

ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ *DANAE RACEMOSA* (ASPARAGACEAE) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ НА КРЫМСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

© 2025 г. Т. Н. Кузьмина

Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН,
г. Ялта, Республика Крым, Россия

e-mail: tnkuzmina@rambler.ru

Поступила в редакцию 29.11.2024 г.

После доработки 11.12.2024 г.

Принята к публикации 14.12.2024 г.

В статье представлены результаты анализа генезиса генеративных структур вечнозеленого кустарника, интродуцированного на Южный берег Крыма — *Danae racemosa* (L.) Moench (Asparagaceae). Естественный ареал вида охватывает территории Турции, Сирии, Закавказья и Иран. Соцветия содержат цветки трех типов: тычиночные, обоеполые и пестичные. Цитозэмбриологический анализ генезиса генеративных структур *D. racemosa* показал, что основными признаками мужской генеративной сферы являются центростремительный тип формирования стенки микроспорангия, секреторный тапетум; сукцессивный тип микроспорогенеза, изобилатеральное или тетраэдральное расположение микроспор в тетрадах. Стенка зрелого пыльника сформирована уплощенными клетками эпидермиса и эндотецием с фиброзными утолщениями. Пыльцевые зерна у *D. racemosa* трехклеточные. Женская генеративная сфера представлена анатропными, битегмальными, медионуцеллярными семязачатками. Мегаспорогенез проходит с образованием линейной тетрады мегаспор. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. У всех цветков *D. racemosa*, независимо от их типа, на ранних этапах формируются зачатки мужской и женской генеративных сфер. В обоеполых цветках развиваются фертильные пыльники и семязачатки. В пыльце таких цветков преобладают морфологически нормальные пыльцевые зерна (более 70%). В тычиночных цветках женская генеративная сфера подвергается редукции на стадии мегаспороцита. В пестичных цветках стерилизация пыльников происходит на стадии микроспороцитов, однако пыльники сохраняются, и в некоторых случаях в них образуется небольшое количество пыльцы.

Ключевые слова: микроспорогенез, мегаспорогенез, типы цветков, *Danae racemosa*

DOI: 10.31857/S0033994625010049, **EDN:** EGUEMU

Danae racemosa (L.) Moench — представитель монотипного рода *Danae* (Medik.), включенного в подсемейство *Nolinacaea* семейства Asparagaceae [1]. Естественным ареалом вида является север Турции, северо-запад Сирии, юго-восточные регионы Закавказья и Иран [2–4]. *Danae racemosa* — это вечнозеленый кустарник с темно-зелеными глянцевыми филлокладиями и ярко-красным ягодами, созревающими осенью и сохраняющимися на растении в течение зимы, что делает этот кустарник привлекательным для ландшафтного дизайна. Растение культивируется в южных регионах России, в частности на Южном берегу Крыма [5].

Биохимические исследования вегетативных органов *D. racemosa* показывают перспективность использования его как источника ценных биологически активных веществ [6–8]. В частности, установлено, что филлокладии содержат флавоноиды, среди которых преобладают квертицин и кемпферол [8], а высушенные корни — гликозид квертицина [6], которые влияют на кровеносные сосуды, препятствуя атеросклерозу, а также обладают антиоксидантными и противовоспалительными свойствами [7, 9]. Рассматривают *D. racemosa* и как растение, содержащее вещества, обладающие антиноцицептивными (обезболивающими) свойствами [10].

Поскольку одним из основных критериев акклиматизации растения является оценка состояния его гаметофитов [11], то изучение репродуктивной биологии вида позволяет на основании данных об особенностях генезиса генеративных структур охарактеризовать интродукционный потенциал вида, что, в свою очередь, служит основанием для разработки рекомендаций по оптимизации условий выращивания [12].

Согласно литературным данным, *D. racemosa* — двудомное растение, у которого отмечается редукция генеративных структур противоположного пола [13]. В настоящее время известны основные цитозбриологические признаки, присущие *D. racemosa* [14–16], однако для вида не указаны стадии редукции андроеца и гинецея. Известные на сегодняшний день сведения о репродуктивной биологии *D. racemosa* не дают полной картины генезиса генеративных структур.

Цель исследования — анализ формирования мужской и женской генеративных сфер у *D. racemosa* и определение стадий их редукции при формировании цветков различных половых типов, а также проведение оценки цитоморфологического состояния качества мужского гаметофита цветков различных типов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в arboretume Никитского ботанического сада — Национального научного центра РАН (г. Ялта, Республика Крым; 44°30'34" с. ш., 34°13'58" в. д.) в 2022–2024 гг. Соцветия, а также бутоны различных стадий развития брали с 10 контрольных растений. Материал фиксировали в смеси FAA (formalin : acetic acid : alcohol 70%) в течение 3–5 часов, после чего материал переводили в 70% раствор спирта. Для обезживания объектов использовали изопропиловый спирт. Перед заливкой в парафин материал переводили в ксилол. Пропитывание бутонов и цветков парафином проводили в термостате при температуре +60 °С в течение 3–7 суток. Для получения серии парафиновых срезов толщиной 5–7 мкм использовали ротационный микротом RMD-3000 (Россия). Постоянные препараты окрашивали гематоксилином и алциановым синим [17]. При анализе пыльников и семязачатков ориентировались на современные классификации и типизации генезиса генеративных структур [18–22].

Постоянные препараты пыльцевых зерен *D. racemosa* готовили из пыльцы пыльников 50 цветков с учетом их полового/морфологического типа. Их окрашивали метиловым зеленым и пиронином [23]. Анализ каждого варианта проводили в 100 полях зрения. Морфологически нормальными считали пыльцевые зерна с однородной окраской и выраженными клеточными структурами. Признаками аномального пыльцевого зерна были вакуолизация и изменение структуры цитоплазмы и клеток. В случае дегенерации содержимого пыльцевого зерна оно оценивалось как стерильное. Морфометрические измерения пыльцевых зерен проводили с учетом типа цветка. Объем выборки для морфометрии составлял 300 пыльцевых зерен для каждого типа цветка.

Анализ цитозбриологических препаратов проводили с помощью светового микроскопа AxioScope A.1 (Zeiss, Германия) и подключенной к нему системы анализа изображения AxioCamERc5s (Zeiss, Германия). Полученные цифровые снимки анализировали, используя программные приложения AxioVision Rel. 4.8.2. (Zeiss, Германия) и ImageJ 1.48v. Определение 95% доверительного интервала (95% ДИ) выборочных долей пыльцевых зерен различных типов проводили методом Уилсона с помощью онлайн-калькулятора [24].

Статистическую обработку данных морфометрических параметров пыльцевых зерен, включая дескриптивную статистику и критерий Стьюдента (*t*), делали с использованием программного приложения Statistica 10.0 (StatSoft. Ins., USA). При сравнении выборочных долей пыльцевых зерен цветков различных типов использовали критерий χ^2 Пирсона. Доверительная вероятность составляла $p = 0.95$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У *Danae racemosa* генеративные почки закладываются на корневищах в конце осени года, предшествующего цветению [25]. В условиях Южного берега Крыма рост побегов начинается в конце зимы — начале весны в год цветения. На каждом побеге формируется несколько соцветий. Количество цветков в соцветиях варьирует от 2 до 16. Чаще всего встречаются небольшие соцветия, состоящие их двух—пяти цветков, однако есть и одиночные цветки. Их развитие идет в акропетальном порядке. Цветки мелкие, диаметр

околоцветника не превышает 4 мм [26]. В соцветиях *D. racemosa* в различном соотношении были выявлены цветки трех морфологических типов: тычиночные и два типа обоеполых цветков — с длинным столбиком, рыльцем, расположенным выше пыльников (длинностолбчатые), и цветки рыльце столбика, у которых находится на уровне пыльников (среднестолбчатые) (рис. 1).

Установлено, что в соцветиях около половины цветков (46–50%) являются обоеполыми со столбиком средней длины, однако в некоторых соцветиях их доля достигает 82–89%. Доля тычиночных цветков варьирует от 26 до 46%, но может и превышать эти значения, составляя до 86%. Количество цветков с длинным столбиком пестика варьирует в диапазоне 12–24%, при этом в некоторых соцветиях их вообще не было. Проведенный анализ позволяет считать вид моноэцичным, что опровергает существующие в литературных источниках данные о его двудомности [13]. Кроме того, нами не наблюдалось отмеченной при описании вида зависимости количества цветков в соцветии от их полового типа [5].

У цветков *D. racemosa* независимо от их морфологического/полового типа андроцей представлен шестью тычинками, тычиночные нити которых срастаются, образуют колонку. Пыльники четырехгнездные, к моменту созревания перегородки между гнездами разрушаются.

