

3. Кадильникова Е.И. Климат района г. Уфы / Записки Башкирского филиала Географического общества СССР. – Уфа, 1960. – С. 61–71.
4. Кучеров Е.В., Байков Г.К., Гуфранова И.Б. Полезные растения Южного Урала. – М., 1976. – 264 с.
5. Латин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. – М.: Наука, 1973. – С. 7-67.
6. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. – М., 2006. – 600 с.
7. Новикова Л.С. Интродукция декоративных дикорастущих многолетников из флоры Башкирии // Ресурсы и интродукция растений в Башкирии. – Уфа, 1983. – С. 54-62.
8. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Magnoliaceae-Limonaceae. – Л., 1984. – 460 с.
9. Риекстиня В.Э., Риекстиньш И.Р. Клематисы. – Л.: Агропромиздат, 1990. – 287 с.
10. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. – М.: Наука, 1991. – С. 109-113.
11. Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н. Цвелева. – СПб., 2001. – Т.Х. – 670 с.

Статья поступила в редакцию 11.02.2019 г.

Bilalova R.A., Zhigunov O.Yu., Abramova L.M. Biology of some representatives of *Atragene* section of *Clematis* L. genus in the South-Ural Botanical Garden – Institute // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2019. – № 131. – P. 128-133.

The results of studying of features of biology in the culture in the South-Ural Botanical Garden - Institute (Ufa) of three representatives of *Atragene* section of *Clematis* L. genus: *C. alpina* (L.) Mill., *C. alpina* subsp. *ochotensis* (Pall.) Kuntze and *C. alpina* subsp. *sibirica* (L.) Kuntze are presented. The seasonal rhythm of development, morphometric parameters are studied, the assessment of prospects and introduced stability in the culture is carried out. It has been established that the studied taxons successfully passed introduced tests, went through all stages of life cycle, including annual blossoming, formation of fruits and seeds. According to prospects and introduced stability clematises belong to the I group of prospects (95–97 points) and are high-steady plants. Because of high decorative effect, early, plentiful and long blossoming this culture is recommended for vertical gardening of gardens and parks of settlements of the South Urals.

Key words: *Clematis*; seasonal rhythm of development; morphometric parameters; introduced stability

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 581.3

DOI: 10.25684/NBG.boolt.131.2019.19

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ПЫЛЬНИКОВ *JASMINUM NUDIFLORUM* (OLEACEAE)

Татьяна Николаевна Кузьмина

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52
E-mail: tnkuzmina@rambler.ru

Дана характеристика основных этапов генезиса пыльников зимнецветущего кустарника *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae). По результатам наблюдений, проведенных в 2015 – 2018 годах, показана сезонная периодичность стадий формирования мужской генеративной сферы. В летние месяцы пыльники *J. nudiflorum* находятся на стадии дифференциации и развития спорогенной ткани.

Микроспорогенез происходит в III декаде сентября – II декаде октября. Начиная с I – III декады октября, пыльники переходят в постмейотический период развития. Пыльцевые зерна созревают к I – III декадам декабря. Доля морфологически нормальных пыльцевых зерен составляет около 84%. В период заморозков большая часть зрелых пыльцевых зерен погибает. Однако, при оттепели цветение вида возобновляется без изменения качества продуцируемых пыльцевых зерен.

Ключевые слова: пыльник; микроспорогенез; микроспоры; пыльцевые зерна; *Jasminum*; *Oleaceae*

