

ФОРМИРОВАНИЕ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ *JASMINUM FRUTICANS* (OLEACEAE)

© 2020 г. Т. Н. Кузьмина

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

Поступила в редакцию 17.03.2020 г.

После доработки 18.05.2020 г.

Принята к публикации 19.05.2020 г.

В статье приводятся данные исследования генезиса семязачатка и семени у дистильного вида флоры Крыма *Jasminum fruticans* L. (Oleaceae). Показано, что длинно- и короткостолбчатые цветки не имеют различий в последовательности и ходе дифференциации основных структур семязачатка и генезисе семени. Археспорий образован 1–4 клетками. Семязачаток у *J. fruticans* геми-анатропный, теуинуцеллярный, унитегмальный. В результате мегаспорогенеза формируется линейная тетрада мегаспор. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу из халазальной мегаспоры. В зрелом состоянии зародышевый мешок образован семью клетками. Полярные ядра сливаются до оплодотворения. Развитие зародыша идет по Solanad-типу. В ходе развития зародыша выделяют зиготический (1–3 сутки после опыления), проэмбриональный (4–21 сутки) периоды. Начиная с 4 недели после опыления, зародыш переходит в эмбриональный период. В зрелом семени зародыш дифференцирован на две семядоли, апекс побега, гипокотиль и зародышевый корешок. Показана трансформация интегумента семязачатка при формировании семенной кожуры. В зрелом семени она образована саркотестой и склеротестой.

Ключевые слова: генезис, семязачаток, зародышевый мешок, мегаспорогенез, семя, зародыш, семенная кожура, гетеростилия, дистилия, *Jasminum*, Oleaceae

DOI: 10.31857/S0006813620090082

Особенностью видов рода *Jasminum* L. (Oleaceae Hoffmanns. et Link) является дистилия, которая рассматривается как частный случай гетеростилии. При дистилии у растений в пределах вида существуют особи с цветками двух морфологических форм: длинностолбчатые и короткостолбчатые, которые различаются по длине столбиков пестиков и тычиночных нитей (Zhinkina, 2000; Demjanova, 2010). Кроме того, у цветков различных морфологических форм выявлены различия в размерах цветков, пыльцевых зерен, строении рыльца пестика (Pailler, Thompson, 1997; Guitián et al., 1998; Thompson, Dommée, 2000; Faivre, McDade, 2001; Naiki, Nagamusu, 2003; Olesen et al., 2005; Wu et al., 2010; Cohen, Litt, Davis, 2015; Kuzmina, 2017b). Известно, что у некоторых гетеростильных видов, в зависимости от морфологической формы растения, происходит редукция генеративных структур (Imhanitskaya, 1981). В частности, у цветков длинностолбчатой формы рода *Mussaenda* L. (сем. Rubiaceae) дегенерируют пыльники, в результате чего пыльцевые зерна не формируются, а у цветков короткостолбчатой формы отмечается дегенерация семязачатков, что

фактически делает длинностолбчатые цветки пестичными, а короткостолбчатые – тычиночными (Li et al., 2010). Характерно, что аналогичные процессы редукции тканей генеративных структур выявлены у растений различных таксонов при формировании однополых цветков (Kordyum, Glushchenko, 1976). Однако, данные о генезисе генеративных элементов у гетеростильных видов, в большинстве случаев, даются без учета морфологической формы цветка, что не позволяет выявить частоту распространения среди них случаев редукции генеративных органов. Общие сведения о строении семязачатка и семени представителей рода *Jasminum* L. представлены в ряде работ (Maheswari, 1975; Johri et al., 1992; Litvinenko, 1987; Kamelina, 2009). Ранее было рассмотрено формирование мужской генеративной сферы и дана оценка состояния мужского гаметофита длинно- и короткостолбчатых цветков *Jasminum fruticans* L. – дистильного вида флоры Южного берега Крыма (Kuzmina, 2018). Целью данной работы была характеристика генезиса семязачатков и семян *J. fruticans* с учетом морфологической формы цветка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Jasminum fruticans L., или жасмин кустарниковый, – дистильный вид средиземноморской флоры из сем. Oleaceae, ареал которого распространяется и на горные районы Крыма и Кавказ (Golubev, 1996). Для анализа в 2016–2019 годах брали бутоны, цветки на разных стадиях развития у растений длинно- и короткостолбчатой морфологических форм, произрастающих на территории Никитского ботанического сада (г. Ялта, Республика Крым). Завязи фиксировали ежедневно в течение первой недели после искусственного опыления. В последующем фиксацию материала проводили каждую неделю, вплоть до полного созревания плода. В качестве фиксатора использовали раствор Ф.А.А. (formalin : acetic acid : alcohol 70% – 7:7:100). Обезвоживание материала осуществлялось изопропиловым спиртом (Kuzmina, 2017a). Инfiltrация объектов парафином проходила в течение недели. Парафиновые срезы делали на ротационном полуавтоматическом микротоме RMD-3000 (Россия). Толщина срезов при изготовлении препаратов варьировала в зависимости от размеров объектов в диапазоне 7–45 мкм. Постоянные цитоэмбриологические препараты окрашивали гематоксилином и алциановым синим (Zhinkina, Voronova, 2000). Анализ цитоэмбриологических препаратов проводили с помощью микроскопов Jenaval и AxioScore A.1 (“Carl Zeiss”, Германия). Микрофотографии получены системой анализа изображений AxioCamERc5s (“Carl Zeiss”, Германия). Типизация структур семязачатка приводится согласно современным классификациям, предложенным И.И. Шамровым (Shamrov, 1999, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

У *J. fruticans* гинецей димерный синкарпный, образован двумя карпеллами. В единичных случаях у растений обеих морфологических форм встречается гинецей из трех плодolistиков. В каждой карпелле расположено, как правило, по два семязачатка. Также в анализируемом материале наблюдались случаи, когда в одной из карпелл развивались один или три семязачатка. Вариабельность по количеству семязачатков в большей степени была отмечена в завязях короткостолбчатых цветков, у которых в 16% случаев в одной из карпелл формировался лишь один семязачаток. У длинностолбчатых цветков подобные изменения не отмечались. Семязачатки у *J. fruticans* имеют угловую или маргинальную плацентацию.

Независимо от морфологической формы растения закладка примордиев семязачатков происходит летом в год, предшествующий цветению. Дифференциация структур семязачатка, как пра-

вило, начинается в конце февраля – в I декаде марта. В этот период в примордии хорошо различимы эпидерма, субэпидермальные клетки и осевой ряд клеток. В субэпидермальном слое дифференцируется от одной до четырех археспориальных клеток и инициальные клетки латеральной части нуцеллуса (табл. I). Клетки субэпидермального слоя, расположенные латерально от археспория, являются инициальными клетками латеральной части нуцеллуса. В период дифференциации мегаспороцита и мегаспорогенеза в нуцеллусе можно выделить апикальную область, образованную эпидермальными клетками, латеральную область и 2–3 клетки базальной области. Однако в ходе дифференциации зародышевого мешка клетки нуцеллуса облитерируют (табл. II).