Дифференциация клеточных слоев стенки микроспорангия *D. racemosa* идет в центростремительном направлении. При формировании микроспорангия в результате деления археспориальных клеток образуются первичный

париетальный слой и спорогенные клетки. Эндотеций является производным первичного париетального слоя. А тапетум и средний слой — производные вторичного париетального слоя, который образуется в результате деления первичных париетальных клеток (рис. 2, 1–6). Стенка микроспорангия сформированного пыльника представлена 4–5 слоями клеток: эпидермой, эндотецием, одним или двумя средними слоями и тапетумом. Тапетум секреторного типа. Его клетки имеют одно или два ядра (рис. 2, 7). В некоторых бутонах на стадии микроспороцитов тапетальные клетки интенсивно окрашивались гематоксилином, что свидетельствует о разрушении их ядер, т. е. кариорексисе, являющемся этапом некробиоза клеточных структур. В таких пыльниках клеточные слои стенки микроспорангия и микроспороциты уплощены и сморщены, что является признаком деструкции пыльников (рис. 2, 8).

При нормальном развитии пыльника вначале микроспорогенеза за счет разрастания вакуоли клетки тапетума увеличиваются в размерах (рис. 3, 1–3), а на стадии вакуолизированных микроспор он преобразуется в тапетальную пленку. Апоптоз клеток тапетального слоя среднего слоя микроспор проявляется в постмейотический период (рис. 3, 4–7).

В этот же период происходит облитерация средних слоев микроспор, а клетки эпидермы уплощаются. В эндотеции формируются фиброзные утолщения. Таким образом, зрелый пыльник *D. racemosa* образован уплощенными клетками эпидермиса и крупными

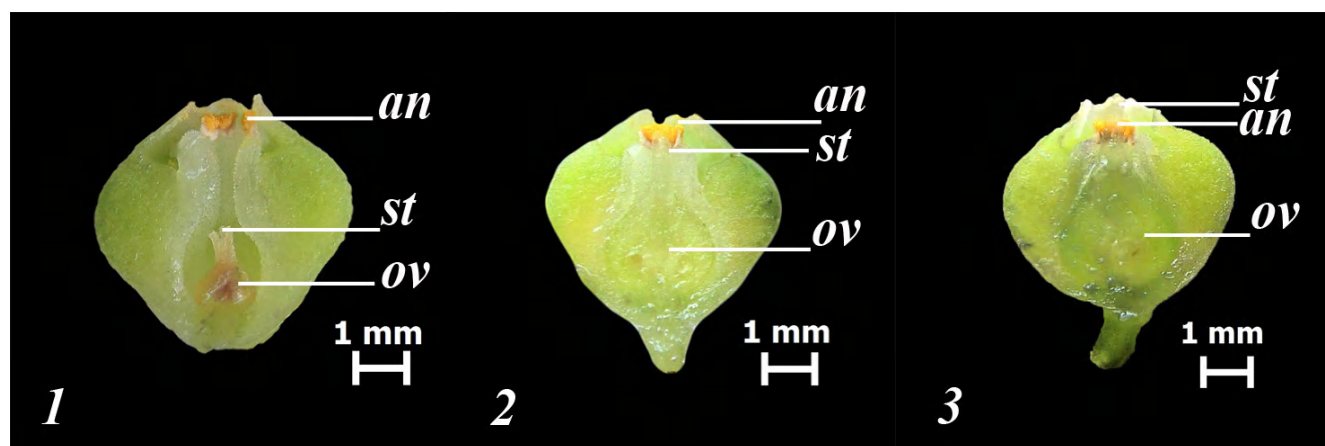


Рис. 1. Цветки *Danae racemosa* (продольный срез): 1 — тычиночный цветок; 2 — обоеполый (среднестолбчатый) цветок; 3 — пестичный (длинностолбчатый) цветок (*an* — пыльники; *st* — рыльце пестика; *ov* — завязь). Масштабная линейка — 1 мм.
Fig. 1. Flowers of *Danae racemosa* (longitudinal section): 1 — staminate flower; 2 — bisexual (mesostylous) flower; 3 — pistillate (macrostylous) flower (*an* — anthers; *st* — stigma of pistil; *ov* — ovary). Scale bar — 1 mm.

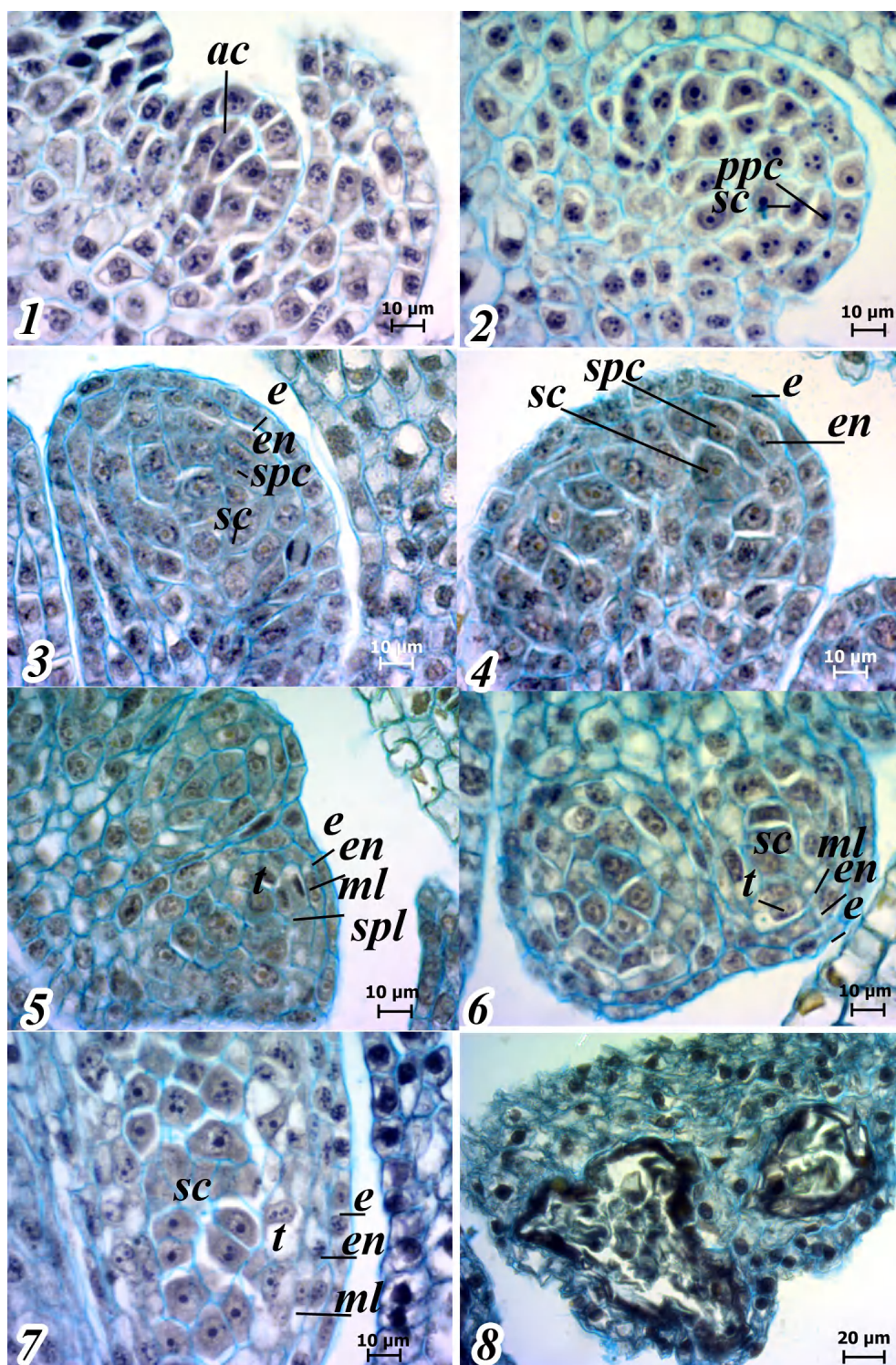


Рис. 2. Поперечные срезы микроспorangиев *Danae racemosa* на ранних стадиях развития: 1 – примордий пыльника на стадии археспориальных клеток; 2–6 – дифференциация клеточных слоев стенки микроспorangия; 7 – сформированный пыльник; 8 – дегенерации пыльников у пестичного (длинностолбчатого) цветка (*ac* – археспориальная клетка; *e* – эпидерма; *en* – эндотей; *ml* – средний слой; *ppc* – первичные парietальные клетки; *sc* – спорогенные клетки; *spc* – вторичный парietальный слой; *t* – тапетум). Масштабная линейка: 1–7 – 10 мкм; 8 – 20 мкм.

Fig. 2. Cross sections of microsporangium of *Danae racemosa* in the early stages of development: 1 – anther primordium at the stage of archesporial cells; 2–6 – differentiation of cell layers of the microsporangium wall; 7 – the formed anther; 8 – degeneration of the anther of the pistillate (macrostylous) flower (*ac* – archesporial cell; *e* – epidermis; *en* – endothecium; *ml* – middle layer; *ppc* – primary parietal cells; *sc* – sporogenic cells; *spc* – secondary parietal layer; *t* – tapetum). Scale bar: 1–7 – 10 µm; 8 – 20 µm.

