

УДК 582.916.16:581.145.2

DOI: 10.36305/0513-1634-2021-139-54-61

ПЛОДООБРАЗОВАНИЕ ДИСТИЛЬНОГО ВИДА *JASMINUM FRUTICANS* L. (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

В статье представлены результаты сравнительного анализа плодообразования длинно- и короткостолбчатых растений *Jasminum fruticans* L. (Oleaceae). Установлено, что цветки длинностолбчатой формы имеют более крупные завязи и семязачатки, чем короткостолбчатые. При этом визуальные признаки дегенерации и редукции структур семязачатков не выявлены. Морфологические формы растений различаются по плодообразованию: доля димерных плодов с двумя семенами выше у длинностолбчатых растений. Независимо от флоральной формы растений, выделены три периода абортирования плодов/семян: (1) 1-7 сутки после начала цветения соответствует стадии опыления и оплодотворения; (2) 8-14 сутки - проэмбриональная стадия развития зародыша; (3) 15-35 суток – глобулярный зародыш. Статистически значимое различие между морфологическими формами *J. fruticans* выявлено в первом периоде абортирования. Различия плодообразования у морфологических форм *J. fruticans* свидетельствуют о менее эффективном опылении и оплодотворении у растений короткостолбчатой формы. Созревание плодов у *J. fruticans* начинается через три месяца после цветения.

Ключевые слова: завязь; семя; плод; плодообразование; гетеростилия; *Jasminum*; *Oleaceae*

Введение

Особенностью видов рода *Jasminum fruticans* L. (сем. Oleaceae) является дистилия, которая выражается в диморфизме цветков. Наиболее четко различия особей проявляются в пространственном разобщении мужских и женских генеративных структур цветка. Так, в пределах вида существуют особи с цветками, у которых длинные столбики пестика и короткие тычинки, и короткостолбчатые особи, у которых пыльники расположены выше рыльца пестика [5, 14, 18]. Кроме того, у флоральных форм есть морфологические и метрические различия рыльца столбика, пыльников, пыльцевых зерен и др., что в целом характерно для гетеростильных видов [3]. Исследования влияния морфологической формы растения на плодообразование, проведенные J. D. Thompson и B. Dommée [17], показали, что репродуктивный успех флоральных форм *J. fruticans* находится под влиянием экологических факторов, возникающих на разных этапах репродуктивного процесса. Однако следует учитывать, что основополагающими факторами успешности семя- и плодообразования являются цитоэмбриологические характеристики особей (морфо-функциональная зрелость и фертильность гаметофитов, возможность аномалий в ходе эмбрио- и эндоспермогенеза и др.) [9, 11, 12]. При этом сведения о генезисе семян и плодов представителей рода *Jasminum* L., как правило, даются без учета флоральной формы растения [4, 8, 10, 15, 16]. Проведенные нами ранее исследования позволили дать характеристику состояния мужского гаметофита длинно- и короткостолбчатых растений *J. fruticans* [6], а также установить сходство генезиса семязачатков и семян у флоральных форм вида [7]. Целью данной работы была сравнительная характеристика и анализ динамики плодообразования с учетом стадий эмбриогенеза у длинно- и короткостолбчатых растений *J. fruticans*.

Объекты и методы исследования

Jasminum fruticans L., жасмин кустарниковый (Oleaceae) – растение флоры Средиземноморья, Средней и Атлантической Европы, а также его ареал распространяется на горные районы Кавказа и Крыма [2]. Исследования семя- и плодообразования длинно- и короткостолбчатых флоральных форм *J. fruticans* проводили в 2018-2020 годах на растениях, произрастающих на территории Никитского ботанического сада (Республика Крым, г. Ялта; 44°30'34"с.ш. 34°13'58" в.д.).

