

УДК 576.3:502.55

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (биологические науки, сельскохозяйственные науки)

### **ПЫЛЬЦА РАСТЕНИЙ И ЕЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ В УСЛОВИЯХ МЕНЯЮЩЕГОСЯ КЛИМАТА**

Цаценко Людмила Владимировна  
д-р. биол. наук, профессор, кафедра генетики, селекции и семеноводства  
AuthorID: 94468  
[lvt-lemna@yandex.ru](mailto:lvt-lemna@yandex.ru)

Керимов Рахмет Вагифович  
магистрант, кафедра генетики, селекции и семеноводства  
[kerimovrahmet@yandex.ru](mailto:kerimovrahmet@yandex.ru)  
*Кубанский государственный аграрный Университет имени И.Т. Трубилина, Россия, Краснодар 350044, Калинина 13*

Рассматриваются вопросы состояния пыльцевого зерна у сельскохозяйственных культур, его характеристики в условиях меняющегося климата. Анализируются вопросы о критериях отбора термоустойчивых генотипов пшеницы на основе пыльцевого анализа, вопросы зависимости семенной продуктивности у растений с нехваткой пыльцы, а также изменение жизнеспособности пыльцевых зерен, которые имеют тенденцию быстро снижаться со временем из-за испарения воды. Ставится дискуссионный вопрос – какой тип пыльцевых зерен и размер будет адаптивно-устойчив в условиях засухи и повышения температуры. Обсуждается влияние увеличения концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере и тепловой стресс на пыльцевую продуктивность у растений пшеницы. Повышенный уровень CO<sub>2</sub> и тепловой стресс при прохождении мейозе снижают жизнеспособность пыльцы, количество колосков и урожай зерна с колоса. Усиленное кущение при повышенном уровне CO<sub>2</sub> помогает свести к минимуму потери урожая. В связи с развитием селекционных программ по созданию гибридной пшеницы актуальным стал вопрос рассмотрения жизнеспособность пыльцы, способах ее определения, подготовка сред. Оценка жизнеспособности пыльцы представляет собой важный инструмент для характеристики физического, биохимического и биологического статуса и способности пыльцы образовывать пыльцевые трубки, проникать в рыльце и удлиняться внутри стигмы до тех пор, пока внутри женского гаметофита не будут перенесены два мужских спермия. На сегодняшний день спорным остается вопрос о надежном способе окрашивания семян пшеницы *in vitro*, как надежный подход для

UDC 576.3:502.55

4.1.2. Plant breeding, seed production and biotechnology (biological sciences, agricultural sciences)

### **PLANT POLLEN AND ITS CHARACTERISTICS IN THE CHANGING CLIMATE CONDITIONS**

Tsatsenko Luidmila Vladimirovna  
Dr.Sci.Biol., professor,  
Chair of genetic, plant breeding and seeds  
[lvt-lemna@yandex.ru](mailto:lvt-lemna@yandex.ru)  
AuthorID: 94468

Kerimov Rahmet Vagifovich  
Master's student, Department of Genetics, Breeding and Seed Production  
[kerimovrahmet@yandex.ru](mailto:kerimovrahmet@yandex.ru)  
*Kuban State Agrarian University named after I.T. Trubilin, Krasnodar 350044, Kalinina 13, Russia*

The issues of the state of pollen grains in agricultural crops, its characteristics in a changing climate are considered. The questions about the criteria for the selection of heat-resistant wheat genotypes based on pollen analysis, the dependence of seed productivity in plants with a lack of pollen, as well as changes in the viability of pollen grains, which tends to decrease rapidly over time due to water evaporation, are analyzed. A debatable question is raised – what type of pollen grains and size will be adaptively stable in conditions of drought and temperature rise. The influence of an increase in the concentration of CO<sub>2</sub> in the atmosphere and heat stress on pollen productivity in wheat plants is discussed. Increased CO<sub>2</sub> levels and heat stress during meiosis reduce pollen viability, the number of spikelets and grain yield from the ear; however, increased tillering at elevated CO<sub>2</sub> levels helps to minimize crop losses. In connection with the development of breeding programs for the creation of hybrid wheat, the issue of considering the viability of pollen, methods of its determination, preparation of media has become relevant. Pollen viability assessment is an important tool for characterizing the physical, biochemical and biological status and the ability of pollen to form pollen tubes, penetrate into the stigma and lengthen inside the stigma until two male sperm are transferred inside the female gametophyte. To date, the question of a reliable method of staining wheat seeds *in vitro* remains controversial, as a reliable approach for determining the viability of pollen. The paper describes some terms in connection with new directions in the study of plant pollen.

