

Оригинальная статья / Original article
УДК 582.916.16:57.017.6:581.14(477.75)
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-101-111

Стратегия генезиса мужской генеративной сферы зимнецветущего кустарника *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) в условиях Южного берега Крыма

Татьяна Н. Кузьмина

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Ялта, Россия

Контактное лицо

Татьяна Н. Кузьмина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, сектор структурной ботаники и репродуктивной биологии, лаборатория биохимии, физиологии и репродуктивной биологии растений, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН; 298648 Россия, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52. Тел. +79787391412
Email tnkuzmina@rambler.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0625-8961>

Формат цитирования

Кузьмина Т.Н. Стратегия генезиса мужской генеративной сферы зимнецветущего кустарника *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) в условиях Южного берега Крыма // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 101-111. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-101-111

Получена 7 октября 2021 г.
Прошла рецензирование 16 декабря 2021 г.
Принята 15 февраля 2022 г.

Резюме

Цель. Анализ динамики роста и развития пыльников зимнецветущего кустарника *Jasminum nudiflorum* в условиях Южного берега Крыма в связи с определением адаптивной стратегии генезиса мужской генеративной сферы вида.

Материалы и методы. Определение стадий генезиса пыльников *Jasminum nudiflorum* проводили в ходе еженедельного анализа временных и постоянных препаратов бутонов, собранных период с июня по декабрь 2018–2020 гг. Динамику роста пыльников рассчитывали, исходя из фактических данных их длин, как величину прироста за промежутки времени, отнесенную к единице времени.

Результаты. Генезис пыльников *J. nudiflorum* занимает 6–7 месяцев и характеризуется чередованием периодов снижения и повышения интенсивности роста. Установлена высокая положительная корреляция длин пыльников *J. nudiflorum* и стадий их развития ($r=0,94$). Премейотический период длится с II декады июня по III декады августа. В нем можно выделить фазу покоя, которая приходится на III декаду июля – I декаду августа, после чего активизируется рост и дифференциация тканей пыльников. В период микроспорогенеза (I–II декады октября) интенсивность роста достигает максимальных значений. Среднесуточная температура воздуха в этот период составляет +16...+18°C. В постмейотический период (II декада октября – III декада декабря), когда происходит дифференциация гаметофита, отмечается снижение относительной скорости роста пыльников. Зимой пыльники находятся на стадии вакуолизированных микроспор, которые выдерживают кратковременные заморозки без снижения качества продуцируемой пыльцы.

Выводы. Стратегия генезиса мужской генеративной сферы у зимнецветущего кустарника характеризуется чередованием периодов усиления и снижения интенсивности их роста, которые приурочены к определенным стадиям развития и сезонам года и носят адаптивный характер, направленный на снижение стрессового влияния метеоклиматических факторов, что важно для образования фертильного гаметофита.

Ключевые слова

Пыльник, сезонная динамика, рост, развитие, генезис, микроспорогенез, *Jasminum*.

The strategy of the genesis of the male generative sphere of the winter-flowering shrub *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) under the conditions of the Southern coast of Crimea

Tatyana N. Kuzmina

Nikita Botanical Gardens, National Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

Principal contact

Tatyana N. Kuzmina, Candidate of Biology Sciences, Senior Research Fellow, Sector of Structural Botany and Plant Reproductive Biology, Laboratory of Biochemistry, Physiology and Plants Reproductive Biology, Nikita Botanical Gardens, National Scientific Centre, Russian Academy of Sciences; 52 Nikitsky Spusk St, Yalta, Crimea, Russia 298648. Tel. +79787391412
Email tnkuzmina@rambler.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0625-8961>

How to cite this article

Kuzmina T.N. The strategy of the genesis of the male generative sphere of the winter-flowering shrub *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) under the conditions of the Southern coast of Crimea. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 101-111. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-101-111

Received 7 October 2021

Revised 16 December 2021

Accepted 15 February 2022

Abstract

Aim. Analysis of the dynamics of growth and development of anthers of the winter-flowering shrub *Jasminum nudiflorum* in the conditions of the Southern coast of Crimea in connection with the determination of an adaptive strategy for the genesis of the male generative sphere of the species.

Material and Methods. The stages of genesis of *Jasminum nudiflorum* anthers were determined during the weekly analysis of temporary and permanent preparations of buds collected from June to December 2018–2020. The dynamics of the growth of anthers was determined by calculating the relative growth rate (R), based on the actual data of their lengths.

Results. The genesis of *J. nudiflorum* anthers takes 6–7 months and is characterized by alternating periods of decreasing and increasing growth intensity. A high positive correlation was established between the lengths of *J. nudiflorum* anthers and their development stages ($r=0,94$). The premeiotic period lasts from the 2nd decade of June to the 3rd decade of August. In it, it is possible to distinguish the resting phase, which falls on the 3rd decade of July – I decade of August, after which the growth and differentiation of anther tissues is activated. During the period of microsporogenesis (1st – 2nd decades of October), the growth intensity reaches its maximum values. The average daily air temperature during this period is +16...+18°C. In the post-arctic period (2nd decade of October – 3rd decade of December), when the differentiation of the gametophyte occurs, there is a decrease in the relative growth rate of anthers. In winter, the anthers are at the stage of vacuolated microspores, which can tolerate short-term freezing without reducing the quality of pollen.

Conclusions. The strategy of the genesis of the male generative sphere in the winter-flowering shrub is characterized by alternating periods of increase and decrease of the intensity of their growth, which are timed to certain stages of development and seasons of the year and are adaptive in nature, aimed at reducing the influence of stress from meteorological and climatic factors, which is important for the production of a fertile gametophyte.

Key Words

Anther, seasonal dynamics, growth, development, genesis, microsporogenesis, *Jasminum*.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что ритмы цветения покрытосеменных растений являются результатом эволюционно сложившейся адаптивной реакции растения на колебания сезонных и суточных экологических факторов. В зависимости от времени года, когда начинается функциональная активность генеративных элементов цветка (пыльников и семязачатков), выделяют весеннее, летнее, осеннее и зимнее цветение, а также различные межсезонные его варианты [1]. Переход растений к цветению генетически детерминирован и проходит под контролем эндогенных (гормональных) и экзогенных (экологических) факторов, которые приводят к экспрессии генов цветения и роста [2; 3]. Однако для объяснения адаптивной стратегии репродуктивной сферы к сезонным процессам важно учитывать не только переход растения к цветению, но и характер динамики основных и критических стадий генезиса генеративных элементов. Так, для древесных растений умеренной климатической зоны выделяют три типа адаптации генезиса мужской генеративной сферы в зависимости от сезона, когда проходит микроспорогенез и созревание пыльцевых зерен. Показано, что чем раньше начинается цветение вида, тем более сформирован у него мужской гаметофит в осенне-зимний период [4-6]. При этом для растений, цветущих зимой и ранней весной, не редки случаи, когда при заморозках происходит повреждение бутонов, цветков и генеративных побегов [7]. В связи с тем, что основная функция генеративной сферы любого вида заключается в продуцировании фертильных гаметофитов, то интерес вызывает наличие адаптивных процессов, направленных на снижение вероятных метео-климатических стрессовых факторов, главным образом, для критических стадий развития у зимнецветущих видов.

На Южном берегу Крыма произрастает более 100 видов и форм растений, у которых цветение приходится на зимний и ранне-весенний периоды, большинство из которых являются интродуцентами [8]. К их числу относится листопадный кустарник – *Jasminum nudiflorum* Lindl., или жасмин голоцветковый, из семейства Oleaceae. Его естественным ареалом является территория областей Китая: Гансу (Gansu), Шэньси (Shaanxi), Сычуань (Sichuan), юго-восточный Тибет (SE Xizang), северо-западный Юньнань (NW Yunnan) [9]. Растение широко используют для озеленения. Кустарник наиболее привлекателен с декабря по апрель, когда на его безлиственных голых побегах распускаются ярко-желтые цветки [9; 10]. У *J. nudiflorum* при понижении температуры воздуха до -5°C...-7°C отмечаются повреждение цветков, однако для бутонов такие заморозки не являются критическими [3; 11; 12].