Для измерения морфометрических параметров семязачатков брали завязи 50 цветков с каждой флоральной формы. Завязи длинно- и короткостолбчатых цветков *J. fruticans* фиксировали в уксусном алкоголе (alcohol 96%: acetic acid – 3:1) в течение суток, после чего их переводили в 70% водный раствор этилового спирта. Завязи препарировали, выделяя семязачатки. Временные препараты окрашивали 1% ацетоорсеином. Морфометрические измерения семязачатков делали с помощью программного приложения AxioVision Rel. 4.8.2.

Определение периодов абортирования и созревания плодов *J. fruticans* с учетом флоральной формы материнского растения проводили на 60 контрольных цветках каждой морфологической формы. Наблюдения за контрольными завязями/плодами осуществляли еженедельно с мая по октябрь. Для сравнительного анализа данных плодообразования двух флоральных форм *J. fruticans* использовали модуль Survival Analysis программного приложения Statistica 10.0 (StatSoft. Ins., USA).

Расчет 95% доверительных интервалов для долей исследуемых параметров проводили по методу Уилсона с помощью онлайн-калькулятора (<http://vassarstats.net/prop1.html>). Сравнение морфометрических параметров завязей, плодов, семян и семязачатков двух флоральных форм *J. fruticans* делали с помощью однофакторного дисперсионного анализа, с учетом данных дескриптивной статистики. Выявления межгрупповых различий осуществляли с помощью критерия χ^2 Пирсона [1]. Статистическую обработку данных делали, используя программное приложение Statistica 10.0 (StatSoft. Ins., USA). Статически значимыми приняты различия при $p < 0,05$. Морфометрические данные представлены в виде $X \pm S_x$, где X – среднее арифметическое, S_x – стандартная ошибка среднего.

Результаты и обсуждение

У *J. fruticans*, независимо от флоральной формы растения, гинецей димерный синкарпный, образованный двумя карпелами. Морфометрическая оценка завязей и семязачатков у длинно- и короткостолбчатых растений *J. fruticans* показала, что независимо от флоральной формы в каждой карпели формируется по два семязачатка. Таким образом, как правило, в завязи *J. fruticans* – четыре семязачатка. Лишь в единичных случаях у обеих флоральных форм были отмечены карпели с тремя семязачатками. Морфометрические данные завязей и семязачатков представлены в таблице 1. Сравнительный анализ длин микропилярно-халазальной оси и ширины семязачатков в области халазы выявил их различия в зависимости от флоральной формы растения: у короткостолбчатых цветков семязачатки мельче, чем у длинностолбчатых. При этом визуальных признаков их дегенерации и редукции не выявлено.

Анализ плодообразования у различных морфологических форм *J. fruticans* показал, что у длинностолбчатой формы доля образовавшихся плодов от сформированных цветков составляла 68% (95% ДИ: 63,4 – 72,02%), а у короткостолбчатой формы плодообразование – 54% (95% ДИ: 49,93 – 58,86%). Сравнение выборочных долей свидетельствует о наличии статистически значимой

разнице плодообразования у длинно- и короткостолбчатых растений ($\chi^2=17,45$; $df=1$; $p=0,000$) (табл. 1).

Таблица 1

Морфометрические параметры завязей и семязачатков
длинно- (L-форма) и короткостолбчатых (S-форма) цветков *Jasminum fruticans* L

Флоральная форма растения	Завязь (n=50)				Семязачаток (n=150)			
	Высота, мм	F	Ширина, мм	F	Длина микропильно-халазальной оси, мкм	F	Ширина в области халазы, мкм	F
L-форма	1,30±0,02	36,48	1,46±0,02	86,33	485,14±4,63	39,77	398,83±4,92	19,17
S-форма	1,11±0,02		1,19±0,02		442,33±4,96		369,25±4,62	

Примечание. Данные представлены в виде $X \pm S_x$, где X – среднее арифметическое, S_x – стандартная ошибка среднего. F – критерий Фишера.