Введение

Вопросы сезонного развития генеративных структур растений, произрастающих на Южном берегу Крыма, рассмотрены, главным образом, для плодовых культур [4, 15, 16]. Однако не меньший интерес вызывает сезонная периодичность формирования генеративной сферы у видов с зимним периодом цветения, в том числе интродуцентов. На Южном берегу Крыма насчитывают более 50 интродуцированных видов и разновидностей растений с осенне-зимне-ранневесенним ритмом цветения, которые широко используются для озеленения парков [1, 2]. К их числу относится *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) [2]. Цветение данного растения в условиях Южного берега Крыма приходится на период с декабря по апрель. Наблюдения за органообразовательными процессами генеративных структур позволяют охарактеризовать направление генеративной стратегии вида в условиях интродукции и дать оценку состояния гаметофитов. Целью данного исследования было определение сезонной последовательности развития пыльников и формирования мужского гаметофита у зимнецветущего кустарника *J. nudiflorum*.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования был кустарник *Jasminum nudiflorum* Lindl., естественным ареалом которого является Северный Китай. Вид интродуцирован на Южный берег Крыма в 1824 г. [2, 3]. Наблюдения за ходом развития пыльников у *Jasminum nudiflorum* проводили в 2015–2018 гг. на растениях, произрастающих на территории Никитского ботанического сада (г. Ялта, Республика Крым). Фенологические наблюдения проводили согласно «Методическим рекомендациям.....» [8]. Для вычисления сумм активных температур использовали данные агрометеостанции «Никитский ботанический сад» (пгт Никита, г. Ялта). Для определения стадии развития пыльников в период с июня по март еженедельно анализировали 15–20 временных препаратов бутонов, окрашенных 1% раствором ацетоорсеина. Кроме того, еженедельно бутоны фиксировали в смеси FAA (formalin : acetic acid : alcohol 70% – 7:7:100), для последующего приготовления постоянных препаратов, согласно общепринятым методам обезвоживания и предварительной обработки материала, используемой в цито-гистологических исследованиях растений [12]. Окрашивание постоянных препаратов проводили гематоксилином и алциановым синим [5], а для их анализа использовали микроскопы Jeneval (Carl Zeiss, Германия) и AxioScop A1. (Carl Zeiss, Германия). Средние образцы пыльцы, взятой из пыльников 50 цветков в период массового цветения, окрашивали метилгрюнпиронином [14]. Подсчет пыльцевых зерен производили с помощью программного приложения ImageJ 1.48v (National Institutes of Health, США; <http://imagej.nih.gov/ij>). Для определения типа формирования микроспорангия использовали общепринятую классификацию, предложенную G.L. Davis [18]. Для определения статистически значимой разницы долей морфологически нормальных пыльцевых зерен, взятых из пыльников поврежденных морозами и без повреждений в период оттепели, применяли метод преобразования долей в углы ϕ с учетом критерия Фишера [13]. Статистически значимыми приняты различия при $p < 0.05$. Микрофотографии выполнены системой анализа

изображения AxioCamERc5s (Carl Zeiss, Германия). Для анализа данных и построения графиков использовали программное приложение Statistica 6.0 (StatSoft. Ins., США).

Результаты и обсуждение

Период вегетации у *J. nudiflorum* начинается в марте при среднесуточной температуре воздуха $+5...+8^{\circ}\text{C}$, а в конце мая – июне происходит закладка генеративных почек. Интенсивное развитие пыльников наблюдается в конце августа, когда формируется спорогенная ткань. Установлено, что последовательность деления клеточных слоев стенки пыльника *J. nudiflorum* идет в центробежном направлении и соответствует двудольному типу. При этом в результате периклинального деления первичного париетального слоя образуются клетки вторичного париетального слоя и тапетума. Деление клеток вторичного париетального слоя дает начало эндотецию и среднему слою. Спорогенная ткань в сформированном пыльнике *J. nudiflorum*, как правило, образована двумя слоями клеток (рис. 1, 1).

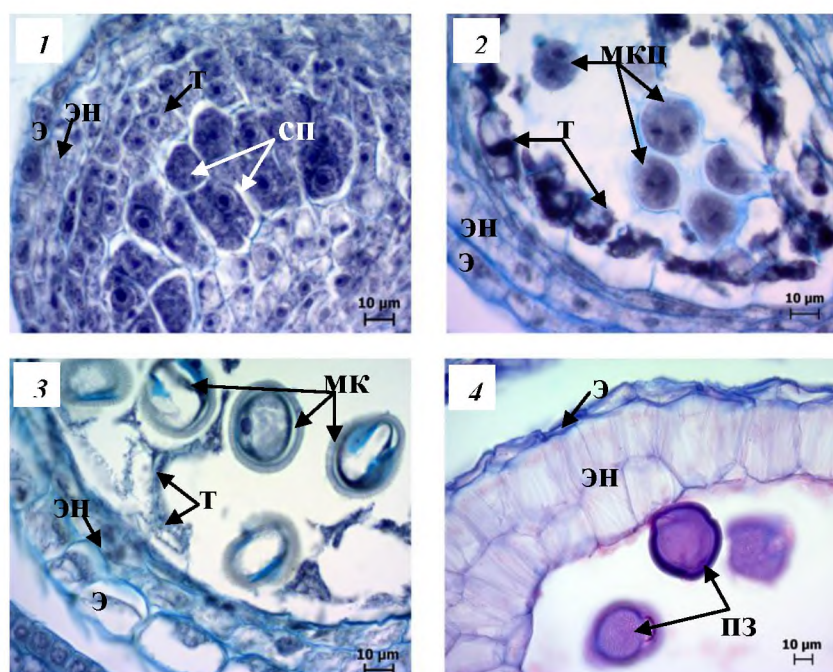


Рис. 1 Поперечные срезы пыльников *J. nudiflorum* на стадиях:

