

УДК 582.47:581.3:58.036.3

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.57

АДАПТАЦИЯ МУЖСКОЙ РЕПРОДУКТИВНОЙ СФЕРЫ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО К КЛИМАТУ*

М.В. Сурсо, д-р с.-х. наук, гл. науч. сотр.

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаврова Российской академии наук, наб. Сев. Двины, д. 23, г. Архангельск, Россия, 163000; e-mail: surso@fciactic.ru

Метеоусловия оказывают существенное влияние на феноритмику весеннего развития мужских репродуктивных структур можжевельника. Наиболее чувствительной и уязвимой к неблагоприятным внешним воздействиям фазой развития является мейоз микроспороцитов. Длительное устойчивое понижение температурного фона в 2017 г. привело к замедлению процессов жизнедеятельности и задержке мейоза, к приостановке его в профазе I. Задержка весеннего развития мужских репродуктивных структур у можжевельника в 2017 г. составила 20–30 дней. Активная фаза мейоза (MI–AII) началась лишь после того, как накопленная сумма физиологически активного тепла приблизилась к среднемуголетнему значению, при котором эта фаза наблюдается чаще всего в районе исследований. Общая продолжительность активной фазы мейоза у можжевельника при этом не превышала 2–3 дня. Наблюдались те же характерные нарушения (агглютинация в MI–AI и в MII–AII и неравномерное расхождение в AI и AII), которые присущи можжевельнику при прохождении мейоза на температурном фоне, близком к среднемуголетнему. Нарушения в мейозе микроспороцитов следует рассматривать как одну из значимых причин, приводящих к снижению жизнеспособности пыльцы. Однако не ясно, какие нарушения в мейозе являются летальными и ведут к дегенерации или стерильности формирующихся пыльцевых зерен. В 2017 г. отмечено значительно возросшее количество тератологий пыльцевых зерен и пыльцевых трубок. Увеличилось относительное количество недоразвитых пыльцевых зерен с дегенеративными признаками. Количество мелких недоразвитых и деформированных пыльцевых зерен более чем в 3 раза превысило аналогичное среднемуголетнее значение (2,3 %) для района исследования. Наблюдалась ослабленная реакция пыльцевых зерен на гидратацию, заключающаяся в замедлении процессов образования гидрофильной капсулы и сбрасывания экзины. Процент пыльцевых зерен, проросших в пыльцевые трубки, был близок к значениям, характерным для можжевельников района исследования. Наблюдался ослабленный рост пыльцевых трубок *in vitro*. У большинства мужских особей пыльцевые зерна либо проросли в короткие (не более 100 мкм) пыльцевые трубки, либо значительная часть зерен не проросла или остановилась в развитии на стадии «туфельки». Мужская репродуктивная сфера можжевельника обыкновенного адаптирована к местному климату. В процессе эволюции у можжевельника выработаны механизмы, позволяющие пассивно пережить временное похолодание в период активного весеннего развития мужских репродуктивных структур. Одним из таких механизмов является очень короткая продолжительность наиболее уязвимых стадий развития (дифференциация спорогенных тканей, обособление микроспороцитов, активные фазы мейоза микроспороцитов) мужских репродуктивных структур.

Ключевые слова: можжевельник, температурный режим, адаптация, мейоз, пыльца, пыльцевые трубки.

*Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проект № 18-04-00056).

Для цитирования: Сурсо М.В. Адаптация мужской репродуктивной сферы можжевельника обыкновенного к климату // Лесн. журн. 2018. № 6. С. 57–69. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.57

Введение

В условиях Севера основным климатическим фактором, лимитирующим рост и развитие растений, является дефицит тепла. Нарушения в мейозе, индуцированные длительным устойчивым похолоданием, приводят к снижению жизнеспособности и фертильности пыльцы, что в последующем может оказать существенное влияние на воспроизводство и жизненное состояние потомства. Подобные нарушения в мейозе начинают визуально проявляться уже в метафазе редукционного деления, однако точно не установлено, какие из них и каким именно образом могут привести к тератологии и стерильности пыльцы. Хромосомные нарушения при делении ядер в мейозе обычны и при благоприятных температурных условиях, и по-видимому, какой-то процент «брака» изначально запрограммирован генетически, являясь своего рода платой за продуцирование избыточного количества мужских гамет [3].

Следует отметить, что далеко не всегда представляется возможным однозначно идентифицировать все нарушения в мейозе микроспороцитов. Поэтому простой подсчет этих нарушений часто приводит к их искаженной количественной оценке.

У можжевельника обыкновенного, как и у многих других видов сем. Cupressaceae, в отличие от видов сем. Pinaceae, у которых микроспора прорастает в микрогаметофит эндогенно, вскоре после распада тетрад, пыльцевые зерна являются конечным продуктом эндогенного развития микроспороцитов, по сути представляя собой не проросшие в микрогаметофит одноклеточные микроспоры, скрытые под оболочкой экзины [11–13, 18]. Таким образом, соотношение внешне нормально развитых пыльцевых зерен и зерен с дегенеративными признаками может дать приблизительную оценку относительного числа летальных нарушений в мейозе микроспороцитов. У можжевельника обыкновенного развитие микрогаметофита происходит в течение двух вегетационных периодов. В год опыления пыльцевые зерна прорастают в пыльцевые трубки, к зимнему покою микрогаметофит переходит на 2-клеточной стадии. Поэтому о фертильности пыльцы у можжевельника можно судить лишь косвенно, например по длине (энергии роста) пыльцевых трубок, а о качестве пыльцы – по ее жизнеспособности, т. е. по способности пыльцевых зерен прорасти в пыльцевые трубки [14]. Снижение жизнеспособности пыльцы, как и тератология пыльцевых трубок при проращивании пыльцы *in vitro*, также могут коррелировать, хотя и не во всех случаях, с нарушениями в мейозе микроспороцитов, вызванными существенным длительным понижением общего температурного фона.

Целью исследований являлось изучение влияния длительного устойчивого похолодания в период микроспорогенеза на качество продуцируемой пыльцы у можжевельника обыкновенного.