В случае формирования семян в каждой карпеле формируются плоды, имеющие димерное строение. Если семена образуются лишь в одной карпели, то плод приобретает мономерное строение. Также отмечаются случаи образования димерных плодов, у которых одна из карпелей приостанавливает развитие на ранних этапах эмбриогенеза. Как правило, одна из карпелей не превышает в диаметре 3,5 мм. Такие плоды можно охарактеризовать как условно-димерные (рис. 1).



Рис. 1 Плоды *Jasminum fruticans* L.: 1 – димерный; 2 – димерный плод с недоразвитием семян в одной карпели; 3 – мономерный плод

Обобщение данных соотношения типов плодов у длинно- и короткостолбчатых растений *J. fruticans* за 2018-2020 гг. показало, что морфологические формы имеют статистически значимые различия по этому признаку. Характерно, что, несмотря на преобладание у обеих форм мономерных плодов, их доли существенно различаются ($\chi^2=59,25$; $df=1$; $p=0,000$). Так, у длинностолбчатой формы мономерные плоды в среднем составляют 54% (95% ДИ: 48,00 – 59,15%), а у короткостолбчатой на их долю приходится 85% формирующихся плодов (95% ДИ: 79,15 – 88,07%).

Доля условно-димерных плодов у короткостолбчатых растений составляет 8% (95% ДИ: 5,07 – 11,67%), и 20% (95% ДИ: 15,95 – 24,93%) у длинностолбчатых ($\chi^2=17,15$; $df=1$; $p=0,000$). Количество димерных плодов варьирует от 7 % (95% ДИ: 4,46 – 10,76%) до 26% (95% ДИ: 21,69 – 31,54%), соответственно у коротко- и длинностолбчатых растений ($\chi^2=36,25$; $df=1$; $p=0,000$) (рис. 2).

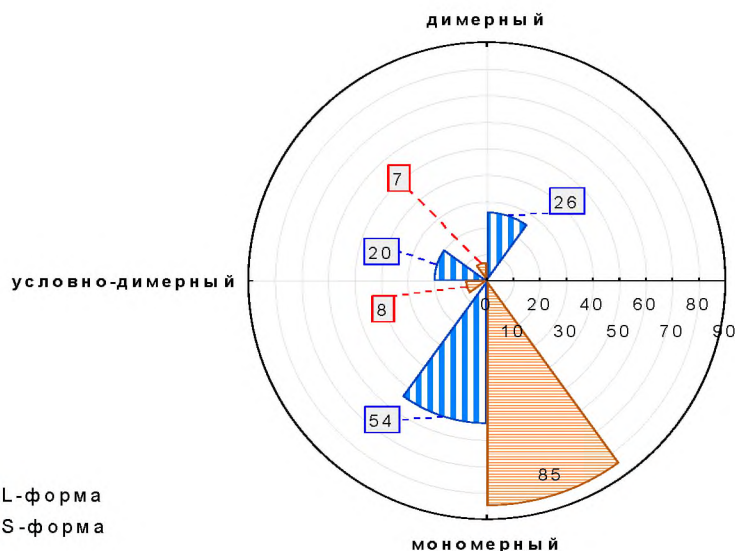


Рис. 2 Соотношение долей различных типов плодов у длинно- и короткостолбчатых растений *Jasminum fruticans* L. в 2018-2020 гг

Сравнение обобщенных данных семяобразования у флоральных форм растений *J. fruticans* показало, что в карпелях особей длинностолбчатой формы, как правило, развивается два семени, в то время как для короткостолбчатых растений характерны односеменные плоды.

Полученные данные свидетельствуют о различиях морфологических форм на этапе плодоношения, что влияет на показатели семенной продуктивности особей. Так, более высокая семенная продуктивность характерна для растений длинностолбчатой формы *J. fruticans* по сравнению с короткостолбчатой формой.