Целью данного исследования был анализ динамики роста и развития пыльников зимнецветущего кустарника *Jasminum nudiflorum* в соответствии с метео-климатическими условиями Южного берега Крыма в связи с определением адаптивной стратегии генезиса генеративной сферы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования были пыльники *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae), произрастающие на территории арборетума Никитского ботанического

сада (Республика Крым, г. Ялта; 44°30' с.ш., 34°14' в.д.). Сбор генеративных почек и бутонов для анализа их пыльников проходил еженедельно в период с июня по декабрь в 2018–2020 гг.

Для морфометрических измерений и определения стадии генезиса пыльника собранные почки или бутоны фиксировали в уксусном спирте (alcohol 96% : acetic acid – 3:1). Зафиксированный материал использовали для приготовления временных препаратов пыльников, окрашенных 1% ацетоорсеином. Еженедельно анализировали пыльники из 18–24 бутов.

Фиксацию материала для цитозембриологических исследований проводили смесью Ф.А.А. (ООО «ПЛК», Россия). Детальный анализ особенностей генезиса пыльника осуществляли на постоянных препаратах, для приготовления которых растительный материал обезвоживали с помощью ряда смен изопропилового спирта. Для перевода материала в парафин в качестве промежуточной среды использовали ксилол. Срезы делали толщиной 7–10 мкм, используя ротационный полуавтоматический микротом RMD-3000 (ООО «МедТехникаПоинт», Россия). Окраску постоянных препаратов проводили гематоксилином и алциановым синим [13].

Стадии развития пыльника определяли на временных и постоянных препаратах с помощью микроскопа AxioScope A.1 (Zeiss, Германия). Микрофотографии срезов пыльников получены системой анализа изображений AxioCamERc5s (Carl Zeiss, Germany). Морфометрические измерения пыльников делали с помощью программного приложения AxioVision Rel. 4.8.2. (Zeiss, Германия).

Динамику ростовых процессов оценивали по относительной скорости роста (R), вычисление которой проводили, исходя из данных длин пыльников. Вычисляли относительную скорость роста (R) пыльников как величину прироста за промежуток времени, отнесенную к единице времени по формуле:

$$R = \frac{l_2 - l_1}{l_1 t},$$

где l_1 , l_2 – предыдущая и последующая величины; t – интервал времени в сутках [14].

Основываясь на метеоданных агроклиматической станции «Никитский ботанический сад» (форма ТСХ-8), на рисунке 1 представлены среднесуточные температуры воздуха и количество осадков в период проведения исследования (2018–2020 гг.). Соотношение продолжительности дня и ночи определяли согласно данным сайта <http://world-weather.ru> для п.г.т. Никита (44°30' с.ш. и 34°14' в.д.). Статистическую обработку данных, корреляционный анализ, построение кривых роста и относительной скорости роста, а также их аппроксимация методом наименьших квадратов осуществлялась с помощью программного приложения Statistica 10.0 (StatSoft. Ins., США). Доверительная вероятность $P=0.95$.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что для выполнения своей дефинитивной функции – образования фертильного гаметофита – в пыльнике проходит ряд процессов, связанных с

формированием и созреванием стенки микроспорангия и пыльцевых зерен. Согласно современной терминологии, в развитии пыльника выделяют три периода: премейотический, мейотический и постмейотический [15]. Премейотический период характеризуется закладкой археспориальной ткани и рядом последовательных митотических делений клеток, в ходе которых образуются слои стенки микроспорангия и спорогенная ткань. В мейотический период развития пыльника происходит микроспорогенез, в результате которого формируются гаплоидные микроспоры, а также дальнейшая дифференциация клеточных слоев микроспорангиев. Для постмейотического периода

характерна дегенерация слоев клеток стенки микроспорангия, а микроспоры переходят к дифференцирующему митозу, приводящему к образованию двухклеточных пыльцевых зерен. Завершается созревание пыльцевых зерен делением генеративной клетки на два спермия. На рисунке 2 представлена кривая роста пыльников *J. nudiflorum* от их закладки до созревания и начала пыления. Установлена тесная положительная зависимость стадии развития пыльника и его длины ($r=0,94$). В таблице 1 указаны длины пыльников, соответствующие основным стадиям его генезиса.

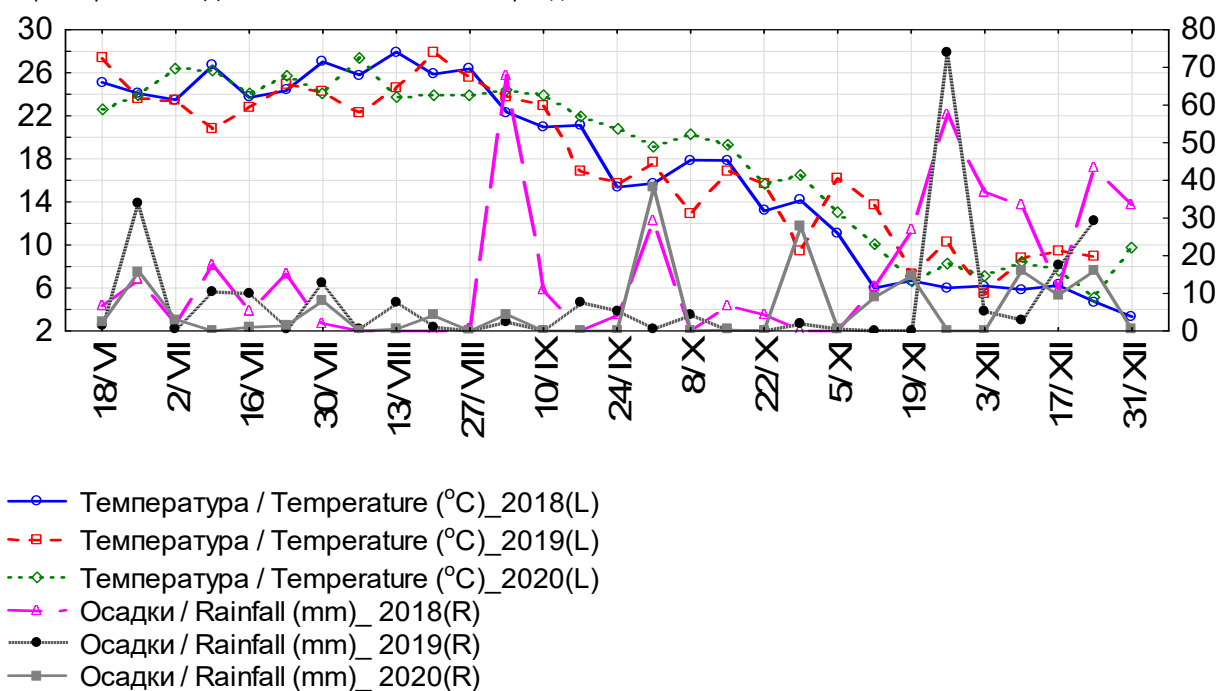


Рисунок 1. Среднесуточная температура воздуха и количество осадков в период формирования пыльников *J. nudiflorum* на Южном берегу Крыма в 2018–2020 гг.
Ось X – даты наблюдений; Ось Y: правая (R) – температура воздуха (°C); левая (L) – количество осадков (мм)
Figure 1. Daily mean temperature of air and rainfall during in the anthers formation of *J. nudiflorum* on the Southern Coast of the Crimea in 2018–2020
X axis – dates of observations; Y axis: right (R) – air temperature (°C); left (L) – rainfall (mm)

Выявлено, что к числу внешних факторов, оказывающих влияние на рост и развитие пыльников, относятся: среднесуточные температуры воздуха за неделю, предшествующую наблюдению ($r=-0,92$); продолжительность светового дня ($r=-0,86$); продолжительность солнечного сияния за неделю ($r=-0,85$). Слабее выражена зависимость стадии развития пыльника от влажности воздуха ($r=0,73$) и количества осадков ($r=0,40$).

