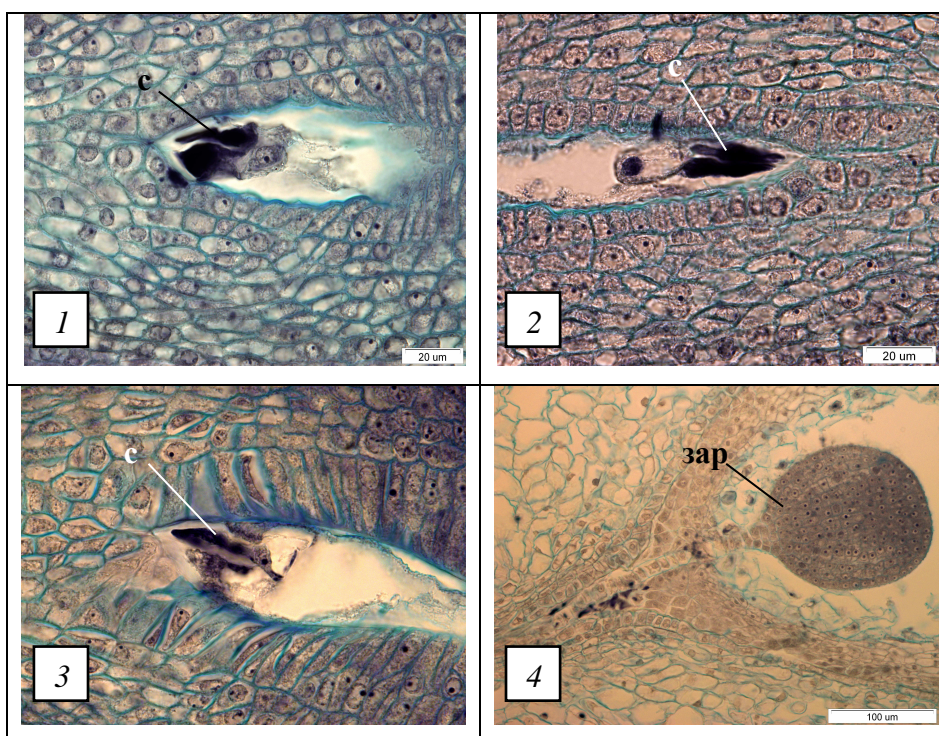


Рис. 4. Разрушенные синергиды в зародышевых мешках

и зародыш у некоторых видов и гибридов *Syringa*:

1 – разрушенные синергиды *S. × prestoniae*, открытый цветок (×1500); 2 – разрушенные синергиды *S. josikaea*, бутон (×1500); 3 – разрушенные синергиды *S. sweginzowii*, открытый цветок (×1500); 4 – зародыш *S. wolfii*, зеленые семена (×400);

с – синергида, зар – зародыш.

Исследуемые виды и гибриды *Syringa* характеризуются достаточно высокими потенциальными возможностями плодообразования [1]. Однако степень реализации репродуктивного потенциала невысока. Изучение плодоцветения *Syringa* в 2012–2014 гг. показало, что большая часть растений имеет невысокую завязываемость плодов, которая варьирует по годам (от 1 до 48%). Более низкой завязываемостью плодов характеризуются *S. sweginzowii* и *S. wolfii*, показатель плодоцветения у которых за все годы наблюдений не превышает 12 и 18% соответственно. Сравнительно большим процентом плодоцветения характеризуется *S. emodi* – от 28 до 48%. При изоляции соцветий в период цветения 2013–2014 гг. завязались лишь единичные плоды.

Одной из причин неполной реализации репродуктивного потенциала у *Syringa* может быть эпизодическая посещаемость растений насекомыми в городе.

Выводы

1. Для видов и гибридов *Syringa* характерен синкарпный гинецей. Завязь верхняя, двугнездная, образуется в результате срастания двух плодолистиков. В одной завязи закладываются 1–4 семязачатка, чаще два.

2. Семязачатки анатропные, tenuinuцеллятные и унитегмальные. Нуцеллус представлен одним слоем из рано разрушающихся клеток. Единственный интегумент состоит из 9-12 слоев клеток. Интегументальный тапетум представлен слоем клеток вытянутой таблитчатой формы, дифференцируется в период мегаспорогенеза, окружает весь зародышевый мешок. У всех изученных видов и гибридов в основании фуникулуса имеются радиально вытянутые эпидермальные клетки, образующие фуникулярный обтуратор.