- 1 – сформированная стенка микроспorangия и спорогенная ткань (август – сентябрь);
 2 – микроспорогенез (октябрь); 3 – вакуолизированные микроспоры (октябрь – март);
 4 – зрелая пыльца (декабрь – апрель) мкв – микроспоры вакуолизированные;
 мкп – микроспороциты; пз – пыльцевые зерна; спт – спорогенная ткань; т – тапетум;
 э – эпидерма; эн – эндотеций

Ко II – III декадам августа стенка пыльника сформирована и представлена клетками эпидермы, нерегулярно двухслойным эндотецием, несколькими слоями клеток средних слоев и нерегулярным секреторным тапетумом. При этом тапетальная ткань более массивна со стороны связника. Начало микроспорогенеза у *J. nudiflorum* было отмечено в III декаде сентября – II декадах октября, при среднесуточной температуре $+12...+17^{\circ}\text{C}$ и накоплении с начала вегетации суммы активных температур около 4000°C (рис. 2).

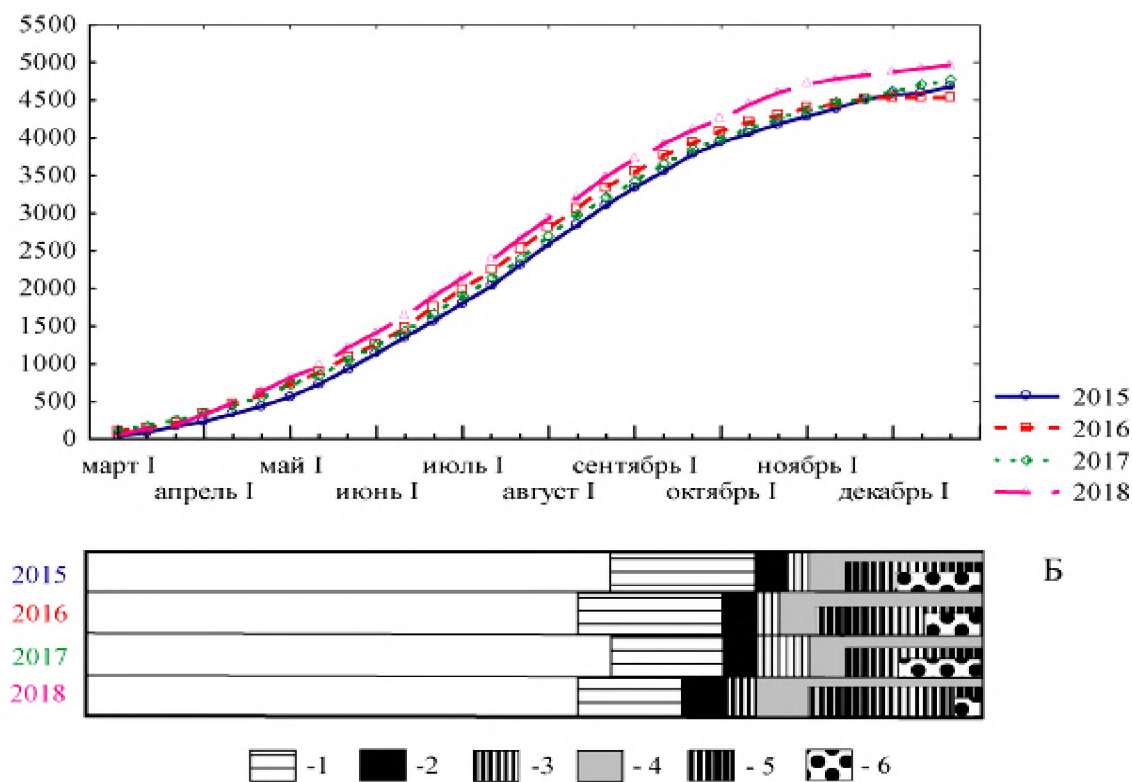


Рис. 2 Динамика накопления от начала вегетации положительных температур более 5°C (А) и сезонная периодичность основных стадий генезиса пыльника (Б)

Jasminum nudiflorum в 2015 – 2018 годы.