определения жизнеспособности пыльцы. В работе приводится характеристика некоторых терминов в связи с новыми направлениями в изучении пыльцы растений

Ключевые слова: ПЫЛЬЦЕВАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ, РАЗМЕР ПЫЛЬЦЫ, СТРЕССОУСТОЙЧИВАЯ ПЫЛЬЦА, СТЕРИЛЬНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ, УСПЕШНОСТЬ ОПЫЛЕНИЯ

Keywords: POLLEN PRODUCTIVITY, POLLEN SIZE, STRESS-RESISTANT POLLEN, POLLEN STERILITY, POLLINATION SUCCESS

<http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-186-018>

Пыльцевое зерно является важной составной частью репродукционного процесса у высших растений. Исследование функциональных характеристик пыльцы, а именно фертильности, стерильности, жизнеспособности позволяет судить об успешности прохождения процесса оплодотворения и завязываемости семян. Морфологические характеристики: размер, форма, наличие или отсутствие борозд, характеристика поверхности пыльцевого зерна играют важную идентификационную роль. Исследования по пыльцевому анализу на важнейших сельскохозяйственных культурах показали о широком спектре информационных характеристик, которые дают представление о плодовитости гибридов, достаточности опыления, экологической адаптации генотипах (Цаценко Л.В., Логвинов А.В., 2021).

В задачу нашей работы входило обобщить имеющиеся данные о пыльцевом зерне за период с 2015 по 2022 гг, как одном из вариантах изменения стратегии селекционных работ в условиях меняющегося климата. Помимо базовой информации, внимание уделено появлению новых терминов и новой интерпретации уже имеющимся терминам и понятиям (таблица).

***Критерии отбора термоустойчивых генотипов пшеницы.*** Авторы работы Khan, I., Wu, J. and Sajjad, M. (2022) рассмотрели влияние теплового стресса во время закладки репродуктивной репродуктивной системы у пшеницы. В качестве критерия проявления чувствительности к

<http://ej.kubagro.ru/2023/02/pdf/18.pdf>

высокотемпературному стрессу рассматривался индекс жизнеспособности пыльцы. Известно, что репродуктивная стадия у злаков очень чувствительна к повышению на несколько градусов выше оптимальной температуры, что приводит к появлению стерильных пыльцевых зерен и снижает завязывание семян из-за бесплодия пыльцы (Impe, D., Ballesteros, D. and Nagel, M. (2022).

Пшеница (*Triticum aestivum* L.) является ведущей основной культурой, выращиваемой в 89 странах с наибольшей уборочной площадью (219 млн. га) и вторым по величине производством (760,9 млн. тонн) среди зерновых (ФАО, 2020, [www.fao.org](http://www.fao.org)). Урожайность зерна пшеницы зависит от завязывания семян, которое, в свою очередь, зависит от репродуктивного развития и успешного оплодотворения, как отмечает Jagadish, S.V.K. (2020). Тепловой стресс у пшеницы снижает жизнеспособность пыльцы, что приводит к плохому оплодотворению и завязыванию семян. Пшеница является термочувствительной культурой и восприимчива к высокой температуре во время вегетативной и репродуктивной стадий. Оптимальная температура для яровой пшеницы на стадиях цветения и налива зерна колеблется от 12 до 22°C. Тепловой стресс при температуре 30 °C или выше в течение трех дней подряд во время образования пыльцы значительно снижает завязывание зерна и урожайность пшеницы (Dhaka, A. et al. (2021). Деграция тканей тапетума из-за теплового стресса во время мейоза микроспор приводит к стерильности пыльцы. Во всех опубликованных работах сделан вывод, что тепловой стресс во время или непосредственно перед пыльцой вызывает стерильность пыльцы и влияет на завязывание семян пшеницы ( Santiago, J.P. and Sharkey, T.D. ,2019) Авторы работы сделали оригинальное исследование, задавших целью выявить генотипы пшеницы с высокой жизнеспособностью пыльцы при тепловом стрессе. Выбранная цель работы является необходимым

условием для выведения термоустойчивых сортов в условиях меняющегося климата и рассматривается как новая селекционная стратегия.