В семязачатке *J. fruticans* закладывается только один интегумент. Его развитие начинается в период дифференциации мегаспороцита с деления инициальных клеток интегумента, расположенных в эпидермальном слое примордия семязачатка. Первые деления идут в антиклинальном направлении, в результате чего образуется четыре клетки, после чего расположенные под ними субэпидермальные клетки делятся периклиально. В дальнейшем последовательно проходят периклиальные деления клеток эпидермального слоя и антиклинальные и периклиальные деления клеток субэпидермального слоя, за счет которых образуется многослойная ткань интегумента, окружающая зародышевый мешок. Клетки внутренней эпидермы изодиаметрической формы, выстилают прямое микропиле и образуют интегументальный тапетум, который непосредственно соприкасается с зародышевым мешком. В зрелом семязачатке, независимо от морфологической формы растения, интегумент образован 12–14 клеточными слоями. Паренхима интегумента продолжает разрастаться и после дифференциации зародышевого мешка и оплодотворения. Характерно, что у семязачатка на стадии дифференциации зародышевого мешка клетки трех субэпидермальных слоев интегумента приобретают уплощенную форму. В зрелом семязачатке таких уплощенных слоев – четыре–шесть. Морфологическое преобразование интегумента в семенную кожуру происходит, начиная с 14 суток после опыления. В этот период эпидермальные клетки приобретают изодиаметрическую форму, а в субэпидермальных клетках образуются вакуоли, при этом сами клетки растягиваются и уплощаются в тангентальном направлении, образуя саркотесту. В последующем в них накапливается клеточный сок, придающий зрелому семени темный оттенок. При этом клетки дистальных слоев интегумента остаются мелкими. В зрелом семени они формируют склеротесту (табл. III).

Инициальная клетка гипостазы различима в осевом ряду клеток на стадии археспориальных

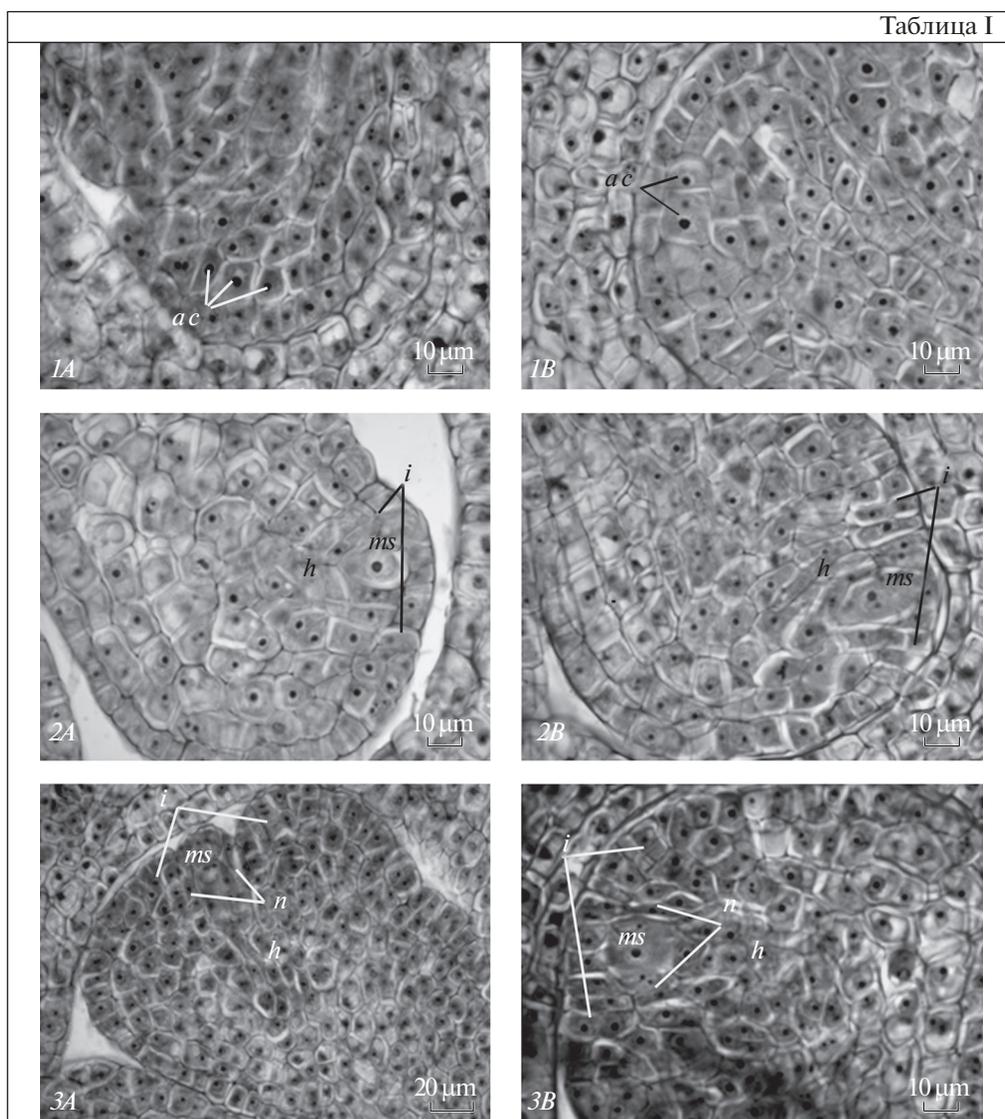


Таблица I. Семязачатки длинно- (A) и короткостолбчатой (B) флоральных форм *Jasminum fruticans* на ранних стадиях развития.

1 – примордий семязачатка с археспориальными клетками; 2 – семязачаток на стадии мегаспороцита; 3 – семязачаток в период дифференциации интегумента. *ac* – археспориальная клетка, *h* – гипостаза, *i* – интегумент, *ms* – мегаспороцит, *n* – нуцеллус.

Plate I. Ovules of long-styled (A) and short-styled (B) floral forms of *Jasminum fruticans* in the early stages of development.

1 – ovule primordium with archesporial cells; 2 – ovule at the stage of megasporocyte; 3 – ovule during the integument differentiation. *ac* – archesporial cell, *h* – hypostasis, *i* – integument, *ms* – megasporocyte, *n* – nucellus.

клеток ниже археспориальных клеток. На стадии мегаспорогенеза гипостаза имеет вид колонки изодиаметрических клеток с утолщенными стенками. Позднее, при дифференциации и созревании зародышевого мешка, она представлена двумя колонками клеток с утолщенными стенками. В ходе образования семени происходит ее трансформация, и в зрелом семени гипостаза морфологически не выражена.

Халазальная область семязачатка небольшая, что позволяет ее характеризовать как мезохалазу.

Эта область включает в себя клетки проводящего пучка, которые проходят через рафе в фуникулус. Фуникулус у *J. fruticans* короткий. В зрелом семязачатке эпидермальные клетки фуникулуса вытягиваются, образуя небольшой фуникулярный обтуратор.