Генеративные почки у *J. nudiflorum* закладываются в пазухах листьев в III декаде мая – I декаде июня, а формирование примордиев пыльников у *J. nudiflorum* происходит в II декаде июня. На этом этапе развитие пыльника сопровождается дифференциацией инициальной клетки в субэпидермальном слое примордия. Деление инициальной клетки приводит к образованию первичной париетальной и археспориальной клеток. Деление клеток первичного париетального слоя дает начало клеткам вторичного париетального слоя и тапетума. Вторичный париетальный слой, в свою очередь, участвует в закладке эндотеция и среднего слоя стенки микроспорангия. Спорогенная

ткань является производной археспориальных клеток (рис. 3).

Характерно, что с момента закладки примордиев до III декады июля – I декады августа пыльники находятся на стадии инициальной клетки и первых ее делений. Ростовая активность пыльника в это время снижена, что позволяет определить этот период как пассивную фазу, или период покоя (рис. 4). В конце августа – первых числах сентября наблюдается активизация роста пыльников, которая сопровождается митотическими делениями как клеток слоев стенки пыльника, так и спорогенной ткани. Тенденция повышения прироста продолжается до стадии сформированного пыльника. В целом продолжительность премейотического периода составляет 3–3,5 месяца. Микроспороциты переходят к мейотическому делению, как правило, в I декаде октября, когда среднесуточная температура воздуха составляет +16...+18°C. В этот период у *J. nudiflorum* отмечается максимальная интенсивность роста пыльников (см. рис. 2). Микроспорогенез у *J. nudiflorum* сопровождается транс-

формацией клеток тапетальной ткани и облитерацией средних слоев стенки микроспорангия (рис. 5).

Во II–III декадах октября пыльники *J. nudiflorum* переходят в постмейотический период развития, который характеризуется снижением ростовой активности пыльников. Процессы, происходящие в пыльниках, направлены на созревание

микроспорангиев и мужского гаметофита, в том числе происходит лизис тапетальных клеток, а в эндотеции формируются фиброзные утолщения клеточных стенок эндотеция (рис. 6). Созревание гаметофитов у *J. nudiflorum* происходит в I–III декадах декабря, когда, температура воздуха составляет $+7,65 \pm 0,90^\circ\text{C}$ и продолжительности светового дня составляет 8 часов.

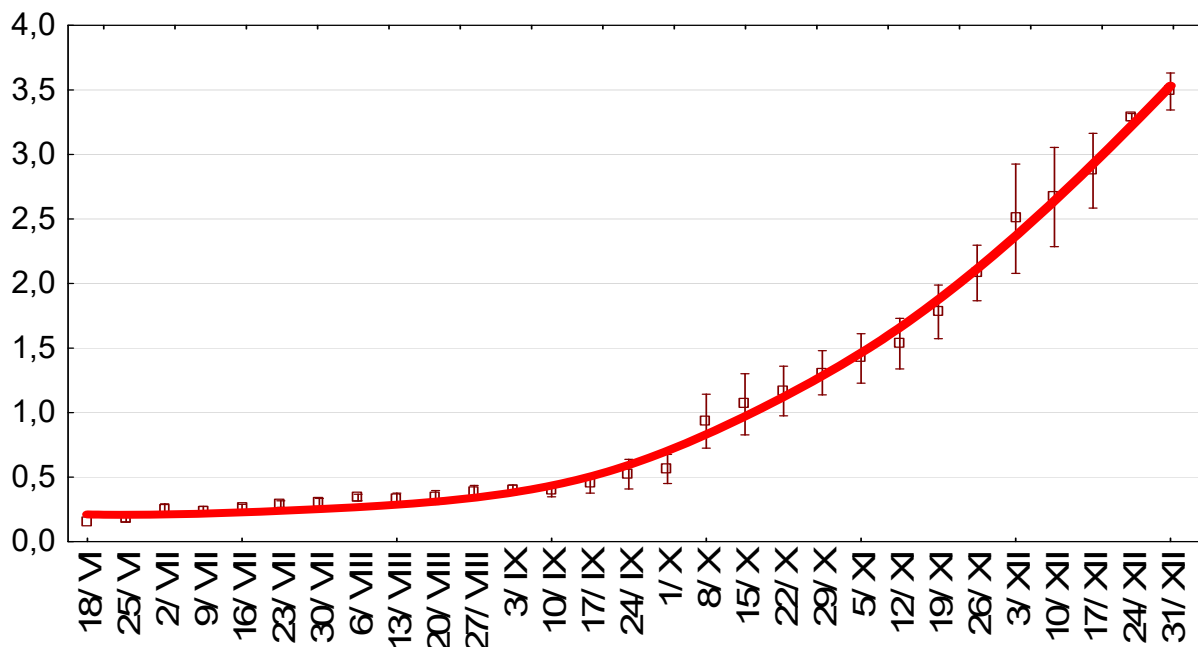


Рисунок 2. Средние фактические значения длин пыльников *J. nudiflorum* и линия тренда их роста
Ось X – даты наблюдения; Ось Y – средние значения длин пыльников (мм) \pm стандартная ошибка среднего;
красная линия – линия тренда

Figure 2. Average actual values of anthers lengths of *J. nudiflorum* and a line of a trend of their growth
X-axis – dates of observations; Y-axis – averages value of lengths anthers (mm) \pm a standard error of an average;
a red line – a trend line

Таблица 1. Длины пыльника *J. nudiflorum* на различных стадиях развития

Table 1. Lengths of anthers of *J. nudiflorum* at various stages of development

| Стадия развития Development stage | Длина пыльника (мм) Length of anther (mm) | Количество Amount | Минимальная длина (мм) The minimum length (mm) | Максимальная длина (мм) The maximum length, (mm) | Стандартное отклонение Standard deviations | Стандартная ошибка Standard error |
|--------------------------------------|--|----------------------|---|---|---|--------------------------------------|
| 1 | 0,18 | 270 | 0,07 | 0,26 | 0,04 | 0,00 |
| 2 | 0,41 | 837 | 0,25 | 0,88 | 0,13 | 0,00 |
| 3 | 0,97 | 48 | 0,90 | 1,10 | 0,05 | 0,01 |
| 4 | 1,14 | 34 | 0,99 | 1,29 | 0,07 | 0,01 |
| 5 | 1,24 | 89 | 1,13 | 1,33 | 0,05 | 0,01 |
| 6 | 1,46 | 152 | 1,24 | 1,71 | 0,09 | 0,01 |
| 7 | 1,89 | 217 | 1,55 | 2,39 | 0,19 | 0,01 |
| 8 | 3,08 | 194 | 2,15 | 4,06 | 0,46 | 0,03 |

Примечание: Стадии развития: 1 – археспориальные клетки; 2 – спорогенные клетки; 3 – микроспорогенез;

4 – молодые микроспоры; 5 – вакуолизированные микроспоры; 6 – дифференцирующий митоз;

7 – двухклеточные пыльцевые зерна; 8 – трехклеточные пыльцевые зерна

Note: Development stages: 1 – archesporial cell; 2 – sporogenous cell; 3 – microsporogenesis; 4 – the stage of young microspores;

5 – vacuolized of microspores; 6 – the stage of differentiating mitosis; 7 – two-celled pollen grains; 8 – three-celled pollen grains

Более 80% пыльцевых являются морфологически нормальными [12]. Следовательно, продолжительность постмейотического периода у *J. nudiflorum* составляет 3 месяца. Однако, бутоны *J. nudiflorum* могут находиться на стадии вакуолизированных микроспор продолжительное время, что обеспечивает продолжительное цветение вида в течение всей зимы и в весенние месяцы, что позволяет им переносить

заморозки и возобновлять цветение без снижения качества пыльцевых зерен.