Таблица 1. Цитоморфологическая характеристика пыльцы обоеполых и тычиночных цветков *Danae racemosa*
Table 1. Cytomorphological characteristics of pollen grains from bisexual and staminate flowers of *Danae racemosa*

Год Year	N¹	Пыльцевые зерна, % Pollen grains, %					
		Морфологически нормальные Morphologically normal		Аномальные Abnormal		Стерильные Sterile	
		Среднее Mean	95% доверительный интервал 95% confidence interval	Среднее Mean	95% доверитель ный интервал 95% confidence interval	Среднее Mean	95% доверительный интервал 95% confidence interval
Обоеполюй цветок / Bisexual flower							
2022	1132	65.81	63.0–68.52	19.17	16.98–21.57	15.02	13.06–17.22
2023	1151	73.15	70.52–75.63	12.08	10.32–14.09	14.77	12.84–16.94
2024	1113	78.98	76.49–81.27	10.96	9.26–12.93	10.06	8.43–11.97
Среднее Mean	3396	72.61	71.09–74.08	14.08	12.95–15.29	13.31	12.21–14.49
Тычиночный цветок / Staminate flower							
2022	1031	61.11	58.1–64.04	22.41	19.97–25.06	16.49	14.35–18.88
2023	1076	76.02	73.38–78.48	13.20	11.31–15.35	10.78	9.06–12.77
2024	675	72.89	69.41–76.11	12.89	10.57–15.63	14.22	11.79–17.06
Среднее Mean	2782	69.73	68.00–71.41	16.53	15.20–17.96	13.73	12.50–15.05

Примечание. ¹ Количество проанализированных пыльцевых зерен.
Note. ¹ The number of analyzed pollen grains.

изодиаметрическими клетками эндотеция с фиброзными утолщениями.

Микроспорогенез у *D. racemosa* проходит по сукцессивному типу. Образующиеся в ходе него микроспоры, расположены в тетрадах изобилатерально или тетраэдрально. Зрелые пыльцевые зерна трехклеточные, одноборозные (рис. 3, 8). Экваториальный диаметр пыльцевого зерна превышает длину полярной оси. Так, экваториальный диаметр пыльцевых зерен обоеполого среднестолбчатого цветка составляет 22.88 ± 0.11 мкм, а его полярная ось 18.41 ± 0.12 мкм. У тычиночных цветков пыльцевые зерна имеют экваториальный диаметр длиной 23.12 ± 0.12 мкм и полярную ось – 18.70 ± 0.11 мкм. Сравнение размеров пыльцевых зерен тычиночных и обоеполых среднестолбчатых цветков *D. racemosa* не выявило существенных различий между ними по экваториальному диаметру ($t = 1.50$; $p = 0.134$) и полярной оси ($t = 1.77$; $p = 0.077$).

Цитоморфологический анализ средних образцов пыльцы показал, что в пыльниках длинностолбчатых цветков, как правило, нет морфологически нормальных пыльцевых зерен. В основном они содержат дефективную или стерильную пыльцу. Лишь в единичных случаях можно обнаружить длинностолбчатые цветки, в пыльниках которых формируется

незначительное количество морфологически нормальных пыльцевых зерен, доля которых варьирует от 13 до 32%. В отличие от этого, в пыльниках обоеполых/среднестолбчатых и тычиночных цветков преобладают морфологически нормальные пыльцевые зерна (табл. 1). Сравнительный анализ показал, что, учитывая доли морфологически нормальных пыльцевых зерен, качество пыльцы у обоеполых цветков выше, чем у тычиночных цветков ($\chi^2 = 6.20$; $df = 1$; $p = 0.0122$), главным образом за счет образования аномальных пыльцевых зерен ($\chi^2 = 7.18$; $df = 1$; $p = 0.0074$). При этом у них нет статистически значимого различия по долям стерильных пыльцевых зерен ($\chi^2 = 0.23$; $df = 1$; $p = 0.6297$).

Таким образом, из основных признаков генезиса микроспорангия у *D. racemosa* можно выделить: центростремительный тип формирования стенки микроспорангия; секреторный тип тапетума, который на стадии микроспор трансформируется в тапетальную пленку, наличие 3–4 слоев спорогенных клеток, сукцессивный тип микроспорогенеза и изобилатеральное или тетраэдральное расположение микроспор в тетрадах. В целом перечисленные признаки генезиса мужской генеративной сферы *D. racemosa* соответствуют характеристикам, свойственным представителям семейства Asparagaceae [14, 16]. Однако, в отличие от большинства представителей

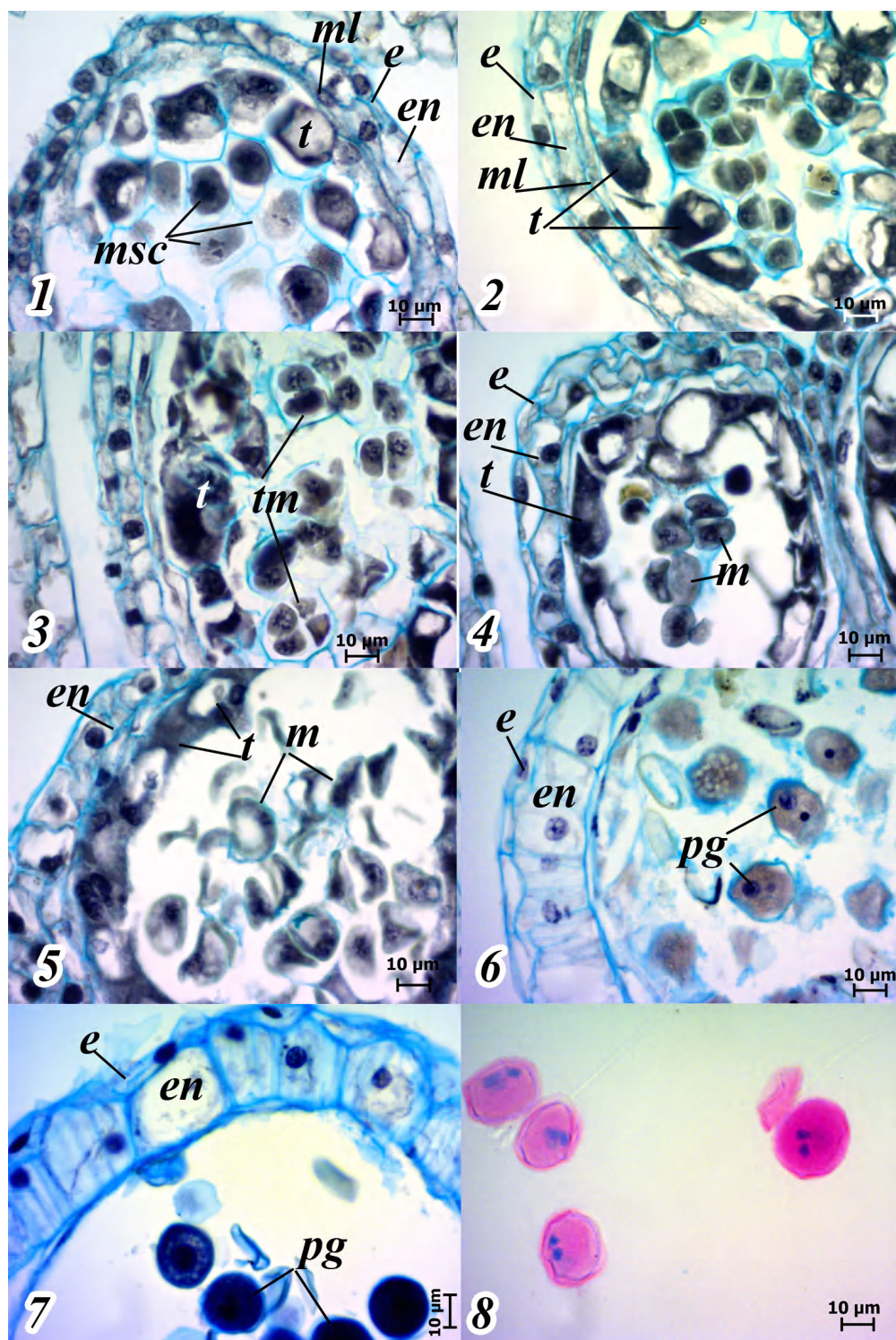


Рис. 3. Поперечные срезы микроспорангиев *Danae racemosa* в ходе мейотического (1, 2) и постмейотического периодов развития (3–7) и зрелые пыльцевые зерна (8): 1–3 – микроспорогенез; 4 – молодые микроспоры; 5 – вакуолизированные микроспоры; 6 – формирование двухклеточных пыльцевых зерен; 7 – стенка зрелого микроспорангия и трехклеточные пыльцевые зерна (8) (e – эпидерма; en – эндотей; m – микроспоры; ml – средний слой; msc – микроспороциты; pg – пыльцевые зерна; t – тапетум; tm – тетрады микроспор). Масштабная линейка – 10 мкм.