Для оценки влияния терминального теплового стресса на жизнеспособность пыльцы в группе генотипов яровой пшеницы, для постановки эксперимента было отобрано 200 сортов, были проведены полевые испытания в условиях нормального и теплового стресса в течение двух лет подряд (2020-2021 и 2021-2022). Дисперсионный анализ показал значительные различия в генотипах. Пятьдесят генотипов были классифицированы как термоустойчивые в первый и второй год исследований. Было обнаружено, что двенадцать генотипов, а именно, Chenab-70, Pari-73, Pak-81, MH-21, Punjab-76, NIFA-Aman, NUWYT-63, Swabi-1, Nisnan-21, Frontana, Amin-2000 и Pirsabak-2004, устойчивы к жаре по всему миру. Однако некоторые современные сорта пшеницы, выпущенные после 2001 года, такие как Джанбаз-09 (57%), Гази-2019 (57%) и Синдху-16 (43%), имели очень низкую жизнеспособность пыльцы в условиях теплового стресса. У части сортов тепловой стресс снижал жизнеспособность пыльцы в оба года исследований. Это снижение жизнеспособности пыльцы было вызвано тепловым стрессом на репродуктивной стадии, то есть на стадии цветения. Этот вывод подтверждается наблюдением Browne et al. (2021) о том, что жизнеспособность пыльцы и завязываемость семян пшеницы значительно снижаются при высоких температурах, т.е. 30 ° C, на стадии цветения. Аналогичным образом, Jagadish, S.V.K. (2020). сообщил, что генотипы пшеницы, которые цвели днем при тепловом стрессе, давали примерно на 16% меньшее количество семян по сравнению с теми, которые цвели утром; Kumar I. и др.(2015) сообщили о снижении жизнеспособности пыльцы на 35% при температуре 30 ° C у пшеницы.

В настоящем исследовании многие генотипы имели высокую жизнеспособность пыльцы в нормальных условиях и низкую

жизнеспособность пыльцы в условиях стресса в оба года. Проведенный эксперимент можно рассматриваться как необходимый этап в селекционных программах по созданию сортов пшеницы устойчивых к повышению температуры.

***Влияние увеличение концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере и тепловой стресс на пыльцевую продуктивность.*** Периоды высокой температуры и ожидаемое увеличение концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере в результате глобального изменения климата являются основными угрозами для производства пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Для создания сортов пшеницы, устойчивых к высоким температурам (жароустойчивых сортов), требует на сегодняшний день лучшего понимания воздействия высокой температуры и повышенного содержания CO<sub>2</sub> на рост и развитие растений. В исследовании Bokshi Anowarul I., and et.all (2021). изучалось совместное влияние теплового стресса и концентрации CO<sub>2</sub> на жизнеспособность пыльцы и ее связь с формированием зерна и урожайностью пшеницы в тепличных условиях. Девятнадцать генотипов пшеницы и нынешний сорт, Suntop, подвергались тепловому стрессу. Повышенный уровень CO<sub>2</sub> и тепловой стресс при прохождении мейозе снижали жизнеспособность пыльцы, количество колосков и урожай зерна с колоса; однако усиленное куцение при повышенном уровне CO<sub>2</sub> помогло свести к минимуму потери урожая.

***Размер пыльцы и качество опыления.*** Ejsmond M.J. et al. (2011) рассматриваются вопросы зависимости семенной продуктивности у растений с нехваткой пыльцы, а также изменение жизнеспособности пыльцевых зерен, которая имеет тенденцию быстро снижаться со временем из-за испарения воды. Любое уменьшение отношения поверхности к объему за счет увеличения размера или изменения формы пыльцевого зерна снижает скорость потери воды. Было установлено, что размер зерна зависит от количества зерен, которые может производить

растение. Обсуждается гипотеза о том, что при более высоком стрессе как высушивание – пыльцевые зерна становятся крупнее и более сферическими. Авторы проанализировали данные о морфологии пыльцы восьми видов Rosaceae и интенсивности высушивания в зависимости от температуры и потенциального испарения. Чтобы объяснить механизмы, лежащие в основе полученных результатов, Ejsmond M. J. и др. 2011, представили модель, которая оптимизирует размер и форму пыльцевых зерен в различных условиях. Показано, что пыльцевые зерна, подвергающиеся более интенсивному иссушающему стрессу в периоды цветения, как правило, становятся крупнее, но не меняют форму. Например, если зерно было округлой формы, оно таким и остается, а не становится вытянутым, в виде эллипса.

Было установлено, что содержание воды в сформированном пыльцевом зерне может составлять 5-50% от массы зерна в зависимости от вида растения. Более высокое содержание воды обычно соответствует более высокой скорости прорастания пыльцевого зерна на рыльце пестика и меньшей устойчивости к высушиванию во время опыления. Жизнеспособность частично обезвоженной пыльцы, в отличие от пыльцы с естественным низким содержанием воды, обычно быстро снижается с потерей воды. Разумно предположить, что размер и форма пыльцевого зерна могут влиять на время его высушивания и, как следствие, на вероятность успешного опыления в конкретных условиях окружающей среды.

На основе теоретической модели авторы пришли к выводу, что для продуктивного опыления в условиях меняющегося климата с повышением температуры, шансы есть у растений с оптимальными размерами и формой пыльцевых зерен. Необходимы дальнейшие исследования, чтобы определить, может ли знание размера пыльцевых зерен значительно улучшить наши прогнозы относительно воздействия изменения климата на

продуктивность агрокультур и вести отбор генотипов с заданными характеристиками пыльцевых зерен.