Объекты и методы исследования

Исходный материал собран в июне-июле 2017 г. в Приморском районе Архангельской области: окрестности д. Ижма, опушка леса, свободно произрастающие можжевельники разных возрастов.

Микростробилы можжевельника для изучения мейоза микроспороцитов фиксировались в уксусном спирте ежедневно, начиная с профазы I до распада тетрад. Давленные препараты окрашивали ацето-железным гематоксилином – хлоралгидратом [19].

Для изучения морфологии и показателей жизнеспособности пыльцы ветви с максимально зрелыми микростробилами срезали с мужских растений до начала пыления и помещали в вазоны с водой на листы газетной бумаги.

После высыпания на бумагу пыльца просеивалась через мелкие сита. Индивидуальные образцы пыльцы до исследования хранились в эксикаторах над хлористым кальцием в пробирках, неплотно закрытых ватными тампонами, при температуре около 0 °С. Для морфологического описания каждого образца пыльцы просматривали 1000 пыльцевых зерен, окрашенных 0,25 %-м водным раствором сафранина. Определяли процентное соотношение внешне нормально развитых пыльцевых зерен и зерен, имеющих дегенеративные признаки.

Проращивание пыльцы производили *in vitro* во влажных камерах (чашках Петри) в термостате при +26,5 °С на 1,0 %-м агаре с добавлением 5 %-й сахарозы. Продолжительность инкубирования 7 сут. По окончании проращивания определяли процентное соотношение пыльцевых зерен по следующим категориям: 0 – пыльцевые зерна не проросли; 1 – пыльцевые зерна образовали гидрофильную капсулу и сбросили экзину, микроспора не проросла в микрогаметофит и остается в центре гидрофильной капсулы; 2 – микроспора проросла в 2-клеточный микрогаметофит, формирующаяся пыльцевая трубка овальной или тупелькообразной формы полностью или почти целиком находится внутри гидрофильной капсулы; 3 – сформировалась пыльцевая трубка, проксимальный кончик которой вышел из гидрофильной капсулы. Среднюю длину пыльцевой трубки определяли по 100 случайно взятым проросшим пыльцевым зернам 3-й категории непосредственно на мониторе компьютера или при помощи окуляр-микрометра. Одновременно идентифицировали и подсчитывали количество аномалий пыльцевых трубок.

Просмотр препаратов и их фотографирование выполняли на лабораторном микроскопе AxioScope A1 в комплекте с цифровой фотокамерой Canon G10, редактирование изображений производили при помощи лицензионной программы AxioVision LE Release 4.8.1.

Результаты исследования и их обсуждение

Температурный режим воздуха в поздневесенний–раннелетний периоды 2017 г. существенно отличался от среднесуточной динамики. С 5 мая среднесуточные температуры воздуха превысили значение +5 °С, с 7 мая началось длительное устойчивое похолодание, продолжавшееся до июля. Сильные ночные и ранние утренние заморозки (до –6 °С) наблюдались еще 19 мая, слабые (до –1 °С) – 12 июня. Среднесуточные температуры воздуха при этом были на 2...8 °С ниже их среднесуточных значений. К началу июля стали постепенно выравниваться среднесуточные текущие и среднесуточные температуры воздуха. К моменту начала пыления можжевельника (7 июля) сумма накопленного физиологически активного тепла (эффективных температур) составила 457,2 °С, что соответствовало климатической норме для 22 июня (рис. 1, 2).

Начало обособления микроспороцитов в микроспорангиях у можжевельника обыкновенного в 2017 г. в районе исследований наблюдалось 24 – 25 июня; активные фазы мейоза (MI–AII) – 30 июня – 1 июля; начало распада тетрады – 3 июля; начало пыления отдельных мужских растений – 7 июля, массовое пыление – 8 июля. Среди нарушений при микроспорогенезе наиболее часто отмечались агглютинация в MI–AI и в MII–AII и неравномерное расхождение в AI и AII. Таким образом, задержка активного весеннего развития мужских репродуктивных структур составила 20–30 дн. по сравнению с нормальным течением этих процессов у можжевельника. Все нарушения в мейозе микроспороцитов, наблюдавшиеся в этот год, характерны и для лет с динамикой температуры воздуха, близкой к среднесуточной [8].

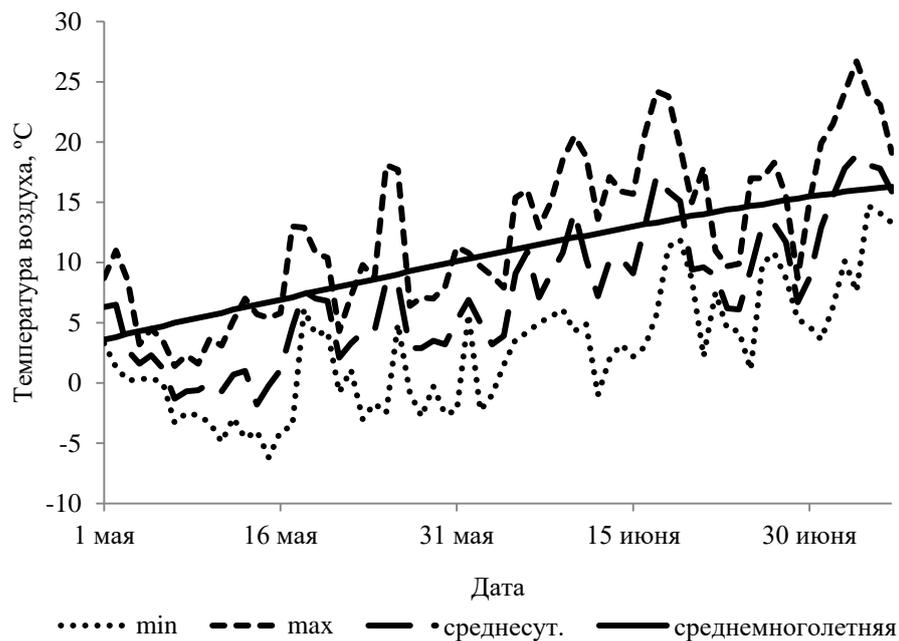


Рис. 1. Суточный ход температуры воздуха в 2017 г. (min – минимальная суточная, max – максимальная суточная, среднесут. – среднесуточная температура воздуха; среднедолголетняя – среднедолголетняя среднесуточная температура воздуха)