Fig. 3. Cross sections of the microsporangium of *Danae racemosa* at the stages of meiotic (1, 2) and postmeiotic development (3–7) and mature pollen grains (8): 1–3 – microsporogenesis; 4 – the stage of young microspores; 5 – the vacuolized microspores; 6 – formation of two-cell pollen grains; 7 – the wall of mature microsporangia and three-cell pollen grains (8) (e – epiderma; en – endotectum; m – microspores; ml – middle layer; msc – microsporocytes; pg – pollen grains; t – tapetum; tm – tetrad of microspores). Scale bar – 10 µm.

семейства, у *D. racemosa* формируются трехклеточные пылевые зерна.

Синкарпный гинецей *D. racemosa* образован тремя плодолистиками. В каждом гнезде завязи формируется по два анатропных семязчатка, имеющих угловую плацентацию. На начальном этапе генезиса примордия семязчатка в субэпидермальном слое образуются три клетки с густой плотной цитоплазмой, которые делятся периклинально (рис. 4, 1). Наружная производная

центральной клетки дифференцируется в археспориальную клетку (рис. 4, 2). Производные клеток, примыкающих к археспориальной, претерпевают повторные периклинальные деления, формируя латеральную область нуцеллуса. Внутренние производные, расположенные под археспориальной клеткой, таблитчатые. Их поперечное деление дает начало инициалам базальной части нуцеллуса и гипостазы. Развитие зон нуцеллуса отмечается в период дифференциации мегаспороцита и мегаспорогенеза. В этот

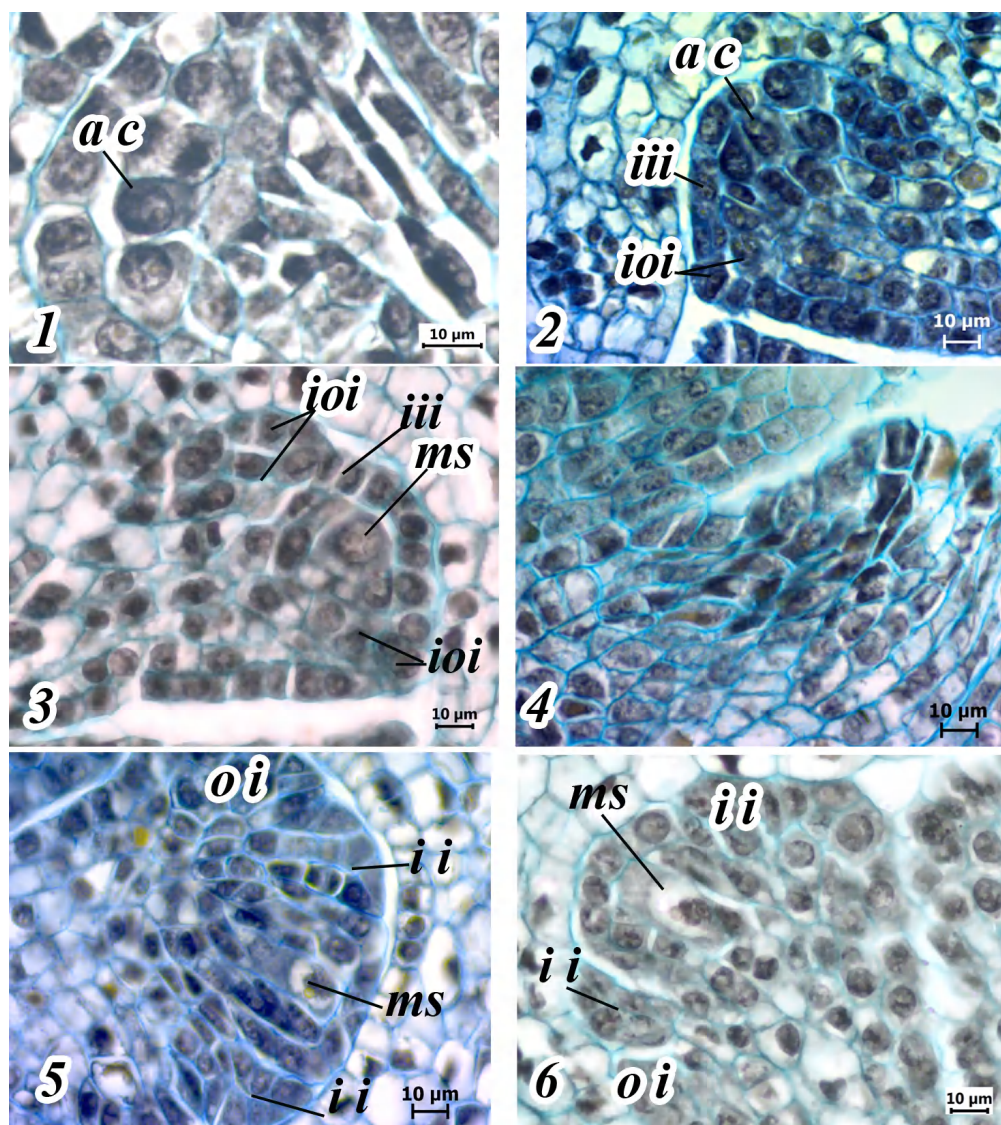


Рис. 4. Семязчатки *Danae racemosa* на ранних стадиях развития: 1–3 – примордий семязчатка на стадии археспориальной клетки; 4 – дегенерация семязчатка; 5, 6 семязчаток на стадии мегаспороцита и дифференциации интегументов (*ac* – археспориальная клетка; *ii* – внутренний интегумент; *iii* – инициаль внутреннего интегумента; *ioi* – инициаль наружного интегумента; *ms* – мегаспороцит, *n* – нуцеллус; *oi* – наружный интегумент). Масштабная линейка – 10 мкм.

Fig. 4. Ovules of *Danae racemosa* in the early stages of development: 1–3 – primordial ovule at the stage of the archesporial cell; 4 – degeneration of the ovule; 5, 6 ovules at the stage of megasporocyte and differentiation of integuments (*ac* – archesporial cell; *ii* – internal integument; *iii* – initial of the internal integument; *ioi* – initial of the outer integument; *ms* – megasporocyte, *n* – nucellus; *oi* – outer integument). Scale bar – 10 µm.

период происходят антиклинальные деления клеток латеральной области нуцеллуса. В нуцеллусе зрелого семязачатка выделяется эпидермальный слой, латеральная и базальная области. В зрелом семязачатке латеральная область состоит из двух или трех слоев клеток. Базальная область нуцеллуса представлена двумя рядами клеток, вытянутых вдоль продольной оси семязачатка, образующих постамент. В зрелом семязачатке клетки базальной области нуцеллуса вакуолизированы. Согласно современной классификации [19], по типу нуцеллуса семязачаток *D. racemosa* можно охарактеризовать как медионуцеллятный синдермальной вариации.

В основании нуцеллуса и внутреннего интегумента дифференцируется гипостаза, представленная двумя слоями клеток с густой цитоплазмой. Клетки вытянуты поперек продольной оси семязачатка.

Семязачаток у *D. racemosa* битегмальный. Формирование интегументов начинается на стадии дифференциации мегаспороцита. Инициали внутреннего интегумента располагаются в эпидермальном слое на уровне клеток латеральной зоны нуцеллуса (см. рис. 4, 4). Наружный интегумент имеет дермально-субэпидермальное происхождение. В зрелом семязачатке он массивный, в основании образован пятью–шестью слоями клеток. Внутренний интегумент образован двумя слоями клеток, и только в области, примыкающей к нуцеллусу, он становится трехслойным. Микропиле образовано внутренним интегументом.

Археспорий у *D. racemosa* одноклеточный. Археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит без отделения париетальной клетки. Мегаспорогенез происходит с образованием линейной тетрады мегаспор. Развитие зародышевого мешка идет по Polygonum-типу. Зародышевый мешок состоит из яйцеклетки, двух синергид, центральной клетки и трех антипод.

В тычиночных цветках дегенерация семязачатков происходит на стадии дифференциации мегаспороцита. В сформированных бутонах тычиночных цветков ткани семязачатка представлены уплощенными облитерированными клетками без содержимого. Дегенерации подвергаются также ткани завязи и столбика (рис. 5, 6).

Таким образом, зрелые семязачатки *D. racemosa* анатропные, медионуцеллятные, битегмальные. Их микропиле образовано внутренним интегументом.