В ходе развития семязачатка в результате образования и разрастания рафе, происходит смещение прямой морфологической оси, образованной микропиле и халазой. При этом она оказывается расположенной относительно плаценты под уг-

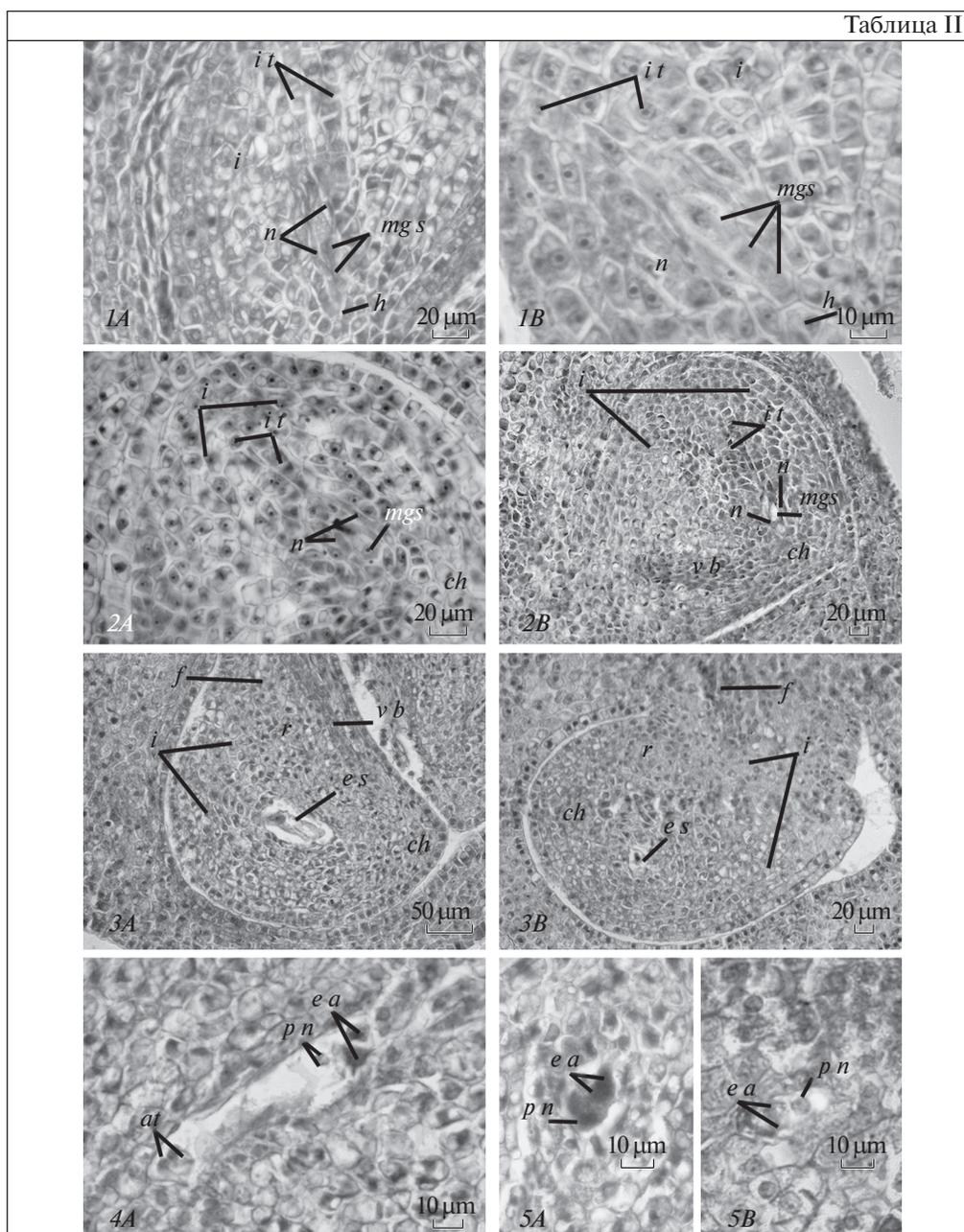


Таблица II. Семязачки длинно- (A) и короткостолбчатой (B) флоральных форм *Jasminum fruticans*.

1, 2 – в период мегаспорогенеза, 3 – дифференциации зародышевого мешка, 4, 5 – зрелый зародышевый мешок. *at* – антиподы, *ch* – халаза, *ea* – яйцевой аппарат, *es* – зародышевый мешок, *f* – фуникулус, *i* – интегумент, *it* – интегументальный тапетум, *mgs* – мегаспора, *n* – нуцеллус, *pn* – полярное ядро, *r* – рафе, *vb* – проводящий пучок.

Plate II. Ovules of long-styled (A) and short-styled (B) floral forms of *Jasminum fruticans*.

1, 2 – during megasporogenesis, 3 – differentiation of the embryo sac, 4, 5 – mature embryo sac. *at* – antipodal cells, *ch* – chalaza, *ea* – egg apparatus, *es* – embryo sac, *f* – funiculus, *i* – integument, *it* – integumentary tapetum, *mgs* – megaspore, *n* – nucellus, *pn* – polar nucleus, *r* – raphe, *vb* – vascular bundle.

лом в 45° , что соответствует геми-анатропному подтипу гемитропного типа, согласно современной классификации (Shamrov, 2017).

У *J. fruticans* может закладываться до четырех археспориальных клеток, которые без дополни-

тельного деления преобразуются в мегаспороциты. В ходе мегаспорогенеза формируются линейные тетрады мегаспор. Однако, несмотря на наличие нескольких мегаспороцитов, участвующих в мегаспорогенезе, у *J. fruticans* были выявлены семязачки только с одним зародышевым меш-

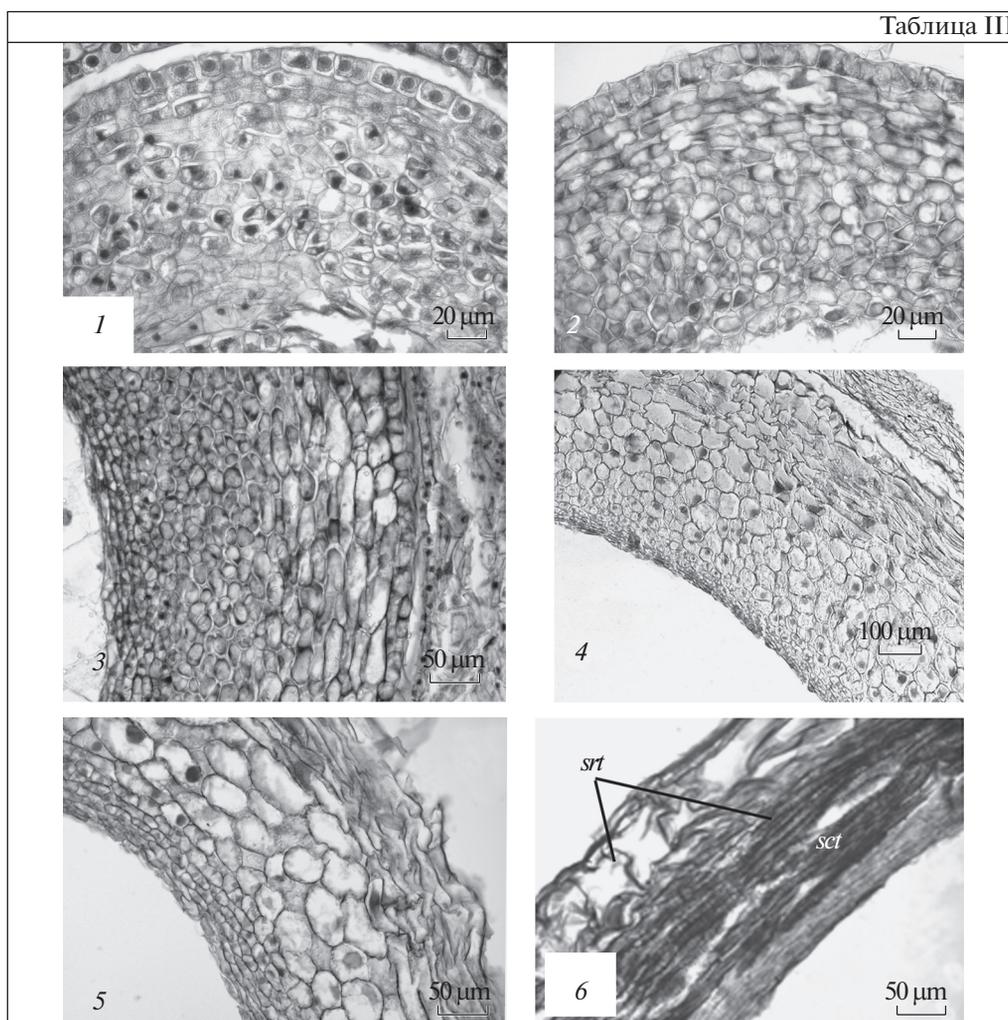


Таблица III. Фрагменты интегумента семязачатка *Jasminum fruticans* в процессе формирования семенной кожуры.