Таким образом, генезис пыльников *J. nudiflorum* сопровождается чередованием усиления и снижения ростовой активности, что позволяет выявить фазы покоя, которые приходятся на премейотический и постмейотический период. Так, в премейотический период с закладки примордиев пыльников до

формирования спорогенной ткани, рост пыльников *J. nudiflorum* замедляется. Известно, что для растений умеренной климатической зоны наибольшие риски для формирования репродуктивной сферы представляют низкие температуры, характерные для осенне-зимнего сезона. В этих условиях, у ряда видов в холодное время года пыльники находятся на стадии спорогенной ткани, что отмечают, в частности, у *Ribes nigrum* [5]. Устойчивость спорогенной ткани к стрессовым воздействиям связана с низкой метаболической активностью её клеток. Известно, что эндоплазматический ретикулум клеток спорогенной ткани находится в неактивном состоянии. Аналогичные образования отмечают и в клетках тапетума ряда древесных

растений в период покоя [4-6; 16]. Для растений в условиях западного южного бережного субтропического района Крыма с жарким и засушливым летом и слабо выраженным зимним периодом, наиболее неблагоприятным по метеорологическим факторам является лето. Так, среднесуточные температуры июля и августа, самых теплых месяцев для ЮБК, составляют +23...+25°C, когда максимальные температуры воздуха могут достигать +37...+40°C, а коэффициент увлажнения может снижаться до 0,26–0,30 [17; 18]. Поэтому, приуроченность стадии спорогенной ткани пыльников *J. nudiflorum*, к летнему сезону можно рассматривать как одну из ключевых черт адаптации вида к гидротермическим условиям региона.

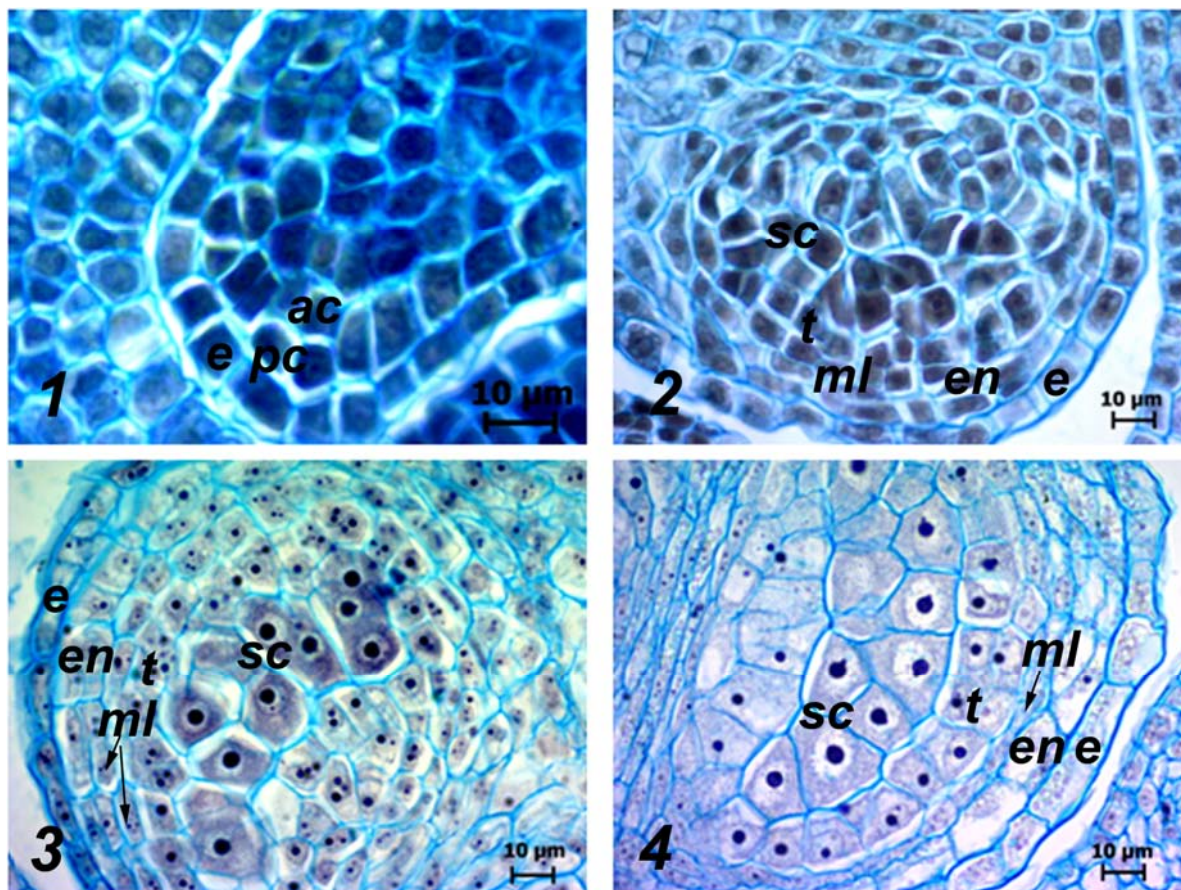


Рисунок 3. Поперечные срезы пыльников *J. nudiflorum* в премейотический период: 1 – деление париетальных клеток; 2, 3 – дифференциация стенки микроспorangия и спорогенной ткани; 4 – сформированный микроспorangий с микроспороцитами (*ac* — archesporial cell; *pc* — parietal cell; *sc* — sporogenous cell; *ml* — middle layer; *e* — epiderma; *en* — endotecium; *t* — tapetum)

Figure 3. Cross section of anthers of *J. nudiflorum* during premeiotic period of development: 1 – division of parietal cells; 2, 3 – differentiation of the microsporangium wall and sporogenous tissue; 4 – formed microsporangium with microsporocytes (*ac* — archesporial cell; *pc* — parietal cell; *sc* — sporogenous cell; *ml* — middle layer; *e* — epiderma; *en* — endotecium; *ml* — middle layer; *t* — tapetum)

Переход микроспороцитов к мейотическому делению у *J. nudiflorum* происходит I–II декадам октября, когда среднесуточная температура воздуха находится в пределах +16...+18°C, и увеличивается количество осадков. Характерно, что продолжительность светового дня составляет 11 ч. Микроспорогенез, завершающийся формированием микроспор, сопровождается усилением интенсивности роста пыльников. Аналогичное изменение динамики процессов наблюдается при оценке массы и дыхания развивающегося пыльника *Petunia hybrida* L. (Solanaceae Juss.) [19]. Усиление

интенсивности дыхания в период микроспорогенеза объясняют повышением динамики морфогенетических процессов, в результате трансформации тканей стенки микроспorangия и образования микроспор [19]. Мейотический период, завершающийся образованием микроспор, является чрезвычайно важным преобразующим этапом перехода от диплоидной спорогенной ткани к гаплоидным микроспорам, который сопряжен с трансформацией тканей стенки микроспorangия. В целом, интенсивная физиологическая и структурная активность клеток пыльника в этот период повышают

чувствительность микроспороцитов, вступивших в мейотическое деление (микроспорогенез), к воздействиям неблагоприятных факторов, что при воздействии стрессовых факторов на этой стадии несет определенные риски возникновения аномалий в ходе формирования гаметофита [20]. Поэтому важной

характеристикой стратегии адаптации репродуктивной сферы покрытосеменных растений является приуроченность данного периода к определенному сезону, для которого типичны наиболее благоприятные метеоклиматические факторы, что создает предпосылки для формирования фертильного гаметофита.