Мегаспоры в тетраде расположены линейно, а развитие зародышевого мешка идет по Polygonum-типу. Известно, что ряд спаржевых имеют красси-нуцеллятные семязачатки, в частности такой тип семязачатков приводится при описании видов родов *Ruscus* L. и *Semele* Kunth. [15], а также *Polygonatum* Mill. [27] и *Lomandra* Labill. [28]. Ранее красси-нуцеллятный тип семязачатков приводился при характеристике *Danae* [15]. В то же время семязачатки родов *Dracaena* Vand. ex L., *Nolina* Michx., *Comospermum* Rauschert. характеризуют как tenuинуцеллятные. Однако, это определение дается с оговоркой на то, что нуцеллус у них увеличен в халазальной части, при том, что археспориальная клетка трансформируется в мегаспороцит без деления и образования париетальной клетки [29]. Первоначально семязачатки с подобным типом нуцеллуса обозначали как «атипично красси-нуцеллятные» [30]. В предложенной позже классификации структур, образующих семязачаток, выделен медионуцеллятный тип нуцеллуса, который сочетает признаки красси-нуцеллятности (развитие латеральной и базальной областей нуцеллуса) и tenuинуцеллятности (слабое развитие или отсутствие апикальной области) [19]. По нашему мнению, отсутствие в нуцеллусе *Danae racemosa* париетальной ткани, при наличии многослойных латеральной и базальной областей, свидетельствует о его медионуцеллятном типе.

При анализе цитоэмбриологических признаков покрытосеменных растений с раздельнополыми цветками, важно определить стадию генезиса цветка, на котором происходит редукция генеративных структур противоположного пола, приводящую к его половой дифференциации. Среди однополых растений выделяют два типа цветков: (1) цветки без зачатков органов противоположного пола и (2) цветки с зачатками органов противоположного пола [13]. В качестве примера растения, у которого формирование однополых цветков происходит без закладки меристем генеративных элементов противоположного пола, можно привести *Actinidia chinensis* Planch. [31]. К видам, у которых однополые цветки образуются в результате дегенерации генеративных структур на определенном этапе онтогенеза цветка, относятся диэцичные представители семейства Asparagaceae, в том числе *Asparagus officinale* L. [32, 33] и *Lomandra longifolia* Labill. [28]. У однополых растений стерилизация мужской генеративной сферы возможна как на стадии развития археспориальных и спорогенных клеток, так

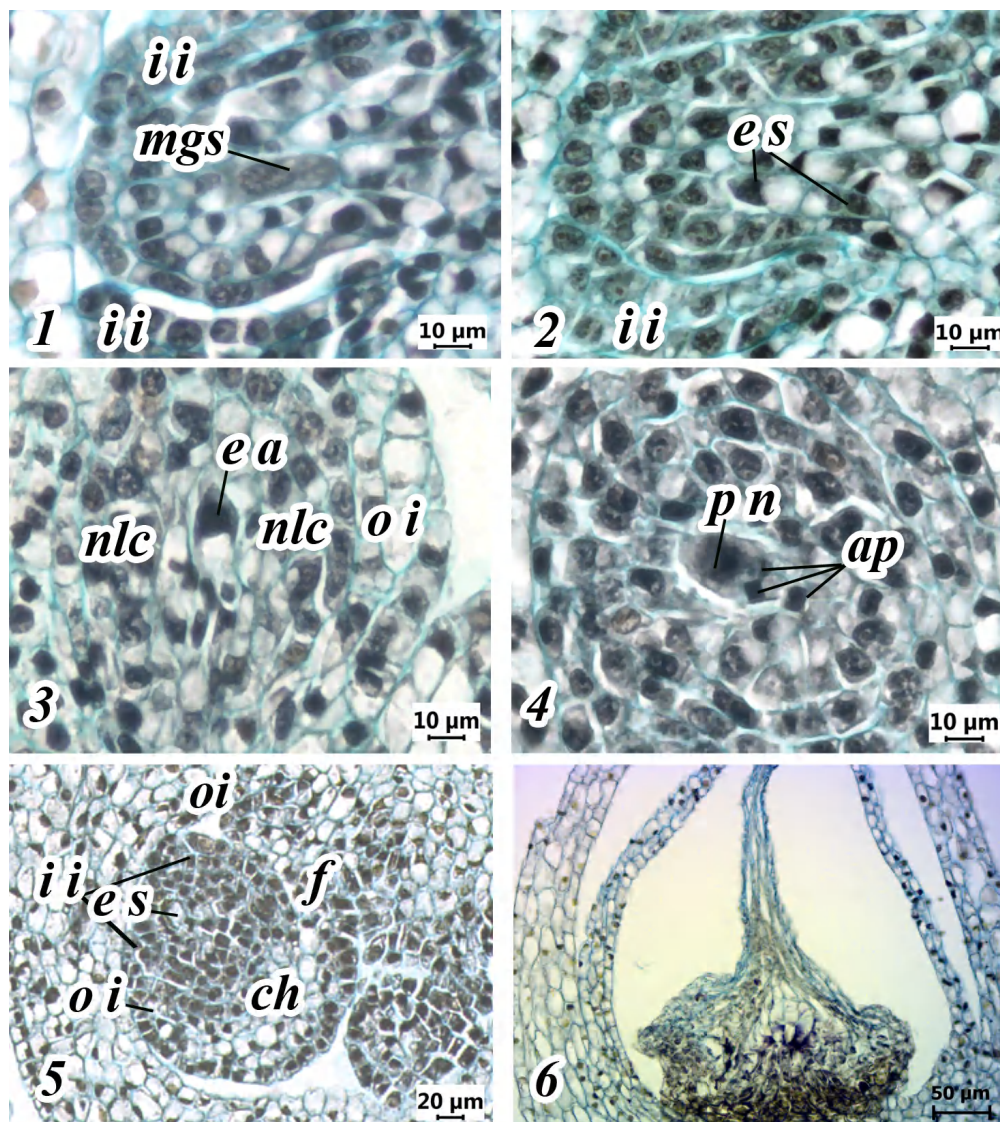


Рис. 5. Семязачатки *Danae racemosa* в период мегаспорогенеза (1, 2), зрелого зародышевого мешка (3–5) и продольный срез дегенерированной завязи тычиночного цветка (6) (*ap* – антиподы, *ch* – халаза, *cln* – клетки латеральной зоны нуцеллуса, *ea* – яйцевой аппарат, *es* – зародышевый мешок, *f* – фуникулус, *ii* – внутренний интегумент, *oi* – наружный интегумент, *mgs* – мегаспора, *n* – нуцеллус, *pn* – полярное ядро). Масштабная линейка: 1 – 4 – 10 мкм; 5 – 20 мкм; 6 – 50 мкм.

Fig. 5. Ovules of *Danae racemosa* during megasporogenesis (1, 2), mature embryo sac (3–5) and longitudinal section of the degenerated ovary of the staminate flower (6) (*at* – antipodes, *ch* – chalase, *cln* – cells of the nucellus lateral zone, *ea* – ovular apparatus, *es* – embryo sac, *f* – funiculus, *ii* – inner integument, *oi* – outer integument, *mgs* – megaspore, *n* – nucellus, *pn* – polar nucleus). Scale bar: 1–4 – 10 µm; 5 – 20 µm; 6 – 50 µm.

и на стадиях микро- и мегаспорогенеза и даже при дифференциации гаметофитов [13]. У *Danae racemosa* во всех цветках закладываются примордии пыльников и семязачатков. В последующем развитии цветка можно выделить три направления: в обоеполых цветках андроцей и гинецей развиваются без отклонений, формируя фертильные гаметофиты обоих полов; в пестичных цветках происходит стерилизация пыльников, а в тычиночных – редукции подвергается женская генеративная сфера.

Цитоэмбриологический анализ показал, что деструкция пыльников в пестичных цветках *Danae racemosa* начинается на стадии микроспороцитов. В клетках тапетума таких микроспорангиев четко выражен кариорексис и трансформация тканей стенки. На этой же стадии развития микроспорангия происходят дегенеративные процессы в пыльниках пестичных цветков *Asparagus officinalis* [33].

Известно, что развитие микроспорангиев является согласованным детерминированным

процессом трансформации тканей, образующих его, среди которых особое значение имеет тапетум [22, 34, 35]. Как правило, стерильность пыльников связана с нарушениями, возникающими в клетках тапетальной ткани. Это может быть как преждевременный апоптоз тапетума [36, 37], так и его гипертрофия [38, 39]. При нормальном развитии пыльника апоптоз тапетальной ткани начинается, как правило, на стадии формирования каллозных оболочек у микроспороцитов. При дегенерации микроспорангиев деструктивные процессы в клетках тапетума могут происходить на более ранних стадиях, что приводит к нарушению симпластического межтканевого взаимодействия клеточных слоев стенки микроспорангия и, в конечном счете, приводит к гибели спорогенной ткани [38]. Нарушения апоптоза тапетальной ткани связывают с мутацией фермента Ацил-КоА-синтетазы [40]. На ультраструктурном уровне они проявляются в виде аббераций структур эндоплазматического ретикула [41]. Выявлено, что гены, регулирующие накопление каллозы в клеточных оболочках микроспороцитов, активируются только в пыльниках тычиночных цветков [33]. При гипертрофии тапетума отмечают в его клетках утолщение тангентальных стенок, что препятствует транспортировке питательных веществ в микроспороциты и приводит к их гибели [42]. В стерильных пыльниках отмечают избыточное накопление активных форм кислорода и дефицит антиоксидантных ферментов, что усугубляет окисление мембранных липидов и приводит к накоплению малонового альдегида [43]. Аналогичные нарушения запрограммированной дегенерации клеток тапетума отмечают в пестичных цветках при гинодиэзии [39, 44].