1 – 7 сутки после опыления; 2 – 14 сутки; 3 – 21 сутки после опыления; 4 – 42 сутки после опыления; 5 – 56 сутки после опыления; 6 – зрелое семя. *srt* – саркотеста; *sct* – склеротеста.

Plate III. Fragments of the integument ovules of *Jasminum fruticans* in the process of forming the seed coat.

1 – 7 days after pollination; 2 – 14 days; 3 – 21 days after pollination; 4 – 42 days after pollination; 5 – 56 days after pollination; 6 – mature seed. *srt* – sarcotesta; *sct* – sclerotesta.

ком. Развитие зародышевого мешка у данного вида идет по *Polygonum*-типу из халазальной мегаспоры, в отличие от *Olea europaea* L. (Oleaceae), где зародышевый мешок биспорический *Allium*-типа (Shevchenko, 2009). В зрелом зародышевом мешке дифференцирован яйцевой аппарат, образованный яйцеклеткой и двумя синергидами, два полярных ядра и три небольшие антиподальные клетки. Полярные ядра расположены ближе к микропиларному полюсу центральной клетки. Они сливаются при оплодотворении. Зрелости семязачатки достигают в конце апреля – начале мая.

Эндосперм у *J. fruticans* клеточный (целлюлярный), как и у других представителей сем. Oleaceae (Litvinenko, 1987; Kamelina, 2009). До стадии гло-

булярного зародыша он представлен крупными клетками с относительно мелким ядром. Начиная с поздней глобулярной стадии, по периферии эндосперма формируются мелкие густоплазменные клетки, которые к моменту созревания семени, образуют несколько плотных рядов клеток, окружающих зародыш. В зрелых семенах эндосперм представлен тонким слоем мелких уплощенных клеток, окружающих зародыш.

Сравнительная характеристика последовательности деления, основных стадий и динамики формирования зародыша у длинно- и короткостолбчатых растений *J. fruticans* не выявила различий между морфологическими формами. Развитие зародыша у *J. fruticans* проходит по *Solanad*-типу, при котором зигота делится поперечными

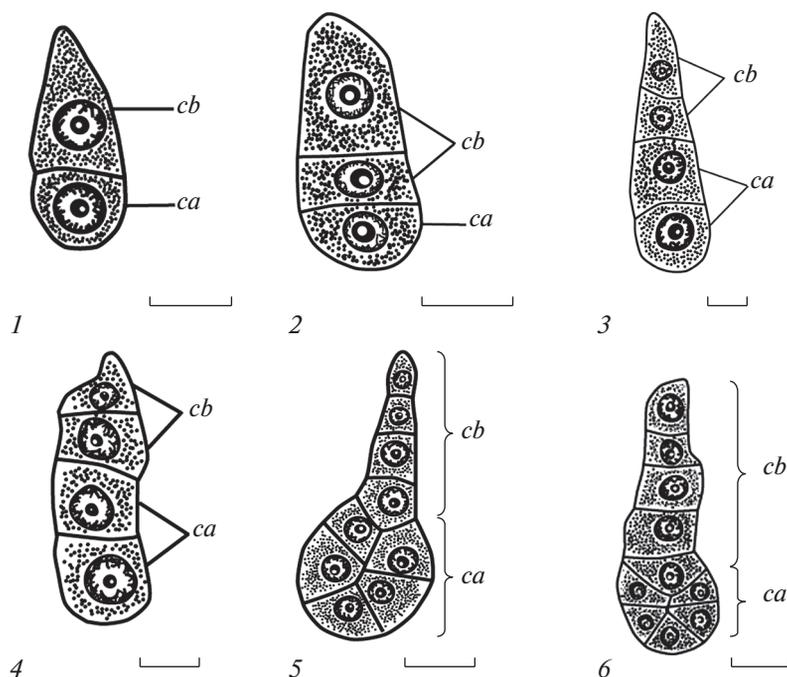


Рис. 1. Начальные стадии генезиса зародыша длинно- (2, 3, 5) и короткостолбчатых (1, 4, 6) растений *Jasminum fruticans*.

1 – двухклеточный предзародыш; 2 – трехклеточный проэмбрио; 3, 4 – четырехклеточный предзародыш; 5, 6 – многоклеточный проэмбрио. *ca* – апикальная клетка и ее производные, *cb* – базальная клетка и ее производные. Масштабная линейка: 10 μ m.

Fig. 1. Initial stages of embryogenesis in long-styled (2, 3, 5) and short-styled (1, 4, 6) plants of *Jasminum fruticans*.

1 – two-celled proembryo; 2 – three-celled proembryo; 3, 4 – four-celled proembryo; 5, 6 – multicellular proembryo. *ca* – apical cell and its derivatives, *cb* – basal cell and its derivatives. Scale bar: 10 μ m.

делениями с образованием клеток *ca* и *cb*, последующие деления которых также проходят в поперечном направлении. Производные клетки *ca* формируют основные части зародыша, а суспензор и гипофиз являются производными клетки *cb*. Начальные этапы генезиса проэмбрио *J. fruticans* представлены на рис. 1.

Зиготическая стадия развития зародыша *J. fruticans* занимает до 3 суток, после чего начинается его проэмбриональный период развития. Проэмбрио формируется на 21 сутки после опыления. Глобулярная стадия развития зародыша отмечается на 28–35 сутки после опыления (табл. IV). На 6 неделе после опыления (42–49 сутки) последовательно проходят стадии сердцевидного и торпедовидного зародыша. В этот период происходит облитерация суспензора.

На 56 сутки после опыления проходит дифференциация органов зародыша. К концу второго месяца развития зародыш полностью дифференцирован, после чего начинается его рост, который продолжается до 11 недели развития семени после опыления. В конце 2–начале 3 месяца после опыления зародыш морфологически сформирован.

Зрелый зародыш *J. fruticans* прямой, дифференцирован на две крупные округлые семядоли, гипокотиль короткий, апекс побега и корешок с корневым чехликом. У зародыша дифференцирована прокамбиальная система (рис. 2). В этот период происходит дифференциация саркотесты и главным образом формирование в ней слоев механической ткани, непосредственно прилегающих к зародышу. В ряде случаев на ранних этапах эмбриогенеза отмечалась полиэмбриония, однако в зрелых семенах случаи полиэмбрионии нами не были выявлены.

Таким образом, зрелые семена *J. fruticans* независимо от морфологической формы материнского растения содержат дифференцированный зародыш, окруженный тонким слоем эндосперма и защищенный семенной кожурой, имеющей слой механической ткани – склеротесты, и многослойную сочную оболочку – саркотесту.