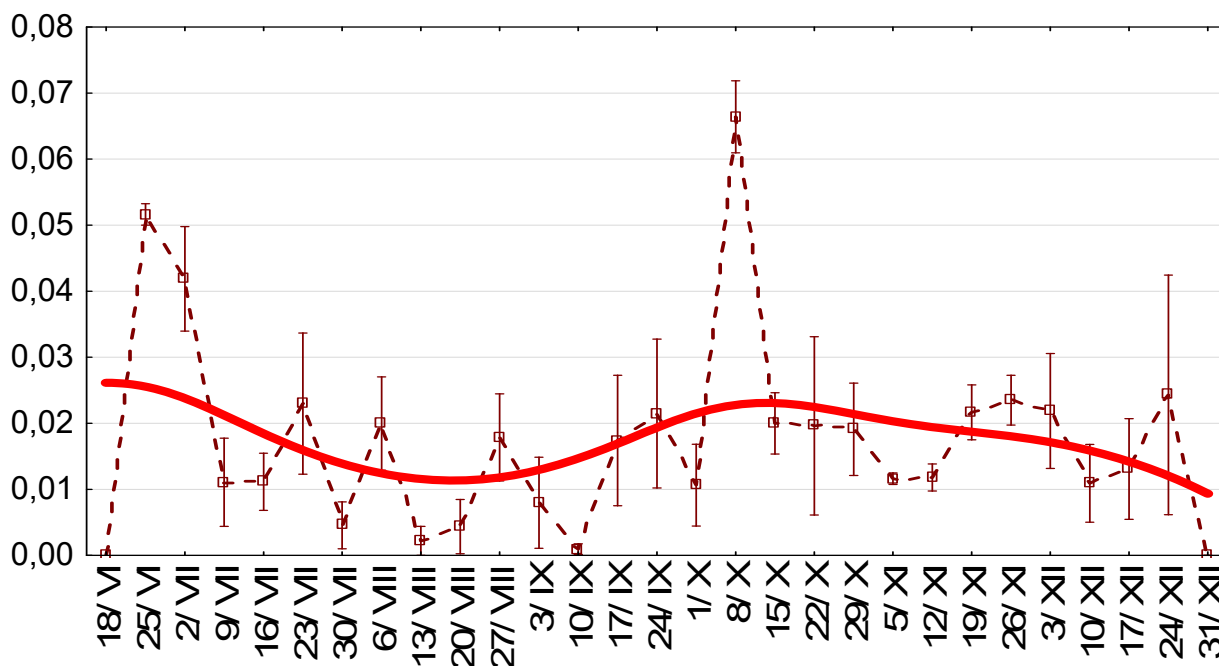


Рисунок 4. Средние значения и тренд относительной скорости роста (R) пыльников *J. nudiflorum* в ходе их генезиса (2018–2020 гг.)

Ось X – даты наблюдения; ось Y – относительная скорость роста (R , сут^{-1}) \pm стандартная ошибка среднего; сплошная линия – тренд

Figure 4. Average values and a trend of relative growth rate (R) of anthers of *J. nudiflorum* during their genesis (2018–2020)
 X -axis – supervision dates; Y -axis – relative growth rate (R , days^{-1}) \pm a standard error; a continuous line – a trend

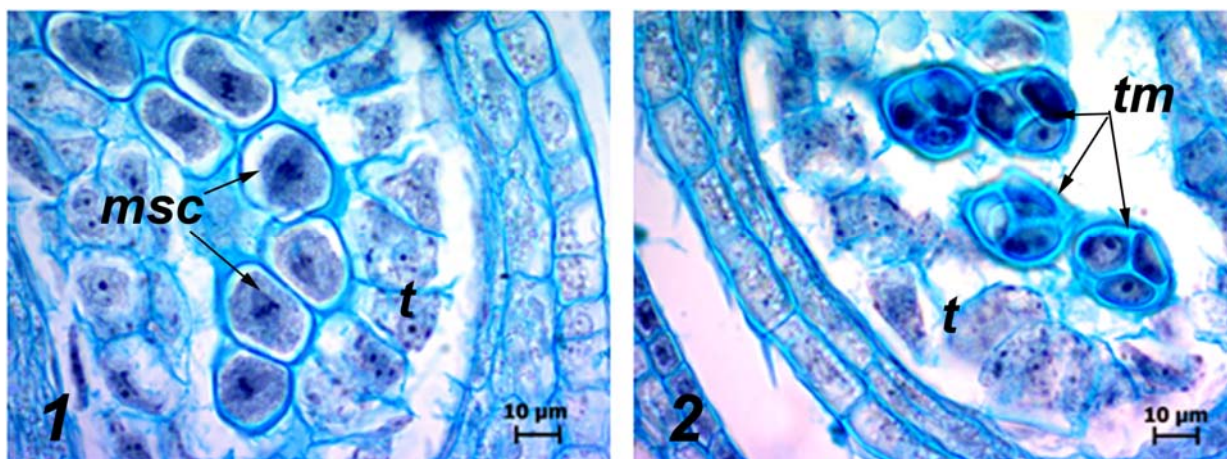


Рисунок 5. Фрагменты микроспорангиев *J. nudiflorum* в период мейотического деления микроспороцитов (микроспорогенез): 1 – редукционное деление микроспороцитов; 2 – тетрады микроспор (msc – микроспороцит; t – тапетум; tm – тетрада микроспор)

Figure 5. Fragments of microsporangium *J. nudiflorum* during the period meiotic divisions of microsporocytes (microsporogenesis): 1 – редукционное division of microsporocytes; 2 – tetrads of microspores; (msc – microsporocytes; t – tapetum; tm – tetrad of microspore)

Не менее важным этапом генезиса мужского гаметофита является постмейотический период развития пыльника. У *J. nudiflorum* этот период начинается во II декаде октября и продолжается до

цветения, которое начинается в декабре. Особенностью развития пыльников *J. nudiflorum* является возможность пролонгации постмейотического развития в зимний период. Благодаря устойчивости микроспор, бутоны

J. nudiflorum способны переносить воздействие низких температур воздуха, без повреждения генеративных элементов. Приуроченность постмейотической стадии развития пыльников низкотемпературному сезону описана для весеннецветущих видов *Rhododendron catawbiense*, *R. luteum* (Ericaceae) [6]. Как отмечалось ранее, в ходе этого этапа микроспоры проходят стадию вакуолизации, дифференцирующего деления, двухклеточных пыльцевых зерен. Завершает развитие мужского гаметофита спермиогенное деление, в результате которого образуется трехклеточное пыльцевое зерно. Вакуолизация микроспор является функционально важной стадией генезиса пыльцевых зерен. С образованием вакуолей связывают устойчивость гаплоидного поколения к водному стрессу [21]. Кроме того, у видов, перезимовывающих на стадии вакуолизованных микроспор, отмечают фибриллярный матрикс, липидные включения и амиллопласты [6]. Известно, что морозостойкость растений связана с углеводным обменом. В этом процессе

важную роль играют сахара, образующиеся в результате гидролиза крахмала [22]. В пыльниках *Petunia hybrida* в постмейотический период повышается содержания растворимых сахаров (сахарозы, фруктозы, глюкозы) [19]. Можно предположить, что высокое содержание сахаров микроспорах в постмейотический период, способствует поддержанию осмотического давления, что делает их устойчивыми к низким температурам в зимний период. В то же время установлено, что метаболизм сахаров индуцирует экспрессию генов, ответственных за запуск защитных механизмов клетки и регулирует процессы деления клеток, вегетативный рост, цветение и другие процессы [23–27]. В целом, у растений, постмейотический период которых приходится на зимний период, воздействие низких температур является неотъемлемым фактором, необходимым для полноценного генезиса фертильного гаметофита. В ином случае в пыльниках отмечаются деструктивные процессы [28; 29].