Анализ динамики плодообразования длинно- и короткостолбчатых растений *J. fruticans* выявил, что у обеих флоральных форм плоды и семена формируются в течение 4-5 месяцев. Абортирование завязей и плодов, как правило, наблюдается в течение первого месяца после опыления. Проведенные наблюдения позволяют выделить три периода абортирования: (1) 1-7 суток; (2) 8-14 суток; (3) 15-35 суток.

Данные периоды совпадают с основными этапами генезиса зародыша *J. fruticans* [7]. Абортирование плодов на стадии опыления и оплодотворения (первая неделя после опыления) свидетельствует о частичном отсутствии этих процессов, что приводит к утрате 17% и 35% завязей, соответственно для длинно- и короткостолбчатых растений, и составляет 45% и 55% от числа абортированных завязей/плодов за весь период плодообразования (рис. 3).

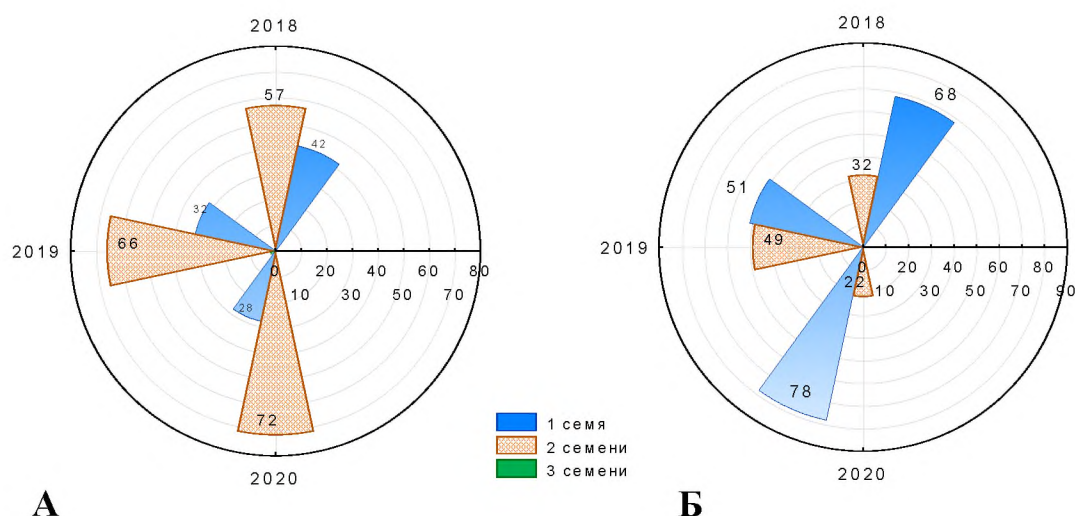


Рис. 3 Доли одно- и двусемянных плодов длинно- (А) и короткостолбчатых (Б) растений *Jasminum fruticans* L. в 2018-2020 гг

Вторая волна абортирования приходится на проэмбриональную стадию развития зародыша (8-14 сутки после опыления). За этот период абортруется 14% и 20% плодов, соответственно, для длинно- и короткостолбчатых растений.

В период развития глобулярного зародыша (15-35 сутки после опыления) интенсивность абортирования снижается до 7% и 9%, после чего доля сформированных плодов стабилизируется на уровне 62% – у длинностолбчатой формы и 35% – короткостолбчатой формы (рис. 4).