А: по оси абсцисс – декады месяцев; по ординат – суммы активных температур более 5°C;

Б: 1 – спорогенная ткань; 2 – микроспорогенез; 3 – микроспоры;

4 – поздние вакуолизованные микроспоры; 5 – двуклеточные пыльцевые зерна;

6 – трехклеточные пыльцевые зерна

Микроспорогенез у *J. nudiflorum* проходит по симультанному типу с одновременным образованием четырех микроспор. В этот период начинается структурное преобразование тапетальной ткани. В её клетках формируются крупные вакуоли, постепенно смещающие ядра к дистальному полюсу клетки, а сами клетки приобретают радиальную направленность с ориентацией в сторону полости микроспорангия. В последующем тапетальная ткань деструктурирует (см. рис. 1, 2), однако отдельные структуры сохраняются вплоть до завершения клеточной дифференциации пыльцевого зерна.

Начиная с II декады октября – I декады ноября в микроспорах образуется крупная вакуоль. Ядро микроспоры в этот период смещается к периферии, занимая пристенное положение (см. рис. 1, 3). В дальнейшем оно делится с образованием вегетативной и генеративной клеток. Характерно, что часть бутонов в течение зимнего и ранневесеннего периодов остается на стадии вакуолизованных микроспор, постепенно переходя к созреванию, что позволяет продуцировать жизнеспособные пыльцевые зерна даже после заморозков. В целом же постмейотический период развития стенки пыльника связан с облитерацией средних слоев и клеток тапетума, отложением фиброзных утолщений в клетках эндотеция и вакуолизация эпидермальных клеток. На завершающих этапах развития пыльцевого зерна *J. nudiflorum* происходит спермиогенное деление генеративной клетки, что приводит к образованию трехклеточного пыльцевого зерна (см. рис. 1, 4). Этот процесс у *J. nudiflorum* сопряжен со стадией бутонизации, когда начинается активный рост

венчика цветка, и он приобретает характерную ярко-желтую окраску. Цветение вида в период наблюдения отмечалось в I – III декады декабря. В этот период сумма активных температур более 5°C за период от начала вегетации превышает 4550°C. На этом этапе в пыльниках содержатся зрелые трехклеточные пыльцевые зерна, а стенка микроспорангия представлена уплощенными эпидермальными клетками, покрытыми кутикулой, и крупными клетками с фиброзными утолщениями, которыми образован нерегулярно двухслойный эндотеций.

Отмечено, что при температурах ниже -5°C цветение *J. nudiflorum* приостанавливается. В этот период рыхлые бутоны и цветки обмерзают, а пыльцевые зерна, содержащиеся в них, погибают. Но после оттепели, при положительных температурах, цветение растений возобновляется без снижения качества пыльцевых зерен. В таблице представлены данные цитоморфологического состояния пыльцевых зерен *J. nudiflorum* до заморозков, наблюдавшихся в начале января 2016 года, непосредственно после морозов с минимальной температурой -7,9°C, и при возобновлении цветения в течение нескольких дней после заморозков. Установлено отсутствие статистически значимой разницы долей морфологически нормальных пыльцевых зерен до и после морозов. Однако большая часть пыльцевых зерен из зрелых пыльников, которые перенесли морозы, оказалась аномальной (табл.).

Таблица

**Цитоморфологическая характеристика пыльцевых зерен *J. nudiflorum*
(декабрь 2015– январь 2016 гг. Никитский ботанический сад, г. Ялта)**

Год	Период наблюдения	Max Min T, °C	Морфологическое состояние пыльника ¹	Количество проанализированных пыльцевых зерен, шт	Доля пыльцевых зерен, %				
					морфологически нормальные	аномальные	стерильные	F _φ	F _{st}
2015	21/XII – 28/XII	$\frac{+17,0}{+5,3}$	1	938	84	9	7	0,32	3,8
2016	1/I – 11/I	$\frac{+12,3}{-7,9}$	1	1124	85	10	5		
			2	830	14	82	4	1189,78*	