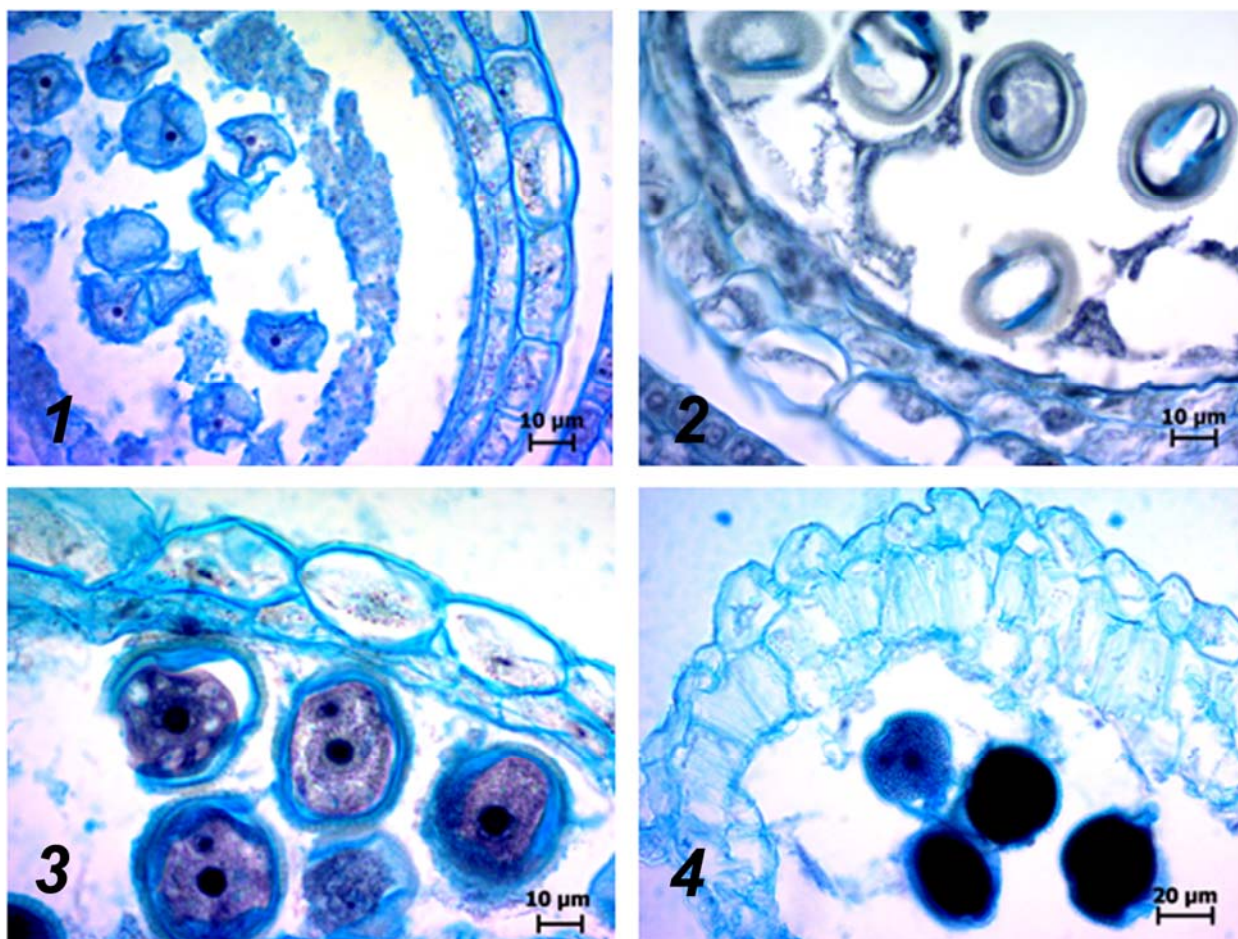


Рисунок 6. Микроспорангии *J. nudiflorum* в постмейотический период: 1 – молодые микроспоры; 2 – вакуолизованные микроспоры; 3 – двухклеточные пыльцевые зерна; 4 – фрагмент зрелого пыльника с пыльцевыми зёрнами

Figure 6. Microsporangium *J. nudiflorum* in the postmeiotic period: 1 – young microspores; 2 – vacuolated microspores; 3 – two-celled pollen grains; 4 – a fragment of a mature anther with pollen grains

Известно, что у растений нет единой реакции на изменения температуры. В качестве сенсорных систем, участвующих в восприятии температурных воздействий, могут выступать клеточные мембраны, цитоскелет, хроматин, фитохромы, ДНК, РНК, белки, также сахара [24; 30; 31]. В реакции растений на сезонные изменения

температуры главная роль принадлежит фитохромам, которые запускают программу перестройки метаболических реакции, ведущих к повышению устойчивости организма [32]. Важно, что для растений информативными являются дневные температуры, а не ночные [24], что свидетельствует о наличии биологических

ритмов в реакции растений на понижение температуры. Установленная для *J. nudiflorum* зависимость стадии развития пыльника от продолжительности светового дня подтверждает сезонный характер генезиса мужского генеративной сферы.

Сезонная зависимость периодов генезиса пыльников, характерная для вида, является эволюционно сложившимся механизмом его адаптации к условиям среды произрастания, за счет которого снижаются риски возникновения аномалий в ходе формирования гаметофитов, а, следовательно, повышается вероятность успешного семенного возобновления.

ВЫВОДЫ

Стратегия генезиса мужской генеративной сферы у зимнецветущего кустарника характеризуется чередованием периодов усиления и снижения интенсивности их роста, которые приурочены определенным стадиям развития и сезонам года и носят адаптивный характер, направленный на снижение стрессового влияния метеоклиматических факторов, что важно для продуцирования фертильного гаметофита.

Установлена высокая положительная корреляция длин пыльников *J. nudiflorum* и стадий их развития ($r=0.94$). К числу внешних факторов, определяющих стадию развития мужской генеративной сферы, относятся: среднесуточные температуры воздуха за неделю, предшествующую наблюдению ($r=-0.92$); продолжительность светового дня ($r=-0.86$); продолжительность солнечного сияния за неделю ($r=-0.85$).

Установлено, что генезис пыльников *J. nudiflorum* занимает 6–7 месяцев и характеризуется чередованием периодов снижения и повышения интенсивности роста. В генезисе пыльников зимнецветущего кустарника *J. nudiflorum* прослеживается сопряженность стадий развития определенным временем года.

Премейотический период длится с II декады июня по III декады августа. В нем можно выделить фазу покоя, которая приходится до III декады июля – I декады августа, после чего активизируется рост и дифференциация тканей пыльников.

Микроспорогенез (мейотический период развития) у *J. nudiflorum* приходится на I–II декады октября, когда среднесуточная температура воздуха находится в пределах $+16...+18^{\circ}\text{C}$ и повышается вероятность осадков, что является важным условием, снижающим риски негативных воздействий на формирования гаплоидного поколения. Данный этап характеризуется повышением интенсивности роста пыльников.

В постмейотический период, когда происходит дифференциация гаметофита, отмечается снижение относительной скорости роста пыльников. В зимний период пыльник находится на стадии вакуолизированных микроспор, что позволяет им переносить кратковременные заморозки и возобновлять цветение без снижения качества пыльцы.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические

принципы организации репродуктивной структуры. Ялта, НБС, 1986. 37 с.