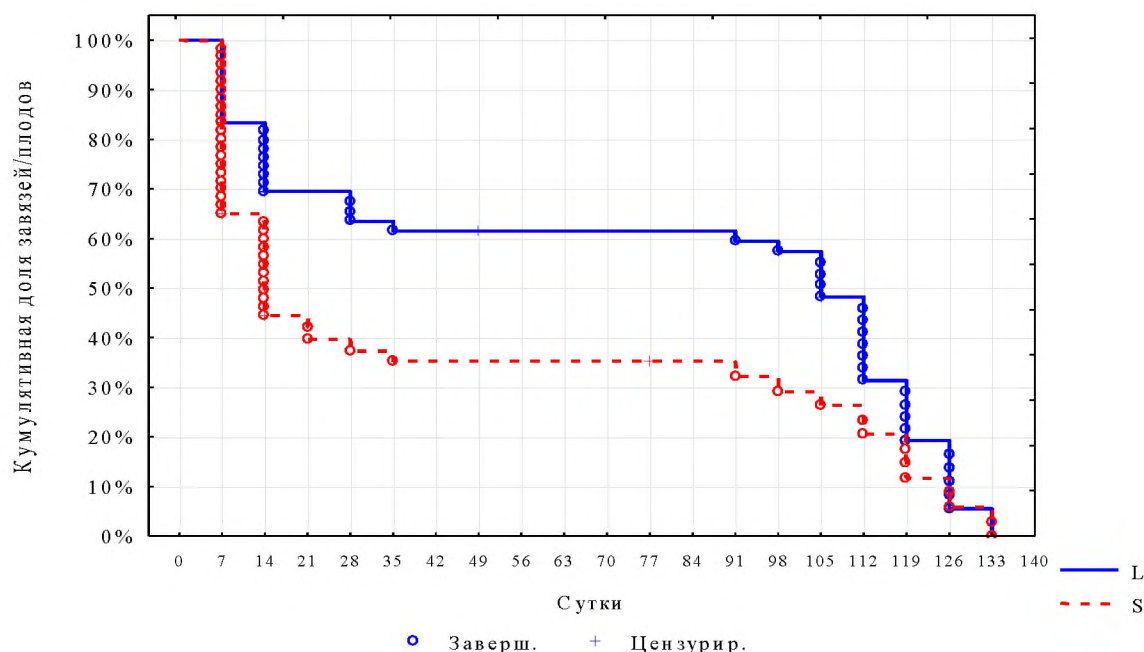


Рис. 4 Динамика плодообразования у длинно- (L) и короткостолбчатых (S) растений *Jasminum fruticans* L.

Анализ долей сформированных и абортированных плодов у растений двух флоральных форм *J. fruticans* выявил статистически значимое различие между ними ($\chi^2=7,51$, $df=1$, $p=0,0061$) в течение первой недели после цветения (1 период абортирования). При этом не выявлено статистически значимой разницы между морфологическими формами по долям абортированных плодов вовремя проэмбрионального периода (2 период абортирования) ($\chi^2=1,51$, $df=1$, $p=0,2195$) и на стадии глобулярного зародыша (3 период абортирования) ($\chi^2=0,09$, $df=1$, $p=0,7587$). Таким образом, абортирование завязей/плодов в первую неделю приводит к статистически значимым различиям результативных показателей плодообразования у морфологических форм *J. fruticans* ($\chi^2=9,70$, $df=1$, $p=0,0018$). Общая доля абортирования завязей и плодов у *J. fruticans* составила 38% и 51%, соответственно, для длинно- и короткостолбчатой форм.

Период созревания плодов у *J. fruticans* начинается с 91 суток после начала цветения. Его длительность составляет в среднем 42 суток. Доля плодов, достигших созревания, (с цензурированными наблюдениями) составила – 60% и 32% соответственно у длинно- и короткостолбчатых растений.

В целом, анализ плодообразования у длинно- и короткостолбчатых растений *J. fruticans* показал снижение количества образования плодов у короткостолбчатой формы в результате абортирования завязей/плодов, главных образом, из-за неэффективного опыления и оплодотворения, а также возможных аномалий, происходящих в период раннего эмбриогенеза. При этом у флоральных форм *J. fruticans* не наблюдалось различий в периодичности абортирования плодов, связанных со стадиями эмбриогенеза.