ОБСУЖДЕНИЕ

По сведениям F.R. Ganders (Ganders, 1979), гетеростилия наблюдается в 36 семействах покрытосеменных растений. Следует отметить, что встречаются лишь единичные работы, дающие

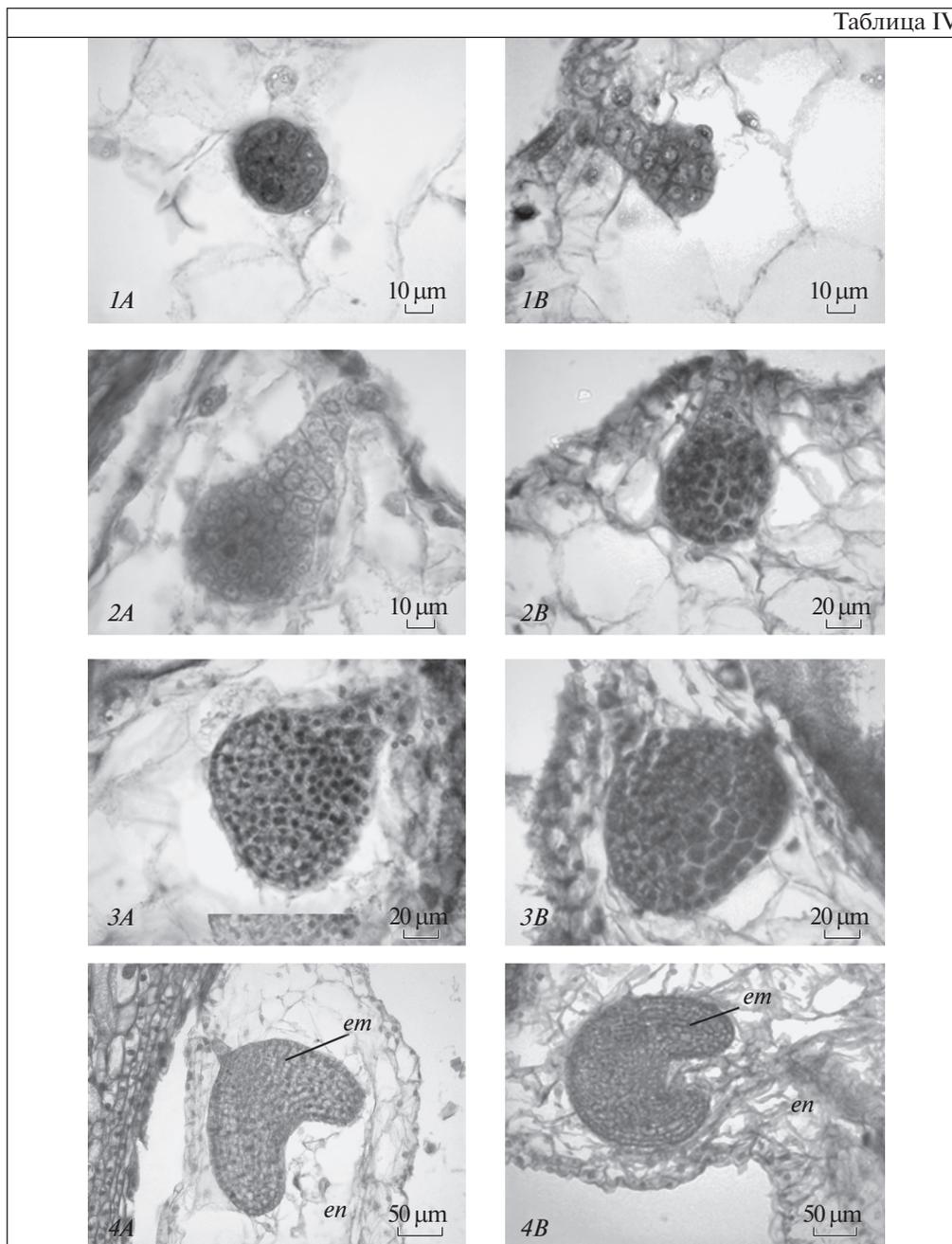


Таблица IV. Стадии развития зародыша у длинно- (A) и короткостолбчатых (B) растений *Jasminum fruticans*.

1 – проэмбрио (21 сутки после опыления); 2 – глобулярный зародыш (28 сутки после опыления); 3 – поздняя глобулярная стадия зародыша (35 сутки после опыления); 4 – зародыш на сердцевидной стадии (42–49 сутки после опыления). *em* – зародыш, *en* – эндосперм.

Plate IV. The stages of development embryo long-styled (a) and short-styled (b) plants of *Jasminum fruticans*.

1 – proembryo (21 days after pollination); 2 – globular embryo (28 days after pollination); 3 – late globular stage of the embryo (35 days after pollination); 4 – embryo at the heart-shaped stage (42–49 days after pollination). *em* – embryo, *en* – endosperm.

характеристику генеративных элементов гетеростильных видов с учетом морфологической формы растения (Zenkteler, 1966; Крупко, 1972; Gorokhovskaya, 1973; Salakhova, 1978; Vereshchagina, 1982; Li et al., 2010). Однако анализ литератур-

ных сведений о цитоэмбриологических признаках семейств, которые согласно данным F.R. Ganders (1979), являются наиболее многочисленными по количеству гетеростильных видов, показал, что в родах, относящихся к семействам Polygonaceae,

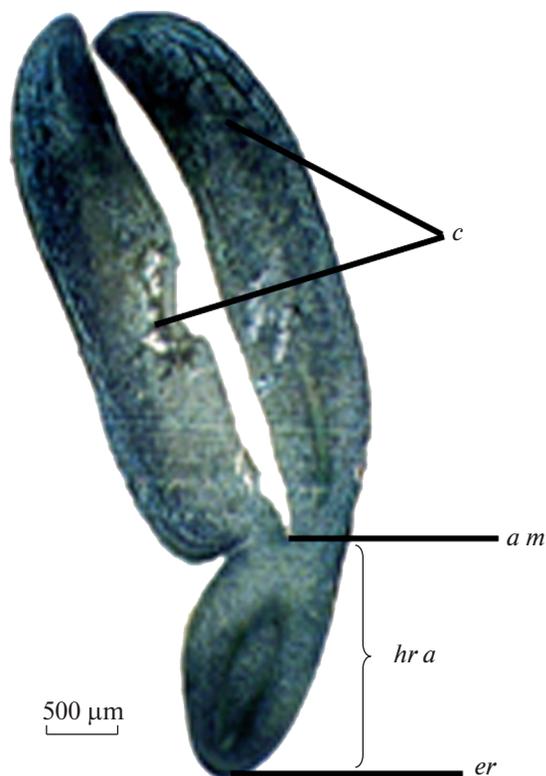


Рис. 2. Зрелый зародыш *Jasminum fruticans*.
c – семядоля; *am* – апикальная меристема; *hra* – ось гипокотиль – корень; *er* – эмбриональный корень.

Fig 2. Mature embryo of *Jasminum fruticans*.
c – cotyledon, *am* – apical meristem, *hra* – hypocotyl-root axis; *er* – embryonic root.

Plumbaginaceae, Lythraceae, семязачатки обладают примитивными признаками: крассинуцеллярный тип семязачатка, наличие двух интегументов (Solntseva, 1983; Korobova, 1983; Batygina, Kolesova, 1985). А у представителей семейств Oxalidaceae, Boraginaceae, Rubiaceae, Primulaceae, как и у *J. fruticans*, относящегося к семейству Oleaceae, отмечается тенуинуцеллярный тип семязачатка (Vereshchagina, 1980; Mamet'eva, 1983; Andronova, 1987; Litvinenko, 1987; Gachechiladze, 1993; Jedrzejuk, Szlachetka, 2005). В частности, у представителей родов *Oldenlandia* L. и *Bouvardia* Salisb. (Rubiaceae), для которых характерна гетеростилия, эпидермис нуцеллуса образован одной или двумя клетками (Savchenko, 1973).