Fig. 1. Daily range of air temperature in 2017 (min – minimum daily; max – maximum daily; среднесут. – average daily; среднедолголетняя – average long-term daily air temperature)

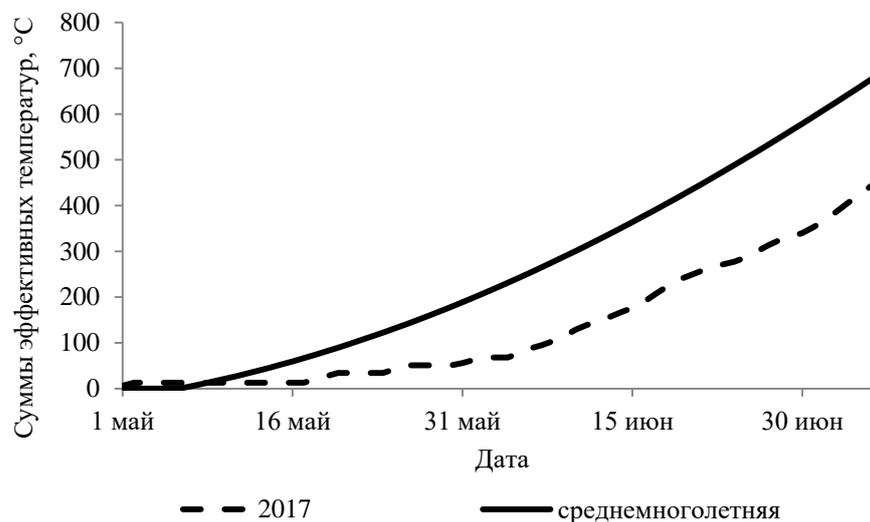


Рис. 2. Суммы эффективных температур (см. пояснения на рис. 1)

Fig. 2. Resulting air temperatures (as in fig. 1)

Среди нарушений в морфологии пыльцы преобладали мелкие недоразвитые и деформированные пыльцевые зерна (рис. 3, а, з).

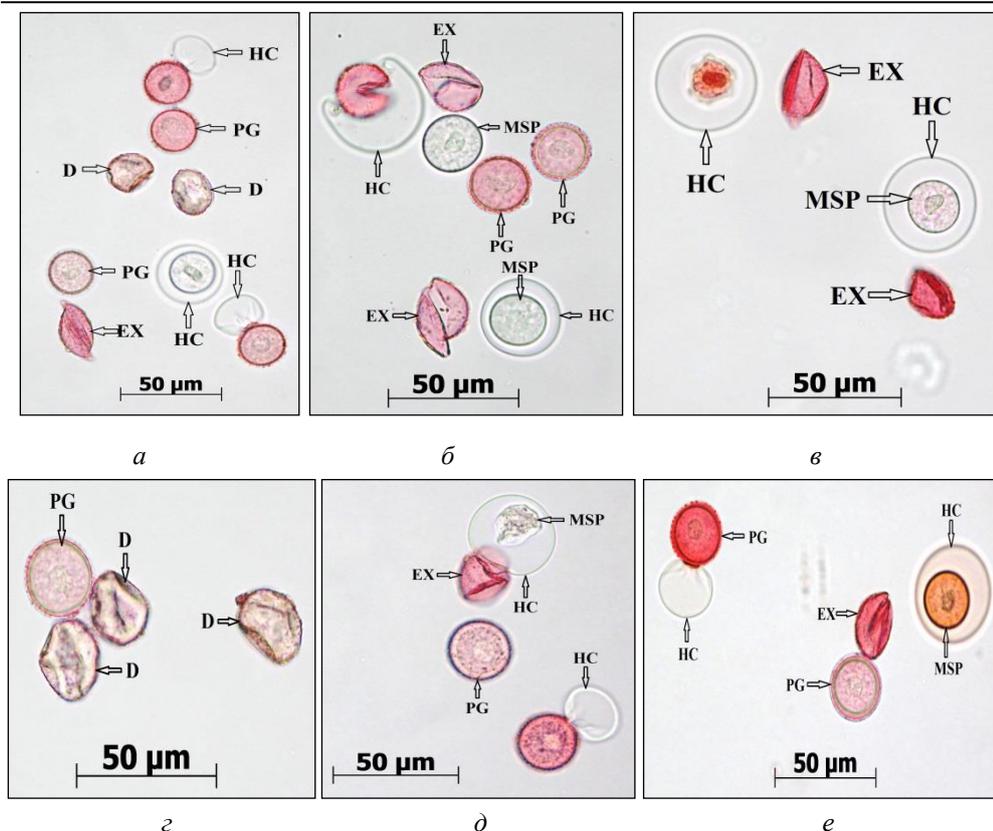


Рис. 3. Морфозы гидратированных пыльцевых зерен можжевельника (окрашивание водным раствором 0,25 %-го сафранина): *a* – деформированные пыльцевые зерна; *б* – нарушение механизма сбрасывания экзины и выхода наружу гидрофильной капсулы (вверху слева); *в* – деформация оболочки микроспоры (вверху слева); *г* – деформированные пыльцевые зерна; *д* – дегенерация микроспоры внутри гидрофильной капсулы; *е* – замедленное сбрасывание экзины (вверху слева) (EX – экзина, PG – пыльцевое зерно, HC – гидрофильная капсула, MSP – микроспора, D – дегенерировавшее пыльцевое зерно)