Примечание. ¹Морфологическое состояние пыльников: 1 – морфологически нормальные пыльники; 2 – пыльники с морозными повреждениями после заморозков (T_{min} = - 7,9°C).
F_φ – значение критерия Фишера, полученное с использованием метода φ [13];
F_{st} – стандартное значение критерия Фишера при p<0.05;
* – разница между морфологически нормальными пыльцевыми зернами нормальными и поврежденных пыльников статистически значима при p<0.05

Таким образом, у зимнецветущего кустарника *J. nudiflorum* наблюдается сопряженность периодов развития пыльников с определенными сезонами года, формирующая репродуктивную стратегию вида, направленную на стабильную генерацию полноценных гаметофитов. При этом летом, когда высока вероятность воздействия высоких температур и засухи, пыльники находятся на стадии дифференциации стенки микроспорангия и спорогенной ткани, характеризующейся высокой устойчивостью к стрессовым воздействиям. Микроспорогенез, являющийся критической стадией формирования мужской генеративной сферы, у *J. nudiflorum* протекает с III декады сентября – II декады октября. В это время отмечается понижение температуры воздуха. Она, как правило, не превышает +20°C. Приуроченность мейотического деления микроспороцитов этому периоду снижает

риски возникновения аномалий микроспор, которые могут возникнуть на стадии деления клеток в случае стрессового температурного воздействия.

В постмейотический период пыльники *J. nudiflorum* переходят I – III декадах октября. На этой стадии они могут находиться вплоть до марта – апреля, постепенно проходя этапы дифференцирующего митоза, двухклеточной пыльцы и спермиогенного деления. Пролонгация постмейотического периода позволяет мужским генеративным структурам переносить значительные понижения температуры, которые возможны в этот сезон, без снижения качества в последующем продуцируемых пыльцевых зерен. Хотя при заморозках большая доля зрелых пыльцевых зерен гибнет. Приуроченность постмейотического периода (стадии вакуолизированных микроспор, двухклеточной пыльцы) зимним месяцам отмечена для ряда видов различных семейств (*Scilla sibirica* (Liliaceae) [10], *Corydalis bracteata* (Fumariaceae) [21], *Rhododendron luteum* (Ericaceae) [9], *Corylus avellana* (Corylaceae) [19]). При этом известно, что для таких растений воздействия низких температур в зимний период являются необъемлемым условием нормального развития пыльников и формирования полноценного мужского гаметофита [6, 20]. Согласно литературным данным, устойчивость спорогенных клеток и микроспор к воздействию стрессовых факторов обусловлена снижением их метаболической активности, что связано с уменьшением активности ядрышкового аппарата, агрегация цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума в стопки, уменьшение числа амилопластов и митохондрий [6, 9, 13].

Выводы

У зимнецветущего вида *J. nudiflorum* проявляется сезонная периодичность основных этапов генезиса пыльников, имеющее адаптивное значение, необходимое для успешной реализации репродуктивной функции вида. Так, в течение лета пыльники находятся на стадии относительного покоя, завершающегося в конце августа – сентябре формированием стенки пыльника и микроспороцитов. Микроспорогенез, как наиболее важный период в ходе генезиса мужской генеративной сферы, у *J. nudiflorum* в условиях Южного берега Крыма отмечается в III декаду сентября – II декаду октября, когда температура воздуха не превышает 20°C. Подобная сезонная приуроченность снижает риски негативного воздействия температур на процессы мейотического деления, что необходимо для получения полноценных микроспор. Пролонгированный постмейотический период позволяет растениям продуцировать пыльцу с высокой долей морфологически нормальных пыльцевых зерен (более 80%) даже после заморозков в зимние месяцы, являющиеся временем массового цветения вида.

Список литературы

1. Голубев В.Н. Зимнее цветение растений на Южном берегу Крыма // Ботан. журн. – 2004. – Т. 89, № 3. – С. 466 – 470.
2. Голубева И.В. Деревья и кустарники, цветущие в зимний период на Южном берегу Крыма // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – 1972. – Т. 50, вып. 2. – С. 71 – 93.
3. Голубева И.В., Кузнецов С.И. Никитский ботанический сад: Путеводитель. – Симферополь: Таврия, 1981. – 96 с.
4. Елманов С.И., Яблонский Е.А., Шолохов А.М. Анатомо-морфологические и физиологические исследования цветковых почек абрикоса в связи с их зимостойкостью // Труды Гос. Никит. ботан. Сада. – 1969. – Т. 60. – С. 65 – 79.
5. Жинкина Н.А., Воронова О.Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Ботан. журн. – 2000. – Т. 85. № 6. – С. 168 – 171.