3. Проводящий пучок состоит из 3–4 слоев удлинённых прокамбиальных клеток; у *S. emodi* и *S. × prestoniae* дифференцируется по направлению к халазе, у *S. wolfii*, *S. sweginzowii*, *S. josikaea*, *S. villosa* и *S. × henryi* проходит через халазу.

4. Археспориальная клетка одна, закладывается у большинства исследованных видов и гибридов в третьей декаде мая, у *S. villosa* – во второй декаде мая.

5. Тетрада мегаспор линейная, функциональная мегаспора – халазальная.

6. Халазальная мегаспора является материнской клеткой зародышевого мешка. Митотические деления в зародышевом мешке наблюдались у *S. sweginzowii* в бутонах длиной 3 мм, у *S. villosa*, *S. wolfii* и *S. × henryi* – в бутонах длиной 4 мм, у *S. josikaea*, *S. emodi* и *S. × prestoniae* – в бутонах длиной 5 мм.

7. Зрелый зародышевый мешок вытянутой формы; состоит из яйцеклетки и двух синергид в микропилярной части, центральной клетки с двумя полярными ядрами, трех антипод в халазальной части. У *S. josikaea* и *S. × prestoniae* центральная часть более узкая, халазальная и микропилярная расширены. Слияние полярных ядер обнаружено до момента оплодотворения на стадии бутона (*S. wolfii*, *S. emodi*, *S. sweginzowii*), полуоткрытого цветка (*S. josikaea*) и открытого цветка (*S. villosa*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*).

8. Нарушений в развитии семязачатков и зародышевого мешка, которые могли бы послужить причиной низкой завязываемости плодов у исследованных видов и гибридов, не выявлено.

Список литературы

1. Жакова С.Н. Плодоцветение видов, гибридов, сортов *Syringa* L. в сирингарии Ботанического сада ПГНИУ / С.Н. Жакова, Л.В. Новоселова, И.В. Карпович // Вестник Пермского университета. Сер.: Биология. – 2013. – № 3. - С. 12-17.

2. Иванов М.А. К цитоэмбриологии сирени. Сирень амурская (*Syringa amurensis* R.) / М.А. Иванов, Е.А. Шаренкова // Известия биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете им. А.А. Жданова. – 1969. – Т. XXIII, вып. 3. - С. 32-47.
3. Иванов М.А. К цитоэмбриологии сирени. Сирень венгерская (*Syringa josikaea* Jacq.) и сирень волосистая (*Syringa villosa* Vahl.) / М.А. Иванов, Е.А. Шаренкова // Известия биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете им. А.А. Жданова. – 1969. – Т. XXIII, вып. 3. - С. 19-31.
4. Иванов М.А. К цитоэмбриологии сирени. Сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.) / М.А. Иванов, Е.А. Шаренкова // Известия биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете им. А.А. Жданова. – 1969. – Т. XXIII, вып. 3. - С. 3-18.
5. Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. – Барнаул : Артика, 2009. – С. 445-447.
6. Литвиненко Н.М. Семейство *Oleaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae – Asteraceae*. - Л. : Наука, 1987. – С. 154-158.
7. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина и др. - М. : Изд-во МГУ, 2004. – С. 158.
8. Шаренкова Е.А. Биология цветения и эмбриология некоторых видов сирени / Е.А. Шаренкова, М.А. Иванов // Бюллетень главного ботанического сада. Вып. 76. – М. : Наука, 1970. – С. 41-51.
9. Jędrzejuk A. High temperatures applied at fall forcing disturb ovule development in *Syringa vulgaris* L. “Mme Florent Stepman” / A. Jędrzejuk, A.J. Lukaszewska // Acta Physiol Plant. – 2008. - № 66. – P. 673–678.
10. Jędrzejuk A. Development of flower Organs in Common Lilac (*Syringa vulgaris* L.) cv. Mme Florent Stepman / A. Jędrzejuk, W. Szlachetka // Acta biologica cracoviensia. Series Botanica. – 2005. - Vol. 2, № 47. – P. 41-52.

Рецензенты:

Шамров И.И., д.б.н., профессор, заведующий кафедрой ботаники, ФГБОУ ВПО «Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена», г. Санкт-Петербург;

Круглова Н.Н., д.б.н., профессор, заведующая лабораторией экспериментальной эмбриологии растений, ФГБУН ВПО «Институт биологии Уфимского научного центра РАН», г. Уфа.