Fig. 3. Morphosis of hydrated pollen grains of juniper (staining with an aqueous solution of 0.25 % safranin): *a* – deformed pollen grains; *б* – mechanism impairing of exine abscission and releasing of hydrophilic capsule (at the upper left); *в* – deformation of a microspore membrane (at the upper left); *г* – deformed pollen grains; *д* – microspore degeneration inside the hydrophilic capsule; *е* – slowed exine abscission (at the upper left) (EX – exine, PG – pollen grain, HC – hydrophilic capsule, MSP – microspore, D – degenerated pollen grain)

Количество таких пыльцевых зерен в общем пуле пыльцы у разных мужских особей варьировало от 0,5 до 20,0 % (в среднем – 7,6 %). Это более чем в 3 раза превышает аналогичное среднемноголетнее значение (2,3 %) для района исследований. При этом не было обнаружено ни одного гигантского полиплоидного пыльцевого зерна. Такие зерна, хотя и в очень малом количестве, характерны для можжевельника обыкновенного. В очень небольшом количестве (менее 0,01 %) встречались нарушения, связанные с деформацией или отсутствием оболочки микроспоры (внутренней интины) (рис. 3, *в*, вверху слева) и дегенерацией микроспоры внутри гидрофильной капсулы (рис. 3, *д*, вверху) у гидратированных пыльцевых зерен. Отмечены частые случаи слипания пыльцы в комочки, что может быть обусловлено не полным вызреванием пыльцевых зерен.

Следует отметить замедленную динамику сбрасывания экзины у гидратированных пыльцевых зерен, когда гидрофильная капсула начинает выходить наружу через функциональную пору, но створки оболочек пыльцевых зерен при этом не раздвигаются или раздвигаются крайне медленно (рис. 3, а, д, е). Обычно процесс сбрасывания экзины у гидратированных пыльцевых зерен можжевельника протекает весьма динамично и длится не более 2...3 с. Общее количество пыльцевых зерен, сбросивших экзину в течение 10 мин после высева в каплю воды, у разных мужских особей варьировало от 2,0 до 75,0 % (в среднем 21,3 %). Это может свидетельствовать о низкой потенциальной жизнеспособности пыльцы можжевельника в 2017 г. Очень редко встречались случаи «неправильного» выхода гидрофильной капсулы из пыльцевого зерна (рис. 3, б, вверху слева).

Проращивание *in vitro* показало довольно низкую жизнеспособность пыльцы можжевельника в 2017 г. Примерно у 75,0 % мужских особей пыльцевые зерна либо проросли в короткие (не более 100 мкм) пыльцевые трубки, либо значительная часть зерен не проросла или остановилась в развитии на стадии «туфельки». И только у 25,0 % растений было отмечено достаточно большое количество (20,0...25,0 %) длинных (150...200 мкм и более) пыльцевых трубок. По результатам проращивания пыльцы соотношение пыльцевых зерен у можжевельника в 2017 г. в районе исследования в среднем составило по категориям:

0 – зерна не проросли – 37,8 %;

1 – зерна образовали гидрофильную капсулу и сбросили экзину, микроспора не проросла в микрогаметофит и остается в центре гидрофильной капсулы – 22,5 %;

2 – микроспора проросла в 2-клеточный микрогаметофит, формирующаяся пыльцевая трубка овальной или туфелькообразной формы полностью или почти целиком находится внутри гидрофильной капсулы – 28,1 %;

3 – сформировалась пыльцевая трубка (рис. 4, а), проксимальный кончик которой вышел из гидрофильной капсулы, – 11,6 %.

Средняя жизнеспособность пыльцы, рассчитанная как сумма пыльцевых зерен $\frac{1}{4}$ 1-й категории, $\frac{1}{2}$ 2-й и всех пыльцевых зерен 3-й категории, составила 31,3 %.

Среди тератологий пыльцевых трубок наиболее частые нарушения (неправильная форма и вздутия) выявлены на ранних стадиях развития (рис. 4, д–з).

Очень редко отмечены лизис микроспоры (внутри гидрофильной капсулы, сохранившей целостность оболочки, видны лишь капли липидов (рис. 4, б), разрыв стенки капсулы (рис. 4, в), дегенерация микроспоры внутри гидрофильной капсулы (рис. 4, в), дезориентация ядер 2-клеточного микрогаметофита (рис. 4, з). Вздутия кончиков пыльцевых трубок, достигших своей максимальной длины, характерны для пыльцы можжевельника и свидетельствуют о высокой энергии роста пыльцевых трубок. Когда же такие вздутия образуются на кончиках коротких пыльцевых трубок (рис. 4, и), это говорит о том, что трубки также достигли своей максимальной длины, что является признаком их низкой энергии роста. Ветвление пыльцевых трубок (рис. 4, к, л) у можжевельника, встречающееся хотя и не так часто, свидетельствует об их высокой энергии роста. В 2017 г. таких трубок было выявлено крайне мало и всего лишь у одного мужского растения можжевельника.