2. MacDonald C.C., McMahon K.W. The Flowers that Bloom in the Spring: RNA Processing and Seasonal Flowering // Cell. 2003. V. 113. N. 6. P. 671-672. DOI: 10.1016/S0092-8674(03)00426-4

3. Bratzel F., Turck F. Molecular memories in the regulation of seasonal flowering: From competence to cessation // Genome Biology. 2015. V. 16. N 1. P. 192- 206. DOI: 10.1186/s13059-015-0770-6

4. Мирославов Е.А., Бармичева О.М., Миргородская О.Е. Значение пониженных температур осеннего и зимнего периода для развития растений умеренных широт // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46. N. 3. С. 1-12.

5. Котеева Н.К., Миргородская О.Е., Булышева М.М., Мирославов Е.А. Формирование пыльцы *Ribes nigrum* (Grossulariaceae) в связи с периодом пониженных температур // Ботанический журнал. 2015. Т. 100. N 10. С. 1001-1014. DOI: 10.1134/S0006813615100014

6. Mirgorodskaya O.E., Koteeva N.K., Volchanskaya A.V., Miroslavov E.A. Pollen development in *Rhododendron* in relation to winter dormancy and bloom time // Protoplasma. 2015. vol. 252. P. 1313-1323. DOI: 10.1007/s00709-015-0764-y

7. Bertel C., Hacker J., Neuner G. Protective role of ice barriers: how reproductive organs of early flowering and mountain plants escape frost injuries // Plants. 2021. N 10. P. 1031-1049. DOI: 10.3390/plants10051031

8. Голубева И.В. Деревья и кустарники, цветущие в зимний период на Южном берегу Крыма // Труды Государственного Никитского ботанического сада. 1972. Т. 50. С. 71-93.

9. Flora of China. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=200017786 (дата обращения: 20.08.2021)

10. Коба В.П., Герасимчук В.Н., Пательбу В.В., Сахно Т.М. Аннотированный каталог дендрологической коллекции Никитского ботанического сада / под. общ. ред. чл.-корр. РАН Пругатаря Ю.В. Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. 304 с.

11. Губанова Т.Б., Браилко В.А., Палий А.Е. Морозостойкость некоторых вечнозеленых видов семейств Oleaceae и Saprifoliaceae на Южном берегу Крыма // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2017. N 125. С. 103-108.

12. Кузьмина Т.Н. Формирование мужской генеративной сферы у *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2018. Т. 160. N 3. С. 436-444.

13. Жинкина Н.А., Воронова О.Н. О методике окраски эмбриологических препаратов // Ботанический журнал. 2000. Т. 85. N 6. С. 168-171.

14. Vasilyeva V.E., Batygina T.B., Titova G.E. Morpho-physiological correlation in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Phytomorphology: An International Journal of Plant Morphology. 1987. V. 37. P. 349-357.

15. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета, 2002. 232 с.

16. Миргородская О.Е., Мирославов Е.А. Микроспорогенез и развитие клеток тапетума *Rhododendron luteum* (Ericaceae) // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. N 3. С. 356-365.

17. Антофеев В.В., Казимирова Р.Н., Евтушенко А.П. Агроклиматические, микроклиматические и почвенные условия в приморской полосе Южного берега Крыма. Теоретические основы и практические рекомендации для рационального размещения растений при реконструкции насаждений // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 2014. Т. 137. 88 с.

18. Адамень Ф.Ф., Пругатарь Ю.В., Сташкина А.Ф. Наука и опытное дело как основа развития аграрного производства Крыма. Симферополь: АРИАЛ, 2015. 252 с.

19. Добровольская А.А., Родионова Г.Б., Воронков А.С., Ковалева Л.В. Спорофитно-гаметофитные взаимодействия в

системе пыльник-мужской гаметофит у петунии // Физиология растений. 2009. Т. 56. N 3. С. 437-444.

20. Batygina T.B., Vasilyeva V.E. Periodization in the development of flowering plant reproductive structures: critical periods // Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica. 2003. V. 45. N 1. P. 27-36.

21. Pacini E., Jacquard C., Clément C. Pollen vacuoles and their significance // Planta. 2011. T. 234. N 2. P. 217-227. DOI: 10.1007/s00425-011-1462-4

22. Губанова Т.Б., Мазур Е.А. Морозостойкость некоторых вечнозеленых видов рода *Berberis* L., интродуцированных в Никитском ботаническом саду // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2012. N 105. С. 87-91.

23. Xiao W., Sheen J., Jang J.C. The role of hexokinase in plant sugar signal transduction and growth and development // Plant Molecular Biology. 2000. V. 44. P. 451-461.

24. Марковская Е.Ф., Шибанова Т.Г. Низкотемпературные сенсоры у растений: гипотезы и предположения // Известия РАН. Серия Биологическая. 2017. N 2. С. 120-128. DOI: 10.7868/S000233291702014X

25. Ciereszko I. Regulatory roles of sugars in plant growth and development // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2018. V. 87. N 2. P. 3583-3596. DOI: 10.5586/asbp.3583

26. Rolland F., Baena-Gonzalez E., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms // Annual Review of Plant Biology. 2006. V. 57. P. 675-709. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441

27. Ramon M., Rolland F., Sheen J. Sugar sensing and signaling // American Society of Plant Biologists. 2008. N. 22. e0117. DOI: 10.1199/tab.0117

28. Frenguelli G., Ferranti F., Tedeschini E., Andreutti R. Volume changes in the pollen grain of *Corylus avellana* L. (Corylaceae) during development // Grana. 1997. V. 36. N 5. P. 289-292. DOI: 10.1080/00173139709362619

29. Khodorova N.V., Boitel-Conti M. The role of temperature in the growth and flowering of geophytes // Plants. 2013. N 2. P. 699-711. DOI: 10.3390/plants2040699

30. Robertson F.C., Skeffington A.W., Gardner M.J., Webb A.A.R. Interactions between circadian and hormonal signaling in plants // Plant Molecular Biology. 2008. V. 69. N 4. P. 419-427. DOI: 10.1007/s11103-008-9407-4

31. Atamian H.S., Harmer S.L. Circadian regulation of hormone signaling and plant physiology // Plant Molecular Biology. 2016. N 91. P. 691-702. DOI: 10.1007/s11103-016-0477-4

32. Halliday K.J., Salter M.G., Thingnaes E., Whitelam G.C. Phytochrome control of flowering is temperature sensitive and correlates with expression of the floral integrator FT // The Plant Journal. 2003. V. 33. N 5. P. 875-885. DOI: 10.1046/j.1365-3113.2003.01674.x

REFERENCES

- Golubev V.N., Volokitin Yu.S. *Metodicheskie rekomendatsii po izucheniyu antekologicheskikh osobennostei tsvetkovykh rastenii. Funktsional'no-ekologicheskie printsipy organizatsii reproduktivnoi struktury* [Methodological recommendations for the study of antecological features of flowering plants. Functional and ecological principles of the organization of the reproductive structure]. Yalta, 1986, 37 p. (In Russian)
- MacDonald C.C., McMahon K.W. The Flowers that Bloom in the Spring: RNA Processing and Seasonal Flowering. *Cell*, 2003, vol. 113, no. 6, pp. 671-672. DOI: 10.1016/S0092-8674(03)00426-4
- Bratzel F., Turck F. Molecular memories in the regulation of seasonal flowering: From competence to cessation. *Genome Biology*, 2015, vol. 16, no. 1, pp. 192-206. DOI: 10.1186/s13059-015-0770-6
- Miroslavov E.A., Barmicheva E.M., Mirgorodskaya O.E. A role of low temperature in autumn and winter for ontogenesis of plant in temperate climate zone. *Rastitelnye resursy* [Plant resources]. 2010, vol. 46, no. 3, pp. 1-12. (In Russian)
- Koteyeva N.K., Mirgorodskaya O.E., Bulisheva M.M., Miroslavov E.A. Pollen Development in *Ribes nigrum*

(*Grossulariaceae*) in Relation to the Low Temperature Period.