Известно, что причинами возникновения аномальных, или аберрантных, семязачатков/семян могут быть как генетические, морфогенетические и физиологические факторы, так и антэкологические, связанные с особенностями опыления, наличия экологических стрессов в период цветения [11]. Однако, как было отмечено ранее, визуальные признаки дегенерации и редукции семязачатков у длинно- и короткостолбчатых растений *J. fruticans* не выявлены, что позволяет сделать вывод о незначительной роли генетических факторов, обусловленных наличием летальных мутаций или апоптозисом клеток гаметофита, в абортировании семязачатков у данного вида. Поэтому вероятной причиной различия семя- и плодообразования у длинно- и короткостолбчатой форм у *J. fruticans*, которое отмечено также в работах и J. Guitián с соавторами [14] и J. D. Thompson и B. Dommée [17], является влияние антэкологических факторов, в том числе и особенностей опыления.

В частности, показано, что между количеством посещений насекомыми-опылителями и количеством открытых цветков *J. fruticans* существует положительная связь [19]. Представители отрядов Hymenoptera и Lepidoptera чаще посещают более крупные цветки *J. fruticans*, а также частота посещения цветков опылителями определяется их плотность в соцветии [19]. Известно, что флоральные меристемы гетеростильных видов имеют четкие различия по количеству закладывающихся цветочных примордиев [13]. Учитывая, что у длинностолбчатых растений цветки более крупные [5] и их соцветия, как правило, содержат больше цветков, то и вероятность эффективного опыления у данной флоральной формы больше. Таким образом, причиной массового абортирования завязей у короткостолбчатой формы можно снижение эффективности опыления, что связано с особенностями строения её соцветия.

Выводы

Анализ показал, что в среднем у длинностолбчатых растений *J. fruticans* за период 2018-2020 гг. плодообразование составляет 68% (95% ДИ: 63,4-72,02%), что статистически значимо превышает показатели короткостолбчатых растений 54% (95% ДИ: 49,93-58,86%). Также длинностолбчатые растения характеризуются более высокой семенной продуктивностью по сравнению с короткостолбчатыми особями.

Установлены морфометрические различия семязачатков и завязей у флоральных форм *J. fruticans*: у короткостолбчатых цветков как завязи, так и семязачатки более мелкие. Однако визуальных признаков дегенерации и редукции их не выявлено.

Независимо от флоральной формы растений, в ходе плодообразования у *J. fruticans* выделены три периода абортирования плодов/семян: (1) 1-7 сутки – стадия опыления и оплодотворения; (2) 8-14 сутки – проэмбриональная стадия развития зародыша; (3) 15-35 сутки – стадия глобулярного зародыша. Созревание плодов у *J. fruticans* начинается на 91 сутки после цветения.

Наличие у флоральных форм статистически значимого различия по количеству абортированных семян в течение первой недели после начала цветения свидетельствует о различной эффективности опыления и оплодотворения у них, что может являться следствием их антропоэкологических различий, связанных с количеством формирующихся цветков в соцветии.

Список литературы

1. Гашиев С.Н., Бетляева Ф.Х., Лутинос М.Ю. Математические методы в биологии. Анализ биологических данных в системе Statistica. – М.: Издательство Юрайт, 2018. – 208 с.
2. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: Издательство НБС-ННЦ, 1996. – 126 с.
3. Жинкина Н.А. Гетеростилия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под. Ред. Т.Б. Батыгиной. – СПб.: Мир и семья. – 2000. – Т. 3. – С. 82-83.
4. Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. – Барнаул: Издательство «АРИКА», 2009. – 501 с.
5. Кузьмина Т.Н. Диморфизм цветков *Jasminum fruticans* L. // Вестник Пермского университета. Серия Биология. – 2017. – № 3. – С. 233-239.
6. Кузьмина Т.Н. Формирование мужских генеративных структур у *Jasminum fruticans* (Oleaceae) // Ботанический журнал. – 2018. – Т. 103. – № 5. – С. 654-663.
7. Кузьмина Т.Н. Формирование семязачатка и семени *Jasminum fruticans* (Oleaceae) // Ботанический журнал. – 2020. – Т. 105. – № 9. – С. 919-930.
8. Литвиненко Н.М. Семейство Oleaceae. // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae—Asteraceae / Отв. ред. Т.Б. Батыгина, М.С. Яковлев. – Л.: Наука, 1987. – С. 154-158.
9. Поддубная-Арнольди В.А. Значение эмбриологии для генетики и селекции // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1961. – Вып. 44. – С. 32-38.
10. Филопенко А.В., Меликян А.П. Морфология плодов и анатомия перикарпия *Jasminum azoricum* L. (Oleaceae) // Актуальні проблеми ботаніки та екології. – Київ, 2008. – С. 263-264.
11. Шамров И.И. Аберрантные семязачатки и семена: стратегия и диагностика Гетеростилия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под. ред. Т.Б. Батыгиной. – СПб.: Мир и семья. – 2000. – Т. 3. – С. 272-279.