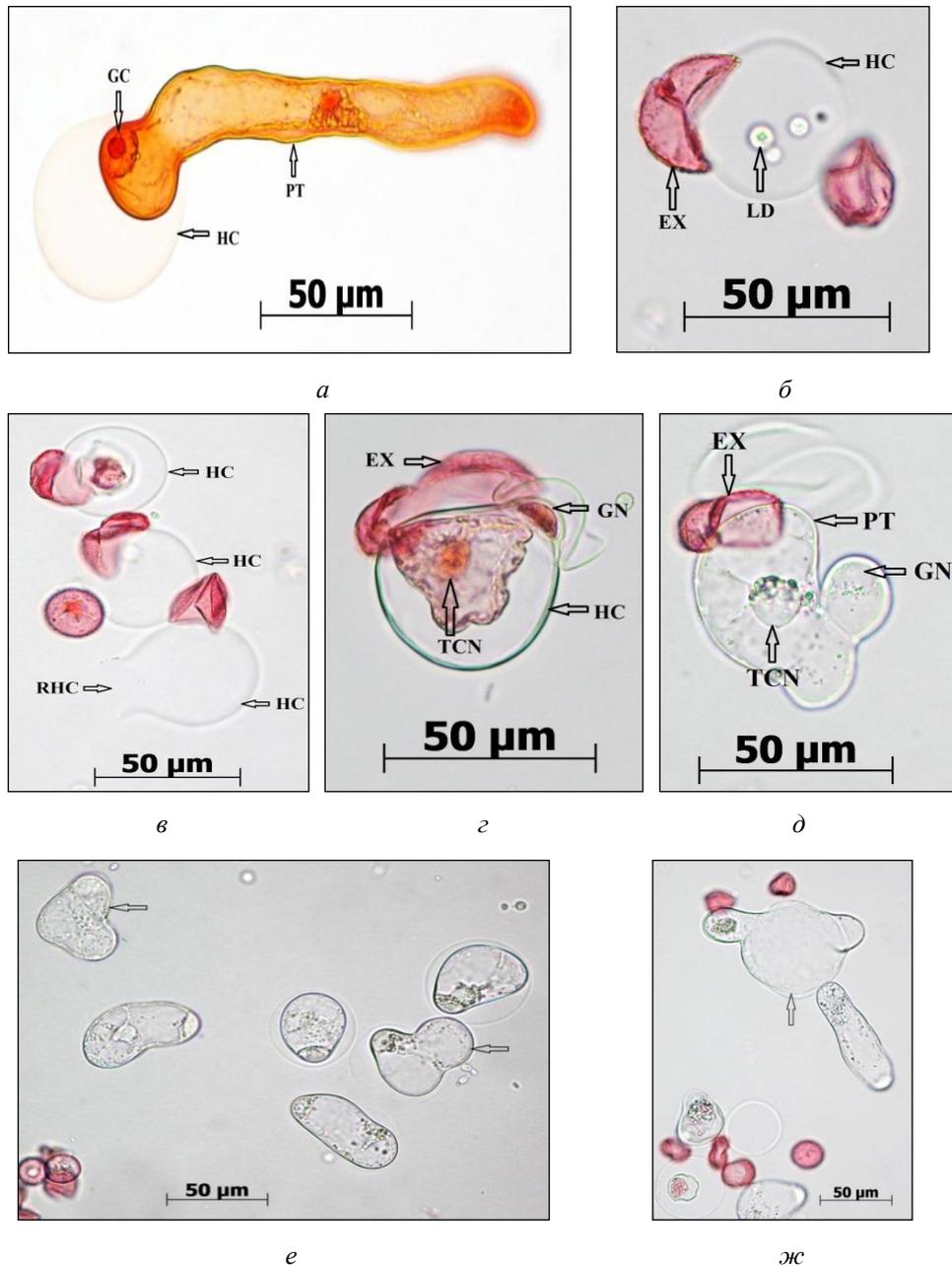


Рис. 4. Тератология прорастающей пыльцы можжевельника (начало): *a* – нормально развивающаяся пыльцевая трубка; *b* – внутри гидрофильной капсулы нет микроспоры, видны капли липидов; *v* – дегенерировавшая микроспора (вверху) и разорвавшаяся оболочка гидрофильной капсулы (внизу); *z* – тератология микроспоры и гидрофильной капсулы; *d–z* – тератология пыльцевых трубок на ранних стадиях развития (на рис. 4, *e*, *ж* – показана стрелками);

Fig. 4. Teratology of germinating pollen of juniper (beginning): *a* – normally developing pollen tube; *b* – there is no microspore inside the hydrophilic capsule, lipid droplets are visible; *v* – degenerated microspore (at the top) and ruptured membrane of hydrophilic capsule (at the bottom); *z* – teratology of microspore and hydrophilic capsule; *d–z* – teratology of pollen tubes in early stages of development (in fig. 4, *e*, *ж* – shown by arrows)

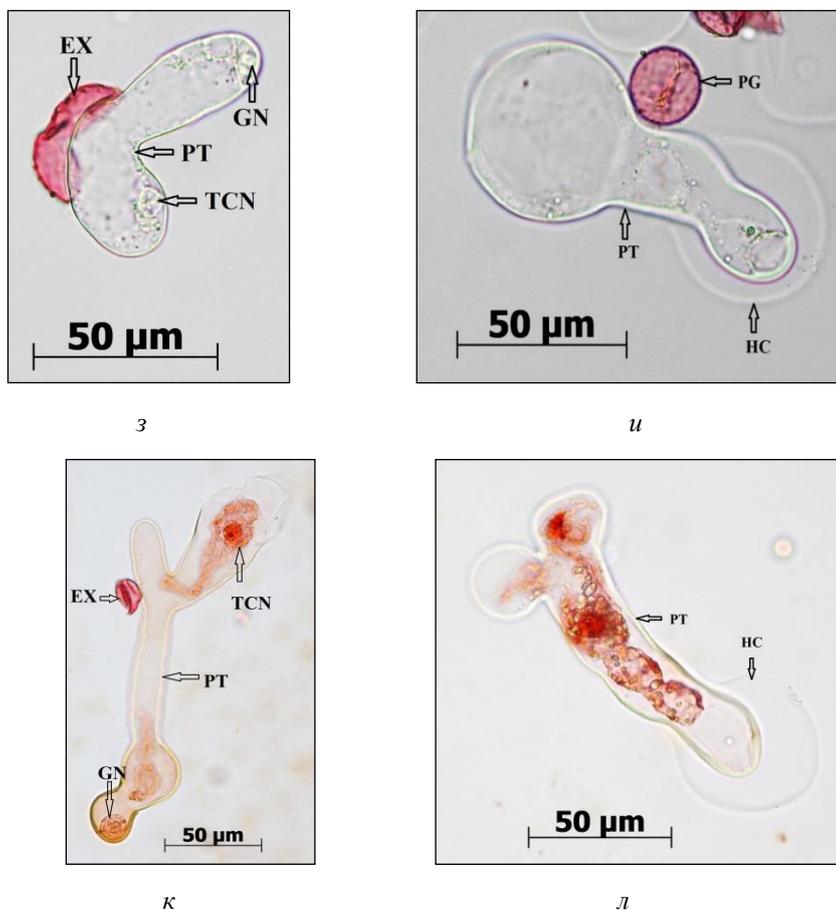


Рис. 4. Тератология прорастающей пыльцы можжевельника (окончание): *и* – вздувшийся растущий кончик пыльцевой трубки; *к, л* – ветвление пыльцевых трубок (PT – пыльцевая трубка, GN, GC – генеративное ядро, TCN – ядро клетки трубки, RHC – разрыв гидрофильной капсулы, LD – капли липидов, EX – экзина, PG – пыльцевое зерно, HC – гидрофильная капсула)