Многочелюстный археспорий встречается только у некоторых представителей сем. Rubiaceae (Kamelina, 2009), а также он описан для ряда видов рода *Jasminum* (Oleaceae) (Litvinenko, 1987). В других семействах археспорий семязачатка представлен, как правило, одной или двумя клетками. Для родов семейства Rubiaceae установлена вариабельность функциональной мегаспоры (Rubiaceae) (Andronova, 1987; Kamelina, 2009). Редук-

ция генеративных элементов у видов, относящихся к родам с гетеростилией, не носит массового характера. Случаи аномалий развития и редукции зародышевого мешка описаны у представителей родов *Oxalis* (Oxalidaceae) (Zenkteler, 1966; Krupko, 1972), *Plumbago* (Plumbaginaceae) (Russel, 1980; Kamelina, 2009), *Mussaenda* (Rubiaceae) (Li et al., 2010).

Семена у таксонов, обладающих флоральным полиморфизмом, имеют, как правило, дифференцированный зародыш, а эндосперм у них клеточный. В зрелом семени эндосперм сохраняется, как правило, в виде нескольких слоев. Аналогичные процессы отмечены и у *J. fruticans*.

В целом, по основным цитоэмбриологическим признакам с учетом критериев продвинуто-сти и примитивности (Poddubnaya-Arnol'di, 1976; Kamelina, 2009) семязачаткам *J. fruticans* свойственны как примитивные признаки, в частности – возможность образования многоклеточного археспория, так и признаки, типичные для более прогрессивных таксонов: тенуинуцеллярный тип семязачатка, отсутствие кроющих клеток в нуцеллусе, унитегмальность, наличие интегументального тапетума, слабое развитие гипостазы, клеточный эндосперм и относительно крупный и дифференцированный зародыш.

Однако однозначно нельзя утверждать, что перечисленные признаки являются неотъемлемыми характеристиками таксонов, обладающих флоральным полиморфизмом. Тем не менее, проведенное сопоставление подтверждает мнение, высказанное А.М. Агаджанян (Agadjanyan, 2000), о проявлении гетеростилии в эволюционно продвинутых таксонах покрытосеменных растений, по сравнению с таксонами, для которых типична двудомность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфологическая форма растения *J. fruticans* не влияет на характер и динамику формирования семязачатка и семени. Случаи редукции семязачатков и зародышевых мешков у *J. fruticans* не были отмечены. В зрелом состоянии семязачаток характеризуется как геми-анатропный, тенуинуцеллярный, унитегмальный с рафе. Археспорий образован одной или двумя клетками. Спорогенные клетки дифференцируются непосредственно из археспориальных. В семязачатке могут закладываться 1–4 археспориальные клетки, которые преобразуются в мегаспороциты. Как правило, развивается один зародышевый мешок, дифференциация которого идет по Polygonum-типу из халазальной мегаспоры. В зрелом состоянии женский гаметофит 7-клеточный. Начальные этапы деления зиготы соответствуют Solanad-типу. В зрелом семени зародыш дифференцирован на

семядоли, короткий гипокотиль, апекс стебля и зародышевый корень. Эндосперм клеточный, начиная с глобулярной стадии развития зародыша, происходит трансформация клеток эндосперма. Семенная кожура, образованная склеротестой и саркотестой, трансформируется из интегумента.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках плановой темы сектора структурной ботаники и репродуктивной биологии растений Никитского ботанического сада – Национального научного центра “Изучение репродуктивных процессов редких и ценных видов семейств Oleaceae, Iridaceae, Asphodelaceae и Campanulaceae с целью познания морфогенетических и функциональных закономерностей системы репродукции и в связи с задачами сохранения и размножения растений”, номер государственной регистрации 0829-2019-0039.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Agadjanyan] Агаджанян А.М. 2000. Распространенность и распределение гетеростилии в системе покрытосеменных растений. – Успехи современной биологии. 120 (4): 348–360.
- [Andronova] Андропова Е.Н. 1987. Семейство Rubiaceae. – В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. Л. С. 116–124.
- [Batygina, Kolesova] Батыгина Т.Б., Колесова Г.Е. 1985. Семейство Lythraceae. – В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Brunelliaceae – Tremandraceae. Л. С. 85–88.
- Cohen J. I., Litt A., Davis J. I. 2015. Comparative floral development in *Lithospermum* (Boraginaceae) and implications for the evolution and development of heterostyly. – Am. J. Bot. 99 (5): 797–805. <https://doi.org/10.3732/Ajb.1100329>
- [Demjanova] Демьянова Е.И. 2010. Антэкология: учебное пособие по спецкурсу. Пермь. 116 с.
- Faivre A.E., McDade L.A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? – Am. J. Bot. 88 (5): 841–853.
- Ganders F.R. 1979. The biology of heterostyly. – N. Z. J. Bot. 17: 607–635.
- [Gachechiladze] Гачечиладзе М.И. 1993. Эмбриология *Primula bayernii* (Primulaceae). – Бот. журн. 78 (5): 93–96.
- [Golubev] Голубев В.Н. 1996. Биологическая флора Крыма. Ялта. 126 с.
- [Gorokhovskaya] Гороховская Е.И. 1973. К эмбриологии *Primula officinalis* (L.) Hill и *P. pallasii* Lehm. – В сб.: Матер. Всесоюзного симпозиума “Половой процесс и эмбриогенез растений”. М. С. 55–56.
- Gutián J., Gutián P., Medrano M. 1998. Floral biology of the distylous Mediterranean shrub *Jasminum fruticans* (Oleaceae). – Nord. J. Bot. 18: 195–201.
- [Imkhanitskaya] Имханицкая Н.Н. 1981. Семейство мареновые (Rubiaceae). – В кн.: Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. М. С. 353–358.
- Jedrzejuk A., Szlachetka W. 2005. Development of flower organs in common lilac (*Syringa vulgaris* L.) cv. Mme Florent Stepman. – Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica. 42 (2): 41–52.
- Johri B.M., Ambraogal K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Vol. 2. Berlin. P. 650–653.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Kordyum, Glushchenko] Кордюм Е.Л., Глушенко Г.И. 1976. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола у покрытосеменных растений. Киев. 200 с.
- [Korobova] Коробова С.Н. 1983. Семейство Plumbaginaceae. – В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Phytolaccaceae – Thymelaeaceae. Л. С. 59–64.
- Krupko S. 1972. Some embryological and cytological characteristics of two varieties of *Oxalis cernua* Thunb. var. *sericea* and var. *compressa* from South Africa. – Bull. Soc. Amis sci. et lett. Pozn. D. (12–13): 161–168.
- [Kuzmina] Кузьмина Т.Н. 2017а. Генезис микроспорангия *Jasminum officinale* L. (Oleaceae). – Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 124: 103–109.
- [Kuzmina] Кузьмина Т.Н. 2017б. Диморфизм цветков *Jasminum fruticans* L. – Вестник Пермского университета. Серия Биология. 3: 233–239.
- [Kuzmina] Кузьмина Т.Н. 2018. Формирование мужских генеративных структур *Jasminum fruticans* (Oleaceae). – Бот. журн. 103 (5): 654–663.
- Li A.-M., Wu X.-Q., Zhang D.-X., Barrett S.C.H. 2010. Cryptic dioecy in *Mussaenda pubescens* (Rubiaceae): a species with stigma-height dimorphism. – Ann. Bot. 106: 521–531.
- [Litvinenko] Литвиненко Н.М. 1987. Семейство Oleaceae. – В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. Л. С. 154–158.
- Maheswari Devi H. 1975. Embryology of jasminums and its bearing on the oil composition of Oleaceae. – Acta Botanica India. 3 (1): 52–61.
- [Mamet'eva] Маметьева Т.Б. 1983. Семейство Primulaceae. – В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Phytolaccaceae – Thymelaeaceae. Л. С. 241–243.
- Naiki A., Nagamusu H. 2003. Distyly and pollen dimorphism in *Damnacanthus* (Rubiaceae). – J. Plant Res. 116: 105–113.
- Olesen J.M., Dupont Y.L., Ehler B.K., Hansen D.M. 2005. Heterostyly in the Canarian endemic *Jasminum odoratissimum* (Oleaceae). – Nord. J. Bot. 23 (5): 537–539. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2003.tb00431.x>
- Pailler T., Thompson J.D. 1997. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to la reunion island. – Am. J. Bot. 84 (3): 315–327.