Однако, в длинностолбчатых цветках *Danae racemosa* пыльники дегенерируют не полностью, в некоторых случаях в них образуются пыльцевые зерна, но доля образующихся морфологически нормальных пыльцевых зерен не превышает 32%. Известно, что репродуктивные структуры оказываются стерильными, когда аномалия развития отмечается у 60% и более гаметофитов [45]. Следовательно, даже при образовании пыльцевых зерен, мужская генеративная сфера в таких цветках не функциональна, что позволяет их рассматривать как пестичные.

Редукция женской генеративной сферы у *Danae racemosa* имеет более выраженный характер. У тычиночных цветков *D. racemosa*

в редуцированных завязях семязачатки представлены облитерированными тканями. Их дегенерация, как и у других представителей семейства Asparagaceae с разнополыми цветками, происходит на стадии мегаспороцита [28, 32].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфологический анализ соцветий *Danae racemosa* (L.) Moench показал, что в них присутствуют цветки различных половых и морфологических типов: тычиночные, обоеполые с длинными и средними столбиками.

Во всех цветках *D. racemosa* закладываются примордии пыльников и семязачатков. В последующем развитие цветка идет в зависимости от его типа: в тычиночных цветках женская генеративная сфера (семязачатки, завязи) редуцируется; в обоеполых цветках андроцей и гинецей формируются без отклонений, формируя фертильные гаметофиты, у таких цветков столбик пестика находится на уровне пыльников (среднестолбчатые цветки); у цветков с длинным столбиком пестика отмечают морфологически сформированные семязачатки и редукция мужских гаметофитов, что позволяет характеризовать их как пестичные.

Мужская генеративная сфера *D. racemosa* характеризуется центростремительным типом формирования стенки микроспорангия; секреторным тапетумом, наличием 3–4 слоев спорогенных клеток, сукцессивным типом микроспорогенеза, в результате которого образуются тетрады с изобилатерально или тетраэдрально расположенными микроспорами. Стенка зрелого пыльника сформирована эпидермисом и эндотецием с фиброзными утолщениями. Пыльцевые зерна у *D. racemosa* трехклеточные.

Женская генеративная сфера *D. racemosa* представлена анатропными битегмальными мегаспорогенными с семязачатками. Мегаспорогенез проходит с образованием линейной тетрады мегаспор. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Мужская стерильность у пестичных цветков проявляется как в деструкции микроспорангиев на стадии микроспороцитов, так и на уровне гаметофитов. Семязачатки в тычиночных цветках дегенерируют до мегаспорогенеза. В обоеполых цветках у цветков со столбиком средней длины мужской и женский гаметофит развиваются нормально.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование проведено в ходе выполнения работы по теме ГЗ ФГБУН «Никитский ботанический сад — Национальный научный центр

РАН» № FNNS-2022-0003 «Экофизиологические, физиолого-биохимические механизмы устойчивости и репродуктивная биология ценных аборигенных и интродуцированных видов растений».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. WFO (World Flora Online). 2025. Asparagaceae Juss. <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-7000000050> (доступ 29.11.2024)
2. Bussmann R. W., Batsatsashvili K., Kikvidze Z., Paniagua-Zambrana N. Y., Khutsishvili M., Maisaia I., Sikharulidze Sh., Tchelidze D. 2020. *Danae racemosa* (L.) Moench, *Ruscus hyrcanus* Woron., *Ruscus hypophyllum* L. Asparagaceae. — In: Ethnobotany of the Mountain Regions of Far Eastern Europe. Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-3-319-77088-8_120-2
3. Akhani H. 2006. Flora Iranica: Facts and figures and a list of publications by K. H. Rechinger on Iran and adjacent areas. — Rostaniha. 7(S2). 19–61. https://rostaniha.areeo.ac.ir/article_105943.html
4. Masoudi M., Maivan H. Z., Mehrabian A. 2022. Abundance and occurrence of *Danae racemosa* growing in Hyrcanian forest understory in relation to static and dynamic environmental variables. — J. Wildlife Biodivers. 6(2): 1–21. <https://wildlife-biodiversity.com/index.php/jwb/article/view/178>
5. Коба В. П., Герасимчук В. Н., Панельбу В. В., Сахно Т. М. 2018. Аннотированный каталог дендрологической коллекции Никитского ботанического сада. Симферополь. 304 с. <https://www.elibrary.ru/mhoxkx>
6. Насудари А. А., Оганесян Э. Т., Коммпанцев В. А., Керимов Ю. Б. 1972. Полифенольные соединения *Danae racemosa*. — Химия природных соединений. 5: 647.
7. Shahreari Sh., Khaki A., Ahmadi-Ashtiani H. R., Rezaazadeh Sh., Hajiaghahi R. 2010. Effects of *Danae racemosa* on testosterone hormone in experimental diabetic rats. — J. Med. Plant. 9(35): 114–119. <https://jmp.ir/article-1-275-en.html>
8. Fathiazad F., Hamedeyazdan S. 2015. Phytochemical analysis of *Danae racemosa* L. Moench leaves. — Pharm. Sci. 20(4): 135–140. https://ps.tbzmed.ac.ir/Article/PHARM_667_20140628085701
9. Тарховский Ю. С., Ким Ю. А., Абдрашилов Б. С., Музафаров Е. Н. 2013. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина. 2013. Пушино. 310 с.
10. Maleki-Dizaji N., Fatemeh F., Garjani A. 2008. Antinociceptive properties of extracts and two flavonoids isolated from leaves of *Danae racemosa*. — Arch. Pharm. Res. 30(12): 1536–1542. <https://doi.org/10.1007/BF02977322>
11. Шевченко С. В., Плугатарь Ю. В. 2019. Исследования репродуктивной биологии семенных растений в Никитском ботаническом саду. — Сборник научных трудов ГНБС. 149: 177–198. <https://doi.org/10.36305/0201-7997-2019-149-177-198>
12. Плугатарь Ю. В., Коба В. П., Герасимчук В. Н., Панельбу В. В. 2015. Дендрологическая коллекция арборетума Никитского ботанического сада — состояние и перспективы развития. — Достижения науки и техники АПК. 29(12): 50–54. <http://www.agroaprk.ru/70-archive/12-2015/1192-2015-12-15-ru>
13. Кордюм Е. Л., Глущенко Г. И. 1976. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев. 199 с.
14. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Butomaceae—Lemnaceae. 1990. Ленинград. 332 с.
15. Rudall P. J., Campbell G. 1999. Flower and pollen structure of Ruscaceae in relation to Aspidistreae and other Con-vallariaceae. — Flora. 194(2): 201–214. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30908-8](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30908-8)
16. Камелина О. П. 2011. Систематическая эмбриология цветковых растений. Однодольные. Барнаул. 192 с.
17. Жинкина Н. А., Воронова О. Н. 2000. К методике окраски эмбриологических препаратов. — Бот. журн. 85(6): 168–171.