Fig. 4. Teratology of germinating pollen of juniper (ending up): *и* – swollen growing tip of a pollen tube; *к, л* – branching of pollen tubes (PT – pollen tube, gn, GC – generative nucleus, TCN – cell nucleus of tube, RHC – rupture of a hydrophilic capsule, LD – lipid droplets, EX – exine, PG – pollen grain, HC – hydrophilic capsule)

В мужской репродуктивной сфере хвойных видов наиболее чувствительной и уязвимой к неблагоприятным внешним воздействиям фазой развития является мейоз микроспороцитов. Это наиболее отчетливо проявляется при ощутимых техногенных и природных воздействиях, к которым у этих видов не выработан механизм адаптации [5–7].

Репродуктивные циклы хвойных видов, заселивших север Русской равнины в постгляциальный период, адаптированы к местным климатическим условиям [1, 3, 15]. Суммарное количество физиологически активного тепла, необходимого для наступления той или иной фенофазы, у одного и того же вида будет различным в разных географических частях ареала. Однако строгая привязка динамики прохождения микрофенофаз в репродуктивных циклах хвойных видов к суммам эффективных температур не всегда оправдана. По мнению Р. Сарваса [16], длительное время изучавшего динамику репродуктивных

циклов хвойных в Фенноскандии, их фенологическая ритмика в условиях Севера регламентирована прежде всего среднесуточными температурами воздуха и адаптирована к среднемноголетним значениям. Г.М. Козубовым [3] установлено, что в условиях Севера, наряду с общей суммой накопленного физиологически активного тепла, для успешного прохождения мейоза наиболее значимы минимальные суточные температуры воздуха, а также амплитуда суточных колебаний температуры.

У каждого вида имеется свой температурный оптимум прохождения разных фаз мейоза и его пороговые (критические) значения, за пределами которых начинается разлад редукционного процесса, приводящий к нарушениям при микроспорогенезе [10]. Некоторое время микроспороциты, еще не приступившие к делению, могут «пережить» кратковременное резкое похолодание. Однако после того, как биологические часы растения запустят механизм редукционного деления, даже последующее резкое понижение температуры не в силах остановить уже начавшиеся деления ядер, но может затормозить и продлить те фазы мейоза, в которые эти деления не происходят [4].

По многолетним наблюдениям В.А. Артемова [1], на продолжительность предмейотического периода у сосны в условиях северо-востока европейской части России наиболее существенное влияние оказывают минимальные суточные температуры с пороговым значением $-4,0$ °С. Влияние среднесуточных температур воздуха на продолжительность этого периода начинает сказываться с отметки $+1,7$ °С и стабилизируется только после достижения среднесуточного значения $+7,0$ °С. У разных видов, произрастающих в одном географическом районе, последовательный переход от одной микрофенофазы к другой и продолжительность каждой из них обуславливаются разным количеством тепла. Кроме того, абсолютные значения суммарного количества физиологически активного тепла, необходимого для наступления одноименных микрофенофаз, могут значительно варьировать у одного и того же вида в одной географической точке в разные годы наблюдений.

В годы, когда погодные условия в течение продолжительного времени существенно выходят за рамки своих среднемноголетних значений, устоявшаяся ритмика репродуктивной деятельности растений претерпевает определенные изменения, касающиеся прежде всего продолжительности отдельных микрофенофаз и порядка их прохождения. Это может приводить к увеличению числа нарушений в мейозе микроспороцитов [9, 17]. Однако мейоциты, являющиеся по сути автономными биологическими системами, самодостаточны в рамках своих адаптационных возможностей и в своем стремлении к упорядоченности способны к саморегуляции и самовосстановлению. Не всегда и не все нарушения в мейозе микроспороцитов неизбежно ведут ко сколько-нибудь заметным структурно-функциональным нарушениям продуктов мейоза. Поэтому связь между общим числом нарушений в мейозе микроспороцитов и показателями жизнеспособности пыльцы опосредована и не всегда проявляется достаточно отчетливо [2].

Заключение

При длительном устойчивом понижении общего температурного фона в период микроспорогенеза наступление активной фазы мейоза у можжевельника обыкновенного задерживается, качество продуцируемой им пыльцы заметно снижается. Поэтому нарушения в мейозе микроспороцитов следует рассматривать как одну из значимых причин, приводящих к ухудшению жизнеспособности пыльцы. Однако не ясно, какие нарушения в мейозе являются летальными

и ведут к дегенерации или стерильности формирующихся пыльцевых зерен. Только неожиданно резко наступившая аномально морозная погода в период дифференциации спорогенных тканей в микроспорангиях или мейоза микроспороцитов может привести к некрозу тканей микроспорангиев и к гибели как микроспороцитов, так и самих микростробилов. Такой сценарий развития событий маловероятен и носит случайный характер.