- [Podubnaya-Arnol'di] Поддубная-Арнольди В.А. 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М. 508 с.
- Russel S.D. 1980. Participation of male cytoplasm during gamete fusion in Angiosperm. *Plumbago zeylanica*. — Science. 210: 200–201.
- [Savchenko] Савченко М.И. 1973. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л. 190 с.
- [Salakhova] Салахова Г.Б. 1978. Макроспорогенез, женский гаметофит и оплодотворение *Rumex confertus* Wild. в связи с особенностями его сексуализации. — В сб.: Тезисы докладов VII Всесоюзного симпозиума по эмбриологии растений. Ч. 1. Киев. С. 48–50.
- [Shamrov] Шамров И.И. 1999. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур. — Бот. журн. 84 (10): 3–35.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2017. Морфологические типы семязачатков цветковых растений. — Бот. журн. 102 (2): 129–146.
- [Shevchenko] Шевченко С.В. 2009. Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма. Киев. 336 с.
- [Solntseva] Солнцева М.П. 1983. Семейство Polygonaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Phytolaccaceae — Thymelaeaceae. Л. С. 53–58.
- Thompson J.D., Dommée B. 2000. Morph-specific patterns of variation in stigma height in natural populations of distylous *Jasminum fruticans*. — New Phytol. 148: 303–314.
- [Vereshchagina] Верещагина В.А. 1980. Эмбриологическая характеристика сем. Oxalidaceae R. Brown. — Биологический науки. 3: 52–58.
- [Vereshchagina] Верещагина В.А. 1982. Эмбриология тристильного вида *Lythrum salicaria* L. — В кн.: Экология опыления растений. Пермь. С. 116–129.
- Wu X.Q., Li A.M., Zhang D.X. 2010. Cryptic self-incompatibility and distyly in *Hedyotis acutangula* Champ. (Rubiaceae). — Plant Biol. 12: 484–494.
- Zenkeler M. 1966. Comparative embryology of three heterostylic races of *Oxalis cernua* Thunb. — Bull. Soc. Amis. Sci. et let. Pozn. 6D: 99–145.
- [Zhinkina] Жинкина Н.А. 2000. Гетеростилия. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 82–83.
- [Zhinkina, Voronova] Жинкина Н.А., Воронова О.Н. 2000. О методике окраски эмбриологических препаратов. — Бот. журн. 85 (6): 168–171.

FORMATION OF THE OVULE AND SEED IN *JASMINUM FRUTICANS* (OLEACEAE)

T. N. Kuzmina

The Nikita Botanical Gardens — National Scientific Center RAS
Nikitsky Spusk Str., 52, Yalta, 298648, Russia

e-mail: tnkuzmina@rambler.ru

Jasminum fruticans L. (Oleaceae) is a species typical of the Mediterranean flora. It grows in mountainous areas and on the Southern Coast of the Crimea. The plant is characterized by floral polymorphism expressed in the presence of flowers of two forms: long-styled and short-styled. The analysis of the genesis of the ovules and seeds of *J. fruticans* was carried out taking into account the floral forms of the plant. It is shown that the morphological forms do not differ in the dynamics of the genesis and morphology of the ovules and the development of seeds. The ovule primordium is initiated in the summer preceding the flowering. Their differentiation begins in late February — March of the following year. The archesporium in *J. fruticans* is represented by 1–4 cells. The ovule is hemi-anatropous, tenuinucellar and unitegmic. As a result of megasporogenesis, the linear tetrad of microspores is formed. The embryo sac develops following the Polygonum-type from the chalazal megaspore. The mature embryo sac is formed by seven cells. The polar nuclei fuse before fertilization. The development of the embryo follows the Solanad-type. During the development of the embryo, it is possible to distinguish zygotic (1–3 days after pollination), proembryonic (4–21 days) and embryonic (starting from 22 days) periods. The mature embryo has two large cotyledons, the apex located between them, a short hypocotyl and the germ root. The transformation of sporophytic tissues of the ovule during seed formation is shown. The seed coat is formed by sarcotesta and sclerotesta. The multicellular archesporium corresponds to the primitive features characteristic of the ovules of *J. fruticans*. The criteria for advancement correspond to the tenuinucellate type of ovule, the presence of one integument and an integumentary tapetum, a cellular endosperm and a large differentiated embryo. A comparison of main cytoembryological characteristics of *J. fruticans* and other taxa with heterostyled is presented.

Keywords: genesis, ovule, embryo sac, megasporogenesis, seed, embryo, seed coat, heterostyly, distyly, *Jasminum*, Oleaceae

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the research project of the Sector of Structural Botany and Reproductive Biology of Plants of the The Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS “Investigation of reproductive processes in rare and valuable species of the families Oleaceae, Iridaceae, Asphodelaceae and Campanulaceae with the purpose of knowledge of the morphogenetical and functional regularities of the reproductive system, and in the context of asks to protect and reproduce plants” (№ 0829-2019-0039).