Botanicheskii Zhurnal, 2015, vol. 100, no. 10, pp. 1001-1014. (In Russian) DOI: 10.1134/S0006813615100014

6. Mirgorodskaya O.E., Koteeva N.K., Volchanskaya A.V., Miroslavov E.A. Pollen development in *Rhododendron* in relation to winter dormancy and bloom time. *Protoplasma*, 2015, vol. 252, pp. 1313-1323. DOI: 10.1007/s00709-015-0764-y

7. Bertel C., Hacker J., Neuner G. Protective role of ice barriers: how reproductive organs of early flowering and mountain plants escape frost injuries. *Plants*, 2021, no. 10, pp. 1031-1049. DOI: 10.3390/plants10051031

8. Golubeva I.V. Trees and shrubs flowering in winter season in the Southern Coast of the Crimea. In: *Trudy Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Proceedings of the State Nikitsky Botanical Garden]. 1972, vol. 50, pp. 71-93. (In Russian)

9. Flora of China. Available at: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=200017786 (accessed 20.08.2021)

10. Koba V.P., Gerasimchuk V.N., Papelbu V.V., Sakhno T.M. *Annotirovannyi katalog dendrologicheskoi kolleksii Nikitskogo botanicheskogo sada* [Annotated catalog of the dendrological collection of the Nikitsky Botanical Gardens]. Simferopol, IT "ARIAL" Publ., 2018, 304 p. (In Russian)

11. Gubanov T.B., Brailko V.A., Paliy A.E. Frost resistance in some evergreen species of Oleaceae and Caprifoliaceae families on the Southern coast of the Crimea. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Bulletin of the State Nikitsky Botanical Garden]. 2017, no. 125, pp. 103-108. (In Russian)

12. Kuzmina T.N. Development of the male generative sphere in *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki* [Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series]. 2018, vol. 160, no. 3, pp. 436-444. (In Russian)

13. Zhinkina N.A., Voronova O.N. On staining technique of embryological. *Botanicheskii zhurnal*. 2000, vol. 85, no. 6, pp. 168-171. (In Russian)

14. Vasilyeva V.E., Batygina T.B., Titova G.E. Morpho-physiological correlation in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. *Phytomorphology: An International Journal of Plant Morphology*. 1987, vol. 37, pp. 349-357.

15. Batygina T.B., Vasilyeva V.E. *Razmnozhenie rastenii* [Reproduction of plants]. St. Petersburg, St. Petersburg University Publ., 2002, 232 p. (In Russian)

16. Mirgorodskaya O.E., Miroslavov E.A. Microsporogenesis and tapetal cells development in *Rhododendron luteum* (Ericaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2012, vol. 97, no. 3, pp. 356-365. (In Russian)

17. Antyufeev V.V., Kazimirova R.N., Yevtushenko A.P. Agroclimatic, microclimatic and soil conditions on seaside of South coast of the Crimea. Theoretical base and practical recommendations for rational placing of plants during reconstruction of plantations. In: *Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Proceedings of the State Nikitsky Botanical Garden]. 2014, vol. 137, 88 p. (In Russian)

18. Adamen F.F., Plugatar Yu.V., Stashkina A.F. *Nauka i opytnoe delo kak osnova razvitiya agrarnogo proizvodstva Kryma* [Science and experimental business as the basis for the development of agricultural production in the Crimea]. Simferopol, IT "ARIAL" Publ., 2015, 252 p. (In Russian)

19. Dobrovol'skaya A.A., Rodionova G.B., Voronkov A.S., Kovaleva L.V. Sporophyte-gametophyte interactions between anther and male gametophyte in petunia. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2009, vol. 56, no. 3, pp. 437-444. (In Russian)

20. Batygina T.B., Vasilyeva V.E. Periodization in the development of flowering plant reproductive structures: critical periods. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*. 2003, vol. 45, no 1, pp. 27-36.

21. Pacini E., Jacquard C., Clément C. Pollen vacuoles and their significance. *Planta*, 2011, vol. 234, no. 2, pp. 217-227. DOI: 10.1007/s00425-011-1462-4
22. Gubanov T.B., Mazur E.A. Frost resistance of some evergreen species from genus *Berberis* L., introduced in Nikitsky. Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada [Bulletin of the State Nikita Botanical Garden]. 2012, no. 105, pp. 87-91. (In Russian)
23. Xiao W., Sheen J., Jang J.C. The role of hexokinase in plant sugar signal transduction and growth and development. *Plant Molecular Biology*. 2000, vol. 44, pp. 451-461.
24. Markovskaya E.F., Shibaeva T.G. Low temperature sensors in plants: hypotheses and assumption. *Proceedings of the Russian academy of Sciences. Biological Series. Biology Bulletin*, 2017, no. 2, pp. 120-128. (In Russian) DOI: 10.7868/S000233291702014X
25. Ciereszko I. Regulatory roles of sugars in plant growth and development. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2018, vol. 87, no. 2, pp. 3583-3596. DOI: 10.5586/asbp.3583
26. Rolland F., Baena-Gonzalez E., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, vol. 57, pp. 675-709. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441
27. Ramon M., Rolland F., Sheen J. Sugar sensing and signaling. *American Society of Plant Biologists*, 2008, no. 22, e0117. DOI: 10.1199/tab.0117
28. Frenguelli G., Ferranti F., Tedeschini E., Andreutti R. Volume changes in the pollen grain of *Corylus avellana* L. (Corylaceae) during development. *Grana*, 1997, vol. 36, no. 5, pp. 289-292. DOI: 10.1080/00173139709362619
29. Khodorova N.V., Boitel-Conti M. The role of temperature in the growth and flowering of geophytes. *Plants*, 2013, no. 2, pp. 699-711. DOI: 10.3390/plants2040699
30. Robertson F.C., Skeffington A.W., Gardner M.J., Webb A.A.R. Interactions between circadian and hormonal signaling in plants. *Plant Molecular Biology*, 2008, vol. 69, no. 4, pp. 419-427. DOI: 10.1007/s11103-008-9407-4
31. Atamian H.S., Harmer S.L. Circadian regulation of hormone signaling and plant physiology. *Plant Molecular Biology*, 2016, no. 91, pp. 691-702. DOI: 10.1007/s11103-016-0477-4
32. Halliday K.J., Salter M.G., Thingnaes E., Whitelam G.C. Phytochrome control of flowering is temperature sensitive and correlates with expression of the floral integrator FT. *The Plant Journal*, 2003, vol. 33, no. 5, pp. 875-885. DOI: 10.1046/j.1365-3113X.2003.01674.x

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Татьяна Н. Кузьмина собрала растительный материал, провела пробоподготовку и приготовление временных и постоянных препаратов; сделала морфометрические измерения и анализ препаратов; проанализировала данные, оформила рукопись. Автор написала рукопись и несет ответственность при обнаружении плагиата и самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Tatyana N. Kuzmina collected plant material, conducted sample preparation and preparation of temporary and permanent preparations; performed out morphometric measurements and analysis of preparations; analyzed the data, designed the manuscript. The author wrote the manuscript and is responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The author declares no conflict of interest.

ORCID

Татьяна Н. Кузьмина / Tatyana N. Kuzmina <https://orcid.org/0000-0003-0625-8961>