Хвойные аборигены Севера в ходе эволюции выработали механизмы, позволяющие пассивно пережить временное похолодание в период активного весеннего развития репродуктивных структур. Одним из таких механизмов является очень короткая продолжительность уязвимых стадий развития мужских репродуктивных структур. Длительное и устойчивое похолодание в период развития мужских репродуктивных структур может привести к гибели большего или меньшего числа микростробилов. Но в сохранившихся нативности микростробилах полная гибель всех мейоцитов не произойдет ни при каких обстоятельствах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Артемов В.А.* Микрофенология мужского генеративного цикла сосны и ели // Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока: тр. Коми фил. АН СССР. № 73. Сыктывкар, 1985. С. 56–69.
2. *Бажина Е.В., Квитко О.В., Муратова Е.Н.* Мейоз при микроспорогенезе и жизнеспособность пыльцы у пихты сибирской в среднегорье Восточного Саяна // Лесоведение. 2007. № 1. С. 57–64.
3. *Козубов Г.М.* Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 135 с.
4. *Некрасова Т.П.* Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 37–43.
5. *Носкова Н.Е., Третьякова И.Н.* Влияние стресса на репродуктивные способности сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. 2006. Вып. 3. С. 54–63.
6. *Романова Л.И., Третьякова И.Н.* Особенности микроспорогенеза у лиственницы сибирской, растущей в условиях техногенной нагрузки // Онтогенез. 2005. Т. 36, № 2. С. 128–134.
7. *Сурсо М.В.* Особенности микроспорогенеза и жизнеспособность пыльцы сосны обыкновенной в 30-километровой зоне Чернобыльской АЭС // Проблемы рационального использования, воспроизводства и экологического мониторинга лесов. Свердловск, 1991. С. 142–143.
8. *Сурсо М.В.* Микроспорогенез, опыление и микрогаметогенез у *Juniperus communis* (Cupressaceae) // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 2. С. 211–221.
9. *Сурсо М.В., Барабин А.И., Болотов И.Н., Филиппов Б.Ю.* Весеннее развитие пыльцы у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в северной подзоне тайги // Лесн. журн. 2012. № 6. С. 7–15. (Изв. высш. учеб. заведений).
10. *Яковлев А.В.* О влиянии низких температур на микроспорогенез сосны обыкновенной // Лесоведение. 1978. № 6. С. 51–55.
11. *Anderson T.D., Owens J.N.* Microsporogenesis, Pollination, Pollen Germination and Male Gametophyte Development in *Taxus brevifolia* // Annals of Botany. 2000. Vol. 86, no. 5. Pp. 1033–1042.
12. *Fernando D.D., Lazzaro M.D., Owens J.N.* Growth and Development of Conifer Pollen Tubes // Sex Plant Reprod. 2005. Vol. 18. Pp. 149–162.
13. *Fernando D.D., Quinn C.R., Brenner E.D., Owens J.N.* Male Gametophyte Development and Evolution in Extant Gymnosperms // International Journal of Plant Developmental Biology. 2010. Vol. 4 (Special issue 1). Pp. 47–63.

14. Krichevsky A., Kozlovsky S.V., Tian G.-W., Chen M.-H., Zaltsman A., Citovsky V. How Pollen Tubes Grow (Review) // *Developmental Biology*. 2007. Vol. 303. Pp. 405–420.
15. Nikkanen T. Reproductive Phenology in a Norway Spruce Seed Orchard // *Silvae Fennica*. 2001. Vol. 35, no. 1. Pp. 39–53.
16. Sarvas R. Investigations on the Annual Cycle of Development of Forest Trees. Active Period // *Commun. Inst. For. Fenn.* 1973. Vol. 76, no. 3. Pp. 1–110.
17. Slobodnik B. The Early-Spring Development of Male Generative Organs and Abnormalities in Pollen Ontogenesis of European Larch (*Larix decidua* Mill.) // *For. Genetics*. 2002. Vol. 9, no. 4. Pp. 309–314.
18. Takaso T., Owens J.N. Significance of Exine Shedding in Cupressaceae-type Pollen // *Journal of Plant Research*. 2008. Vol. 121. Pp. 83–85.
19. Wittman W. Aceto-Iron-Haematoxylin-Chloralhydrate for Chromosome Staining // *Stain. Technol.* 1965. Vol. 40, no. 3. Pp. 161–164.

Поступила 16.05.18

UDC 582.47:581.3:58.036.3

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.57

Adaptation of Male Reproductive Sphere of Common Juniper to Climate

M.V. Surso, Doctor of Agricultural Sciences, Chief Research Scientist

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, RAS, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation; e-mail: surso@fciarctic.ru

Weather conditions have a significant effect on spring development phenorhythmic of juniper male reproductive structures. The most sensitive and vulnerable to adverse external conditions stage of development is meiosis of microsporocytes. Long-term steady temperature fall in 2017 led to slowdown in life processes and delay of meiosis and its suspension in prophase I. The delay of the spring development of juniper male reproductive structures in 2017 amounted to 20–30 days. Active phase of meiosis (MI–AII) had began only after accumulated amount of physiologically active heat approximated to long-term annual average at which this phase of development is the most common in the research area. The total duration of the active phase of juniper meiosis did not exceed 2–3 days. There were the same distinctive disorders (agglutination in MI–AI and MII–AII and uneven disjunction in AI and AII) that are inherent to juniper in meiosis at temperatures close to the long-term annual average. Disorders in microsporocytes meiosis should be considered as one of the significant reasons leading to decrease of pollen viability. However, it is not obvious which disorders in meiosis are lethal and lead to degeneration or sterility of developing pollen grains. There was a significant increase in the number of pollen grains and tubes teratologies in 2017. The relative number of undeveloped pollen grains with degenerative features has increased. The number of small undeveloped and deformed pollen grains is more than 3 times higher than the same long-term annual average (2.3 %) for the research area. Attenuated response of pollen grains on hydration consisting of slowing of hydrophilic capsule formation and exine rupture had been observing. The percentage of pollen grains germinated into pollen tubes was close to the values distinctive for junipers of the research area. There was a weakened growth of pollen tubes *in vitro*. The most part of male pollen grains either germinated into short (not more than 100 μm) pollen tubes or a significant part of pollen

For citation: Surso M.V. Adaptation of Male Reproductive Sphere of Common Juniper to Climate. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2018, no. 6, pp. 57–69. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.57

grains didn't germinate at all or stopped in their development at the stage of slipper-shape. The male reproductive sphere of Common Juniper is adapted to the local climate. In the process of evolution juniper has developed mechanisms allowing surviving under temporary cooling conditions during the active spring development of male reproductive structures. One of these mechanisms is very short duration of the most vulnerable stages of development (differentiation of sporogenic tissues, isolation of microsporocytes and active phases of microsporocytes meiosis) of male reproductive structures.