18. Терехин Э. С., Батыгина Т. Б., Шамров И. И. 1993. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных растений. Терминология и концепции. — Бот. журн. 78(6): 16–24.
19. Шамров И. И. 1999. Семязачаток как основа воспроизведения цветковых растений: классификация структур. — Бот. журн. 84(10): 3–35.
20. Шамров И. И. 2017. Морфологические типы семязачатков цветковых растений. — Бот. журн. 102(2): 129–146.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617020016>
21. Шамров И. И., Анисимова Г. М., Бабро А. А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. — Бот. журн. 104 (7): 1001–1032.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
22. Круглова Н. Н. 2023. Системный подход к морфогенезу пыльника цветковых растений. — Plant Biology and Horticulture: theory, innovation (Биология растений и садоводство: теория, инновации). 1(166): 7–15.
<https://elibrary.ru/gzukur>
23. Шевченко С. В., Ругузов И. А., Ефремова Л. М. 1986. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином. — Бюллетень ГНБС. 60: 99–101.
24. The confidence interval of a proportion.
<http://vassarstats.net/prop1.html> (доступ 29.11.2024)
25. Галушко Р. В. 1988. Ритм внутрипочечного развития средиземноморских древесных растений. — Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 106: 46–54.
26. Кузьмина Т. Н. 2024. Морфология цветков и половой статус *Danae racemosa* (L.) Moench (Asparagaceae). — Субтропическое и декоративное садоводство. 54–65.
<https://elibrary.ru/iklhbn>
27. Song Y.-Y., Zhao Y.-Y., Liu J. X. 2018. Embryology of *Polygonatum* (Asparagaceae) and its systematic significance. — Phytotaxa. 350(3): 235–246.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.350.3.3>
28. Ahmad N. M., Martin P. M., Vella J. M. 2008. Embryology of the dioecious Australian endemic *Lomandra longifolia* (Lomandraceae). — Aust. J. Bot. 56(8): 651–665.
<https://doi.org/10.1071/BT07222>
29. Rudall P. J. 1999. Flower Anatomy and Systematics of *Comospermum* (Asparagales). — Syst. Geogr. Pl. 68(1/2): 195–202.
<https://doi.org/10.2307/3668600>
30. Комар Г. А. 1983. Морфология семяпочек семейства Лилейных. — Бот. журн. 68(4): 417–427.
31. Caporali E., Testolin R., Pierce S., Spada A. 2019. Sex change in kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch.): a developmental framework for the bisexual to unisexual floral transition. — Plant Reprod. 32(3): 323–330.
<https://doi.org/10.1007/s00497-019-00373-w>
32. Caporali E., Carboni A., Galli M. G., Rossi G., Spada A., Marziani Longo G. P. 1994. Development of male and female flower in *Asparagus officinalis*. Search for point of transition from hermaphroditic to unisexual developmental pathway. — Sex. Plant Reprod. 7(4): 239–249.
<https://doi.org/10.1007/BF00232743>
33. Ide M., Masuda K., Tsugata D., Fujino K. 2019. Death of female flower microsporocytes progresses independently of meiosis-like process and can be accelerated by specific transcripts in *Asparagus officinalis*. — Sci. Rep. 9: 2703.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-39125-1>
34. Резникова С. А. 1984. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М. 272 с.
35. Chawla M., Verma V., Kapoor M., Kapoor S. 2017. A novel application of periodic acid–Schiff (PAS) staining and fluorescence imaging for analysing tapetum and microspore development. — Histochem. Cell Biol. 147(1): 103–110.
<https://doi.org/10.1007/s00418-016-1481-0>
36. Suzuki K., Takeda H., Tsukaguchi T., Egawa Y. 2001. Ultrastructural study on degeneration of tapetum in anther of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress. — Sex. Plant Reprod. 13(6): 293–299.
<https://doi.org/10.1007/s004970100071>
37. Oshino T., Abiko M., Saito R., Ichiishi E., Endo M., Kawagishi-Kobayashi M., Higashitani A. 2007. Premature progression of anther early developmental programs accompanied by comprehensive alterations in transcription during high-temperature injury in barley plants. — Molecular Genetics and Genomics. 278(1): 31–42.
<https://doi.org/10.1007/s00438-007-0229-x>

38. Экспериментальная цитоэмбриология растений. 1971. Кишинев. 145 с.
39. Nugent J. M., Byrne T., McCormack G., Quiwa M., Stafford E. 2019. Progressive programmed cell death inwards across the anther wall in male sterile flowers of the gynodioecious plant *Plantago lanceolata*. — *Planta*. 249(3): 913–923. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-3055-y>
40. Yang X., Liang W., Chen M., Zhang D., Zhao X., Shi J. 2017. Rice fatty acyl-CoA synthetase OsACOS12 is required for tapetum programmed cell death and male fertility. — *Planta* 246(1): 105–122. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2691-y>
41. Gothandam K. M., Kim E. S., Chung Y. Y. 2007. Ultrastructural study of rice tapetum under low-temperature stress. — *J. Plant Biol.* 50(4): 396–402. <https://doi.org/10.1007/BF03030674>
42. Vijayaraghavan M. R., Ratnaparkhi Sh. 1979. Histological dynamics of anther tapetum in *Heuchera micrantha*. — *Proc. Indian Acad. Sci.* 88B-II(4): 309–316. <https://www.ias.ac.in/public/Volumes/plnt/088/04/0309-0316.pdf>
43. Du K., Xiao Y., Liu Q., Wu X., Jiang J., Wu J., Fang Y., Xiang Y., Wang Y. 2019. Abnormal tapetum development and energy metabolism associated with sterility in SaNa-1A CMS of *Brassica napus* L. — *Plant Cell Rep.* 38(5): 545–558. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02385-2>
44. Avalos A. A., Zini L. M., Ferrucci M. S., Lattar E. C. 2019. Anther and gynoecium structure and development of male and female gametophytes of *Koeleria elegans* subsp. *formosana* (Sapindaceae): Phylogenetic implications. — *Flora*. 255: 98–109. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.04.003>
45. Орел Л. И., Казачковская Е. Б. 1991. Эмбриологическая гетерогенность как причина снижения семенной продуктивности *Medicago sativa* (Fabaceae). — *Бот. журн.* 76(2): 161–172.

Characteristics of the Generative Sphere of *Danae Racemosa* (Asparagaceae) under Introduction in the Crimea Peninsula

© 2025. T. N. Kuzmina

Nikita Botanical Garden — National Scientific center RAS, Yalta, Russia

e-mail: tnkuzmina@rambler.ru

Abstract. The article presents the analysis of the genesis of the flower reproductive structures of *Danae racemosa* (L.) Moench (Asparagaceae) — an evergreen shrub introduced to the Southern coast of Crimea. The natural range of the species covers Turkey, Syria, Transcaucasia and Iran. The inflorescences of *D. racemosa* contain flowers of three types: staminate, bisexual and pistillate. Cytoembryological analysis of the development of reproductive structures of *D. racemosa* has shown that the main features of the male generative sphere of *D. racemosa* are the centripetal type of microsporangium wall formation; secretory tapetum; a successive type of microsporogenesis, microspore tetrads are isobilateral or tetrahedral. The wall of the mature anther has a layer of flattened epidermal cells and endothecium with fibrous thickenings. Pollen grains in *D. racemosa* are tricellular. The female generative sphere of *D. racemosa* is represented by anatropic, bitegmic, medianucellate ovules. Megasporogenesis takes place with the formation of a linear tetrad of megaspores. The embryo sac develops by Polygonum-type. In all *D. racemosa* flowers, regardless of the type, the rudiments of anthers and ovules are formed in the early stages. Fully functional male and female generative structures (anthers and ovules) develop in bisexual flowers. Morphologically normal pollen grains (about 70%) predominate in the pollen of such flowers. In staminate flowers, the female generative sphere undergoes reduction. Ovules degenerate at megasporocyte stage. In the pistillate flowers, anthers abortion occurs at microsporocyte stage, however, the anthers remain, and in some cases, a small amount of pollen is formed in them.

Keywords: microsporogenesis, megasporogenesis, flower types, *Danae racemosa*

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was conducted within the framework of the State assignment FNNS-2022-0003 of Nikita Botanical Gardens — National Scientific Center RAS “Ecophysiological, physiological and biochemical mechanisms of resistance and reproductive biology of valuable native and introduced plant species”.