6. Котеева Н.К., Миргородская О.Е., Бульшиева М.М., Мирославов Е.А. Формирование пыльцы *Ribes nigrum* (Grossulariaceae) в связи с периодом пониженных температур // Ботан. журн. – 2015. – Т. 100, № 10. – С. 1001 – 1014.
7. Кузьмина Т.Н. Формирование мужских генеративных структур у *Jasminum fruticans* (Oleaceae) // Ботан. журн. – 2018. – Т. 103, № 5. – С. 654 – 663.
8. Методические указания по фенологическим наблюдениям над деревьями и кустарниками при их интродукции на юге СССР. Сост. И.В. Голубева, Р.В. Галушко, А.М. Кормилицын. – Ялта, 1977. – 25 с.
9. Миргородская О.Е., Мирославов Е.А. Микроспорогенез и развитие клеток тапетума *Rhododendron luteum* (Ericaceae) // Ботан. журн. – 2012. – Т. 97, № 3. – С. 356 – 365.
10. Мирославов Е.А., Бармичева Е.М. Апоптозоподобная деградация пыльцевых зерен у *Scilla sibirica* связана с отсутствием пониженных температур при их развитии // Физиол. раст. – 2009. – Т. 56, № 6. – С. 942 – 947.
11. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос. 1990. – 283 с.
12. Плохинский Н.А. Биометрия. – М.: Издательство Московского университета, 1970. – 367 с.
13. Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М.: Наука, 1984. – 272 с.
14. Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюлл. Гос. Никит. ботан. сада. – 1986. – Вып. 60. – С. 99 – 101.
15. Шолохов А.М., Важов В.И., Саввина Т.М. О влиянии температуры на развитие цветковых почек абрикоса // Бюлл. Гос. Никит. ботан. сада. – 1983. – Вып. 51. – С. 64 – 68.
16. Яблонский Е.А. Влияние температуры на зимнее развитие генеративных почек абрикоса // Физиол. раст. – 1982. – Т. 29, № 6. – С. 1075 – 1082.
17. Battygina T.B., Vasilyeva V.E. Periodization in the development of flowering plant reproductive structures: critical periods // Acta Biologica Cracoviensia: Series Botanica 2003. – Vol. 45, №1. – P. 27 – 36.
18. Davis G.L. Systematic embryology of the Angiosperms. – New York – London – Sydney, 1966. – 528 p.
19. Frenguelli G., Feranti F., Tedeschini E., Andreutti R. Volume changes in pollen grain of *Corylus avellana* L. (Corydaceae) during development // Grana. – 1997. – Vol. 36. – P. 289 – 292.
20. Khodorova N.V., Boitel-Conti M. The role of temperature in the growth and flowering of geophytes // Plants. – 2013. – Vol. 2. – P. 699 – 711.
21. Khodorova N.V., Miroslovov E.A., Shavarda A.L., Laberche J.-C., Boitel-Conti M. Bud development in corydalis (*Corydalis bracteata*) requires low temperature: a study of developmental and carbohydrate changes // Annals of Botany. – 2010. – Vol. 105. – P. 891 – 903.

Статья поступила в редакцию 22.02.2019 г.

Kuzmina T.N. Some features of seasonal development of anthers of *Jasminum nudiflorum* (Oleaceae) // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2019. – № 131. – P. 133-139.

The characteristic of the main stages of anthers' genesis of winter flowering shrub *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) is given. According to the results of observations carried out in 2015 – 2018, the stages of seasonal periodicity of the formation of microsporangium and development of male gametophyte have been shown. In summer, the anthers are at the stage of differentiation and development sporogenous tissue. Microsporogenesis takes place in III decade of September – II decade of October. The anthers pass into the post-meiotic period of development, starting from the I – III decades of October. Pollen grains ripen by the I – III decade of December. The share of morphologically normal pollen grains is about 84%. During the freezing period, most of the mature pollen grains die. When thawing, flowering of the species is resumed without changing the quality of the produced pollen grains.

Key words: anther; microsporogenesis; microspores; pollen grains; *Jasminum*; Oleaceae