Keywords: juniper, temperature mode, adaptation, meiosis, pollen, pollen tubes.

REFERENCES

1. Artemov V.A. Mikrofenologiya muzhskogo generativnogo tsikla sosny i eli [Microphenology of Male Generative Cycle of Pine and Spruce]. *Kompleksnyye biogeotsenologicheskiye issledovaniya khvoynykh lesov Evropeyskogo Severo-Vostoka*: tr. Komi fil. AN SSSR [Comprehensive Biogeocenology Studies of Coniferous Forests of the European Northeast: Proceedings of Komi Branch of the USSR Academy of Sciences]. Syktyvkar, 1985, no. 73, pp. 56–69.
2. Bazhina E.V., Kvitko O.V., Muratova E.N. Meyoz pri mikrosporogeneze i zhiznesposobnost' pyl'tsy u pikhty sibirskoy v srednegor'ye Vostochnogo Sayana [Meiosis at Microsporogenesis and Pollen Viability of Siberian Fir in the Middle Altitude of the Eastern Sayan]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2007, no. 1, pp. 57–64.
3. Kozubov G.M. *Biologiya plodonosheniya khvoynykh na Severe* [Biology of Coniferous Fruiting in the North]. Leningrad, Nauka Publ., 1974. 135 p. (In Russ.)
4. Nekrasova T.P. Vliyaniye temperatury vozdukha na formirovaniye pyl'tsy khvoynykh drevesnykh porod [Influence of Air Temperature on Formation of Coniferous Tree Species Pollen]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1976, no. 6, pp. 37–43.
5. Noskova N.E., Tret'yakova I.N. Vliyaniye stressa na reproduktivnyye sposobnosti sosny obyknovnoy [Influence of Stress on Reproductive Capacity of Scots Pine]. *Khvoynyye boreal'noy zony* [Coniferous of the Boreal Area], 2006, iss. 3, pp. 54–63.
6. Romanova L.I., Tret'yakova I.N. Osobennosti mikrosporogeneza u listvennitsy sibirskoy, rastushchey v usloviyakh tekhnogennoy nagruzki [Specific Features of Microsporogenesis in the Siberian Larch Growing under the Conditions of Technogenic Load]. *Ontogenez* [Russian Journal of Developmental Biology], 2005, vol. 36, no. 2, pp. 128–134.
7. Surso M.V. Osobennosti mikrosporogeneza i zhiznesposobnost' pyl'tsy sosny obyknovnoy v 30-kilometrovoy zone Chernobyl'skoy AES [Features of Microsporogenesis and Pollen Viability of Scots Pine in the 30-km Zone of the Chernobyl Nuclear Power Plant]. *Problemy ratsional'nogo ispol'zovaniya, vosproizvodstva i ekologicheskogo monitoringa lesov* [Challenges of Rational Use, Reproduction and Ecological Monitoring of Forests]. Sverdlovsk, 1991, pp. 142–143.
8. Surso M.V. Mikrosporogenez, opyleniye i mikrogametogenez u *Juniperus communis* (Cupressaceae) [Microsporogenesis, Pollination and Microgametogenesis of *Juniperus communis* (Cupressaceae)]. *Botanicheskii Zhurnal*, 2012, vol. 97, no. 2, pp. 211–221.
9. Surso M.V., Barabin A.I., Bolotov I.N., Filippov B.Yu. Vesenneye razvitiye pyl'tsy u listvennitsy sibirskoy (*Larix sibirica* Ledeb.) v severnoy podzone taygi [Spring Development of Siberian Larch (*Larix sibirica* Ledeb.) Pollen in the Northern Taiga Subzone]. *Lesnoy Zhurnal* [Forest Journal], 2012, no. 6, pp. 7–15.
10. Yakovlev A.V. O vliyanii nizkikh temperatur na mikrosporogenez sosny obyknovnoy [On the Influence of Low Temperatures on Microsporogenesis of Scots Pine]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1978, no. 6, pp. 51–55.

11. Anderson T.D., Owens J.N. Microsporogenesis, Pollination, Pollen Germination and Male Gametophyte Development in *Taxus brevifolia*. *Annals of Botany*, 2000, vol. 86, no. 5, pp. 1033–1042.

12. Fernando D.D., Lazzaro M.D., Owens J.N. Growth and Development of Conifer Pollen Tubes. *Sexual Plant Reproduction*, 2005, vol. 18, iss. 4, pp. 149–162. DOI: 10.1007/s00497-005-0008-y

13. Fernando D.D., Quinn Ch.R., Brenner E.D., Owens J.N. Male Gametophyte Development and Evolution in Extant Gymnosperms. *International Journal of Plant Developmental Biology*, 2010, vol. 4, pp. 47–63.

14. Krichevsky A., Kozlovsky S.V., Tian G.-W., Chen M.-H., Zaltsman A., Citovsky V. How Pollen Tubes Grow. *Developmental Biology*, 2007, vol. 303, pp. 405–420. DOI: 10.1016/j.ydbio.2006.12.003

15. Nikkanen T. Reproductive Phenology in a Norway Spruce Seed Orchard. *Silva Fennica*, 2001, vol. 35, no. 1, pp. 39–53.

16. Sarvas R. Investigations on the Annual Cycle of Development of Forest Trees. Active Period. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 1973, vol. 76, no. 3, pp. 1–110.

17. Slobodník B. The Early-Spring Development of Male Generative Organs and Abnormalities in Pollen Ontogenesis of European Larch (*Larix decidua* Mill.). *Forest Genetics*, 2002, vol. 9, iss. 4, pp. 309–314.

18. Takaso T., Owens J.N. Significance of Exine Shedding in Cupressaceae-type Pollen. *Journal of Plant Research*, 2008, vol. 121, pp. 83–85.

19. Wittman W. Aceto-Iron-Haematoxylin-Chloralhydrate for Chromosome Staining. *Stain Technology*, 1965, vol. 40, iss. 3, pp. 161–164. DOI: 10.3109/10520296509116398

Received on May 16, 2018