REFERENCES

1. WFO (World Flora Online). 2025. Asparagaceae Juss.
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-7000000050> (Accessed 29.11.2024)
2. Bussmann R. W., Batsatsashvili K., Kikvidze Z., Paniagua-Zambrana N. Y., Khutsishvili M., Maisaia I., Sikharulidze Sh., Tchelidze D. 2020. *Danae racemosa* (L.) Moench, *Ruscus hyrcanus* Woron., *Ruscus hypophyllum* L. Asparagaceae. — In: Ethnobotany of the Mountain Regions of Far Eastern Europe. Springer Nature.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-77088-8_120-2
3. Akhani H. 2006. Flora Iranica: Facts and figures and a list of publications by K. H. Rechinger on Iran and adjacent areas. — Rostaniha. 7(S2). 19–61.
https://rostaniha.areeo.ac.ir/article_105943.html
4. Masoudi M., Maivan H. Z., Mehrabian A. 2022. Abundance and occurrence of *Danae racemosa* growing in Hyrcanian forest understory in relation to static and dynamic environmental variables. — J. Wildlife Biodivers. 6(2): 1–21.
<https://wildlife-biodiversity.com/index.php/jwb/article/view/178>
5. Koba V. P., Gerasimchuk V. N., Papel'bu V. V., Sakhno T. M. 2018. [Annotated catalog of the dendrological collection of the Arboretum of the Nikita Botanical Gardens]. Simferopol. 304 p.
<https://www.elibrary.ru/mhoxkx> (In Russian)
6. Nasudari A. A., Oganessian E. T., Kompantsev V. A., Kerimov Yu. B. 1972. Polyphenolic compounds of *Danae racemosa*. — Chem. Nat. Compd. 8(5): 659.
<https://doi.org/10.1007/BF00564351>
7. Shahreari Sh., Khaki A., Ahmadi-Ashtiani H. R., Rezazadeh Sh., Hajiaghahi R. 2010. Effects of *Danae racemosa* on testosterone hormone in experimental diabetic rats. — J. Med. Plant. 9(35): 114–119.
<https://jmp.ir/article-1-275-en.html>
8. Fathiazad F., Hamedeyazdan S. 2015. Phytochemical analysis of *Danae racemosa* L. Moench leaves. — Pharm. Sci. 20(4): 135–140.
https://ps.tbzmed.ac.ir/Article/PHARM_667_20140628085701
9. Tarakhovsky Y. S., Kim Y. A., Abdrasilov B. S., Muzafarov E. N. 2013. [Flavonoids: biochemistry, biophysics, medicine]. Pushchino. 310 p. (In Russian)
10. Maleki-Dizaji N., Fatemeh F., Garjani A. 2008. Antinociceptive properties of extracts and two flavonoids isolated from leaves of *Danae racemosa*. — Arch. Pharm. Res. 30(12): 1536–1542.
<https://doi.org/10.1007/BF02977322>
11. 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.
<https://doi.org/10.36305/0201-7997-2019-149-177-198> (In Russian)
12. Plugatar Yu. V., Koba V. P., Gerasimchuk V. N., Papelbu V. V. 2015. Dendrologic Collection of Arboretum of Nikitsky Botanical Gardens: Current State and Trends of Development. — Achievements of Science and Technology of AIC. 29(12): 50–54.
<http://www.agroapk.ru/70-archive/12-2015/1192-2015-12-15-ru> (In Russian)
13. Kordyum E. L., Gluschenko G. I. 1976. [Cytoembryological aspects of gender in angiosperms]. Kiev. 199 p. (In Russian)
14. [Comparative embryology of flowering plants. Monocotyledones. Butomaceae–Lemnaceae]. 1990. Leningrad. 332 p. (In Russian)
15. Rudall P. J., Campbell G. 1999. Flower and pollen structure of Ruscaceae in relation to Aspidistreae and other Con-vallariaceae. — Flora. 194(2): 201–214.
[https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30908-8](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30908-8)
16. Kamelina O. P. 2011. Systematic embryology of flowering plants. Monocotyledones. Barnaul. 192 p. (In Russian)
17. Zhinkina N. A., Voronova O. N. 2000. On staining technique of embryological slides. — Botanicheskii Zhurnal. 85(6): 168–171. (In Russian)
18. Teryokhin E. S., Batygina T. B., Shamrov I. I. 1993. The classification of microsporangium wall types in angiosperms. Terminology and conceptions. — Botanicheskii Zhurnal. 78(6): 16–24. (In Russian)
19. Shamrov I. I. 1999. The ovule as the base of the seed reproduction in flowering plants: classification of the structures. — Botanicheskii Zhurnal. 84(10): 3–35. (In Russian)
20. Shamrov I. I. 2017. Morphological types of ovules in flowering plants. — Botanicheskii Zhurnal. 102(2): 129–146.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617020016> (In Russian)

21. Shamrov I. I., Anisimova G. M., Babro A. A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in angiosperms. — *Botanicheskii Zhurnal*. 104(7): 1001–1032.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619070093> (In Russian)
22. Kruglova N. N. 2023. System approach to morphogenesis of anthers of flowering plants. — *Plant Biology and Horticulture: theory, innovation*. 1(166): 7–15.
<https://elibrary.ru/gzukqp> (In Russian)
23. Shevchenko S. V., Ruguzov I. A., Efremova L. M. 1986. [Technique of methyl green-pyronin staining of permanent preparations]. — *Bull. of the Nikita Botanical Gardens*. 60: 99–101. (In Russian)
24. *The confidence Interval of a Proportion*.
<http://vassarstats.net/prop1.html> (Accessed 29.11.2024)
25. Galyshko R. V. 1988. [Rhythms of the intrabud development of Mediterranean woody species]. — *Proceedings of the State Nikitsky Botanical Gardens*. 106: 46–54. (In Russian)
26. Kuzmina T. N. 2024. Flower morphology and sexual status of *Danae racemosa* (L.) Moench (Asparagaceae). — *Subtropical and Ornamental Horticulture*. 88: 54–65.
<https://elibrary.ru/iklhbn> (In Russian)
27. Song Y.-Y., Zhao Y.-Y., Liu J.-X. 2018. Embryology of *Polygonatum* (Asparagaceae) and its systematic significance. — *Phytotaxa*. 350(3): 235–246.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.350.3.3>
28. Ahmad N. M., Martin P. M., Vella J. M. 2008. Embryology of the dioecious Australian endemic *Lomandra longifolia* (Lomandraceae). — *Aust. J. Bot.* 56(8): 651–665.
<https://doi.org/10.1071/BT07222>
29. Rudall P. J. 1999. Flower Anatomy and Systematics of *Comospermum* (Asparagales). — *Syst. Geogr. Pl.* 68(1/2): 195–202.
<https://doi.org/10.2307/3668600>
30. Komar G. A. 1983. Morphology of Liliaceae ovules. — *Botanicheskii Zhurnal*. 68(4): 417–427. (In Russian)
31. Caporali E., Testolin R., Pierce S., Spada A. 2019. Sex change in kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch.): a developmental framework for the bisexual to unisexual floral transition. — *Plant Reprod.* 32(3): 323–330.
<https://doi.org/10.1007/s00497-019-00373-w>
32. Caporali E., Carboni A., Galli M. G., Rossi G., Spada A., Marziani Longo G. P. 1994. Development of male and female flower in *Asparagus officinalis*. Search for point of transition from hermaphroditic to unisexual developmental pathway. — *Sex. Plant Reprod.* 7(4): 239–249.
<https://doi.org/10.1007/BF00232743>
33. Ide M., Masuda K., Tsugama D., Fujino K. 2019. Death of female flower microsporocytes progresses independently of meiosis-like process and can be accelerated by specific transcripts in *Asparagus officinalis*. — *Sci. Rep.* 9: 2703.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-39125-1>
34. Reznikova S. A. 1984. [Cytology and physiology of the developing anther]. Moscow. 272 p. (In Russian)
35. Chawla M., Verma V., Kapoor M., Kapoor S. 2017. A novel application of periodic acid–Schiff (PAS) staining and fluorescence imaging for analysing tapetum and microspore development. — *Histochem. Cell Biol.* 147(1): 103–110.
<https://doi.org/10.1007/s00418-016-1481-0>
36. Suzuki K., Takeda H., Tsukaguchi T., Egawa Y. 2001. Ultrastructural study on degeneration of tapetum in anther of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress. — *Sex. Plant Reprod.* 13(6): 293–299.
<https://doi.org/10.1007/s004970100071>
37. Oshino T., Abiko M., Saito R., Ichiishi E., Endo M., Kawagishi-Kobayashi M., Higashitani A. 2007. Premature progression of anther early developmental programs accompanied by comprehensive alterations in transcription during high-temperature injury in barley plants. — *Molecular Genetics and Genomics*. 278(1): 31–42.
<https://doi.org/10.1007/s00438-007-0229-x>
38. [Experimental cytoembryology of plants]. 1971. Kishinev. 145 p. (In Russian)
39. Nugent J. M., Byrne T., McCormack G., Quiwa M., Stafford E. 2019. Progressive programmed cell death inwards across the anther wall in male sterile flowers of the gynodioecious plant *Plantago lanceolata*. — *Planta*. 249(3): 913–923.
<https://doi.org/10.1007/s00425-018-3055-y>
40. Yang X., Liang W., Chen M., Zhang D., Zhao X., Shi J. 2017. Rice fatty acyl-CoA synthetase OsACOS12 is required for tapetum programmed cell death and male fertility. — *Planta* 246(1): 105–122.
<https://doi.org/10.1007/s00425-017-2691-y>

41. Gothandam K. M., Kim E. S., Chung Y. Y. 2007. Ultrastructural study of rice tapetum under low-temperature stress. — J. Plant Biol. 50(4): 396–402.
<https://doi.org/10.1007/BF03030674>
42. Vijayaraghavan M. R., Ratnaparkhi Sh. 1979. Histological dynamics of anther tapetum in *Heuchera micrantha*. — Proc. Indian Acad. Sci. 88B-II(4): 309–316.
<https://www.ias.ac.in/public/Volumes/plnt/088/04/0309-0316.pdf>
43. Du K., Xiao Y., Liu Q., Wu X., Jiang J., Wu J., Fang Y., Xiang Y., Wang Y. 2019. Abnormal tapetum development and energy metabolism associated with sterility in SaNa-1A CMS of *Brassica napus* L. — Plant Cell Rep. 38(5): 545–558.
<https://doi.org/10.1007/s00299-019-02385-2>
44. Avalos A. A., Zini L. M., Ferrucci M. S., Lattar E. C. 2019. Anther and gynoecium structure and development of male and female gametophytes of *Koelreuteria elegans* subsp. *formosana* (Sapindaceae): Phylogenetic implications. — Flora. 255: 98–109.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.04.003>
45. Oryol L. I., Kazachkovskaya E. B. 1991. The embryoligial heterogeneity as the cause of reduction in seed production in *Medicago sativa* (Fabaceae). — Botanicheskii Zhurnal. 76(2): 161–172. (In Russian)