REFERENCES

- Agadjanyan A.M. 2000. The extent and distribution of heterostyly in system of Angiosperm. – *Biology Bulletin Reviews*. 120 (4): 348–360 (In Russ.).
- Andronova E.N. 1987. Semeistvo Rubiaceae [Family Rubiaceae]. In: *Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Davidiaceae – Asteraceae*. Leningrad. P. 116–124 (In Russ.).
- Batygina T.B., Kolesova G.E. 1985. Semeistvo Lythraceae [Family Lythraceae]. – In: *Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Brunelliaceae – Tremandraceae*. Leningrad. P. 85–88 (In Russ.).
- Cohen J.I., Litt A., Davis J.I. 2015. Comparative floral development in *Lithospermum* (Boraginaceae) and implications for the evolution and development of heterostyly. – *Am. J. Bot.* 99 (5): 797–805. <https://doi.org/10.3732/Ajb.1100329>
- Demyanova E.I. 2010. *Antekologiya: uchebnoe posobie. [Antecology: a textbook for a special course]*. Perm. 116 p. (In Russ.).
- Favre A.E., McDade L.A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? – *Am. J. Bot.* 88 (5): 841–853.
- Ganders F.R. 1979. The biology of heterostyly. – *N. Z. J. Bot.* 17: 607–635.
- Gachechiladze M.I. 1993. The embryology of *Primula baeyerii* (Primulaceae). – *Botanicheskii zhurnal*. 78 (5): 93–96 (In Russ.).
- Gutián J., Gutián P., Medrano M. 1998. Floral biology of the distylous Mediteranean shrub *Jasminum fruticans* (Oleaceae). – *Nord. J. Bot.* 18: 195–201.
- Golubev V.N. 1996. *Biologicheskaya flora Kryma [Biological flora of the Crimea]*. Yalta. 126 p. (In Russ.).
- Gorokhovskaya E.I. 1973. K embriologii *Primula officinalis* (L.) i *P. pallasii* Lehm [On the embryology of *Primula officinalis* (L.) Hill and *P. pallasii* Lehm.]. – In: *Polovoy protsess i embriogenez rastenii. Materialy Vsesoyuznogo simpoziuma*. Moscow. P. 55–56 (In Russ.).
- Imkhanitskaya N.N. 1981. Semeistvo Rubiaceae [Family Rubiaceae]. – In: *Zhyzn' rastenii*. Vol. 5 (2). Moscow. P. 353–358 (In Russ.).
- Jedrzejuk A., Szlachetka W. 2005. Development of flower organs in common lilium (*Syringa vulgaris* L.) cv. Mme Florent Stepman. – *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*. 42 (2): 41–52.
- Johri B.M., Ambraogal K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. V. 2. Berlin. P. 650–653.
- Kamelina O.P. 2009. *Systimatic embryology of flowering plants. Dicotyledons*. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Kordyum E.L., Glushchenko G.I. 1976. Tsitoembriologicheskie aspekty problem pola u pokrytosemennykh rastenii. [Cytoembryological aspects of the problem of sex in angiosperms]. Kiev. 200 p. (In Russ.).
- Korobova S.N. 1983. Semeistvo Plumbaginaceae [Family Plumbaginaceae]. – In: *Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Phytolaccaceae – Thymelaeaceae*. Leningrad. P. 59–64 (In Russ.).
- Krupko S. 1972. Some embryological and cytological characteristics of two varieties of *Oxalis cernua* Thunb. var. *sericea* and var. *compressa* from South Africa. – *Bull. Soc. Amis sci. et lett. Pozn. D.* 12–13: 161–168.
- Kuzmina T.N. 2017a. Genesis of microsporangium of *Jasminum officinale* L. (Oleaceae). – *Byulleten Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*. 124: 103–109 (In Russ.).
- Kuzmina T.N. 2017b. The dimorphism of flowers of *Jasminum fruticans* L. (Oleaceae). – *Vestnik Permskogo universiteta. Seriya Biologiya*. 3: 233–239 (In Russ.).
- Kuzmina T.N. 2018. The formation of male generative structures of *Jasminum fruticans* (Oleaceae). – *Botanicheskii zhurnal*. 103 (5): 654–663 (In Russ.).
- Li A.-M., Wu X.-Q., Zhang D.-X., Barrett S.C.H. 2010. Cryptic dioecy in *Mussaenda pubescens* (Rubiaceae): a species with stigma-height dimorphism. – *Ann. Bot.* 106: 521–531.
- Litvinenko N.M. 1987. Semeistvo Oleaceae [Family Oleaceae]. – In: *Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Davidiaceae – Asteraceae*. Leningrad. P. 154–158 (In Russ.).
- Maheswari Devi H. 1975. Embryology of jasminums and its bearing on the oil composition of Oleaceae. – *Acta Botanica India*. 3 (1): 52–61.
- Mamet'eva T.B. 1983. Semeistvo Primulaceae [Family Primulaceae]. – In: *Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Phytolaccaceae – Thymelaeaceae*. Leningrad. P. 241–243 (In Russ.).
- Naiki A., Nagamusu H. 2003. Distyly and pollen dimorphism in *Damnacanthus* (Rubiaceae). – *J. Plant Res.* 116: 105–113.
- Olesen J.M., Dupont Y.L., Ehler B.K., Hansen D.M. 2005. Heterostyly in the Canarian endemic *Jasminum odoratissimum* (Oleaceae). – *Nordic Journal of Botany*. 23 (5): 537–539. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2003.tb00431.x>
- Pailler T., Thompson J.D. 1997. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to la reunion island. – *Am. J. Bot.* 84 (3): 315–327.
- Poddubnaya-Arnol'di V.A. 1976. Tsitoembriologiya pokrytosemennykh rastenii. Osnovy i perspektivy. [Cytoembryology of angiosperms. Basics and perspectives]. Moscow. 508 p. (In Russ.).
- Russel S.D. 1980. Participation of male cytoplasm during gamete fusion in Angiosperm. *Plumbago zeylanica*. – *Science*. 210: 200–201.

- Savchenko M.I. 1973. Morfologiya semyapochki pokrytosemennykh rastenii. [Ovule morphology of Angiosperms]. Leningrad. 190 p. (In Russ.).
- Salakhova G.B. 1978. Makrosporogenez, zhenskiy gametofit i oplodotvorenie *Rumex confertus* Willd. v svyazi s obennostyami ego seksulizatsii [Macrosporogenesis, female gametophyte and fertilization of *Rumex confertus* Willd. due to the peculiarities of its sexualization]. — In: VII Vsesoyuznyi simpozium po embriologii rastenii. Tezisy dokladov. Kyiv. Vol. 1. P. 48–50 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 1999. Ovule as a basis of seed reproduction of flowering: classification of the structures. — *Botanicheskii zhurnal*. 84 (10): 3–35 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2017. Morphological types of ovules in flowering plants. — *Botanicheskii zhurnal*. 102 (2): 129–146 (In Russ.).
- Shevchenko S.V. 2009. Reproductivnaya biologiya dekorativnykh i subtropicheskikh plodovykh rastenij Kryma [Reproductive biology of ornamental and subtropical fruit plants in Crimea]. Kiev. 336 p. (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Plugatar Yu.V. 2019. Studies of reproductive biology of seed plants in the Nikita Botanical Gardens. — *Works of the State Nikit. Botan. Gard.* 149: 177–198 (In Russ.).
- Solntseva M.P. 1983. Semeistvo Polygonaceae [Family Polygonaceae]. — In: *Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Phytolaccaceae — Thymelaeaceae*. Leningrad. P. 53–58 (In Russ.).
- Thompson J.D., Dommée B. 2000. Morph-specific patterns of variation in stigma height in natural populations of distylous *Jasminum fruticans*. — *New Phytol.* 148: 303–314.
- Vereshchagina V.A. 1980. Embriologicheskaya kharakteristika sem. Oxalidaceae R. Brown [The embryological characteristics of the fam. Oxalidaceae R. Brown]. — *Biol. Sci.* 3: 52–58 (In Russ.).
- Vereshchagina V.A. 1982. Embriologiya tristil'nogo vida *Lythrum salicaria* L. [Embryology three-styled species *Lythrum salicaria* L.]. — In.: *Ekologiya opyleniya rasteniy*. Perm. P. 116–129 (In Russ.).
- Wu X.Q., Li A.M., Zhang D.X. 2010. Cryptic self-incompatibility and distyly in *Hedyotis acutangula* Champ. (Rubiaceae). — *Plant Biology*. 12: 484–494.
- Zenkter M. 1966. Comparative embryology of three heterostylic races of *Oxalis cernua* Thunb. — *Bull. Soc. Amis. Sci. et let. Pozn.* 6D: 99–145.
- Zhinkina N.A. 2000. Heterostiliya [Heterostyly]. — In: *Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i konceptsii*. [Embryology of Angiosperms. Terminology and concepts]. V. 3. St. Petersburg. P. 82–83 (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Voronova O.N. 2000. On staining technique of embryological. — *Botanicheskii zhurnal*. 85 (6): 168–171 (In Russ.).