12. Шевченко С.В., Плугатарь Ю.В. Исследования репродуктивной биологии семенных растений в Никитском ботаническом саду // Сборник научных трудов ГНБС. – 2019. – Т. 149. – С. 177-198.
13. Bull-Hereñu K., Ronse De Craene L., Pérez F. Flower meristematic size correlates with heterostylous morphs in two *Chilean Oxalis* (Oxalidaceae) species. // *Flora*. – 2016. – Vol. 221. – P. 14-21.
14. Guitián J., Guitián P., Medrano M. Floral biology of the distylous Mediterranean shrub *Jasminum fruticans* (Oleaceae) // *Nordic Journal of Botany*. – 1998. – Vol. 18. – P. 195-201.
15. Johri B.M., Ambraokaal K.B., Srivastava P.S. Comparative embryology of angiosperms. – Berlin: Springer-Verlag, 1992. – Vol. 2. – P. 650-653.
16. Maheswari Devi H. Embryology of jasminums and its bearing on the oil composition of Oleaceae. // *Acta Botanica India*. – Vol. 3. – № 1. – 1975. – P. 52-61.
17. Thompson J.D., Dommée B. Sequential variation in the components of reproductive success in the distylous *Jasminum fruticans* (Oleaceae) // *Oecologia*. – 1993. – Vol. 91(4) – P. 480-487.
18. Thompson J.D., Dommée B. Morph-specific patterns of variation in stigma height in natural populations of distylous *Jasminum fruticans*. // *New Phytol.* – 2000. – Vol. 148. – P. 303-314.
19. Thompson J.D. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 126. – P. 386-394.

Статья поступила в редакцию 12.04.2021 г.

Kuzmina T.N. Fruit formation of the distylous species *Jasminum fruticans* L. (Oleaceae) // Bull. Of the State Nikita Botan. Gard. – 2021. – № 139. – P. 54-61

The article presents the results of a comparative analysis of the fruit formation of long-styled and short-styled plants *Jasminum fruticans* L. (Oleaceae). The long-styled flowers have larger ovaries and ovules than short-styled ones. Visual signs of degeneration and reduction of the structures of the ovules were not detected. At the same time, the morphs of *J. fruticans* differ in fruit formation. The proportion of dimeric fruits with two seeds is greater in long-styled plants. Three periods of abortion of fruits/seeds were identified: (1) 1-7 days after flowering correspond to the stage of pollination and fertilization; (2) 8-14 days are the proembryonic stage of embryogenesis; (3) 15-35 days are the stage of globular embryo. The periods of fruits abortion are the same for long- and short-styled plants. Statistically significant difference between morph was revealed in the first period of abortion. Differences in morphs of fruits formation indicate less effective pollination and fertilization in short-styled plants. The fruits of *J. fruticans* mature three months after flowering.

Key words: ovary; seed; fruit; fruitification; heterostyly; *Jasminum*; *Oleaceae*