***Гибридная пшеница и жизнеспособность пыльцы.*** Оценка жизнеспособности пыльцы представляет собой важный инструмент для характеристики физического, биохимического и биологического статуса и способности пыльцы образовывать пыльцевые трубки, проникать в рыльце и удлиняться внутри стигмы до тех пор, пока внутри женского гаметофита не будут перенесены два мужских спермия. На сегодняшний день спорным остается вопрос о надежном способе окрашивания семян пшеницы *in vitro*, как надежный подход для определения жизнеспособности пыльцы.

Пшеница (*Triticum aestivum* L.) является аллогексаплоидным ( $2n = 6x = 42$ , AABBDD), самоопыляющимся видом, адаптированным к широкому спектру сред с умеренным климатом. Ежегодно производится около 770 миллионов тонн семян пшеницы для питания человека и сельскохозяйственных целей (<http://www.fao.org/faostat/en/>). Несмотря на то, что до 1990-х годов наблюдался значительный рост урожайности пшеницы в мире, в последние годы около 38,8% площадей мирового производства пшеницы столкнулись со стагнацией урожайности. По мнению Impe, D. et al. (2020) гибридная селекция пшеницы обещает увеличение урожайности и стабильности зерна за счет распознавания гетерозиготного паттерна. Среди других факторов, успешное выведение гибридов пшеницы зависит от гаплоидного мужского гаметофита, который выпадает после завершения второго митоза пыльцы. Зрелая трехклеточная пыльца пшеницы имеет относительно высокое содержание влаги и, как известно, недолговечна. Поэтому опыление необходимо в течение 30-40 минут после осыпания пыльцы для получения успешных семян.

В работе Imre, D. et al. (2020) предлагается использовать термин «жизнеспособность пыльцы» как обобщающий термин, описывающий способность пыльцы жить, расти, прорасти или развиваться.

Вопрос оценки жизнеспособности п.з. был изучен в ходе полномасштабного эксперимента на 19 линиях пшеницы, 25 линиях ржи, 11 линиях ячменя и 4 линиях кукурузы, корреляции отсутствовали, и всхожесть *in vitro* была ниже для пыльцы ржи ( $11,7 \pm 8,5\%$ ), ячменя ( $6,8 \pm 4,3\%$ ) и кукурузы ( $2,1 \pm 1,8\%$ ). по сравнению с пшеницей.

Наибольший акцент был сделан на пыльце пшеницы, как селекционной стратегии по созданию гибридных форм. Пшеница известна своей недолговечной, неподатливой пыльцой, которую пока невозможно сохранить.

В репродуктивной стадии цветковых растений, в том числе и пшеницы, сахара транспортируются в пыльники для поддержки нормального развития микроспор, образование интина, накопление крахмала и созревание пыльцы, прорастание пыльцы и рост пыльцевой трубки (Liu, S. et al. (2021).

Чтобы разработать эффективный подход к хранению, в настоящем исследовании оценили жизнеспособность свежей и хранимой пыльцы пшеницы с использованием 157 различных твердых и жидких сред и определили твердую среду на основе раффинозы как наиболее подходящую. Хотя раффиноза не является основным растворимым сахаром в пыльце, инвертазы пшеницы обладают более высоким сродством к расщеплению раффинозы по сравнению с сахарозой. Высокая всхожесть и была достигнута при прорастании пыльцы *In vitro* на смесях с раффинозой. Спорным остается еще вопрос, поскольку не ясным, в какой степени пыльца, классифицированная как жизнеспособная, способна прорасти и расти на рыльце пестика.

### ***Влияние засухи на взаимодействие растений и опылителей***

Текущие прогнозы предполагают, что в зонах с умеренным климатом изменение климата увеличит частоту экстремальных явлений, таких как летние засухи, что приведет к дефициту водных ресурсов для экосистем. Растения будут чаще испытывать нехватку воды весной и летом. Воздействие засухи на растения в этих системах изучалось преимущественно на видах сельскохозяйственных культур, опыляемых ветром, с упором на вегетативный рост или урожайность. Хотя большинство цветковых растений (87% всех покрытосеменных) опыляются насекомыми, влияние засухи на взаимодействие растения и опылителя изучено недостаточно хорошо в том числе. Однако фазы опыления и размножения растений очень чувствительны к этому абиотическому стрессу. Авторы работы Descamps, Charlotte ; Quinet, Muriel ; Jacquemart, Anne-Laure ( 2021) указали на проблему поиска новых стратегий селекционной работы по установлению зависимости эффекта разбавления(т.е. привлекательности вида для насекомых) на фоне других конкурирующих растений как культурных, так и дикорастущих. И в этот случае продуктивность пыльцы играет одну из ключевых ролей.

Таблица

Термин	Понятие	Автор
остановки развития пыльцы		Pacini, E. and Dolferus, R. (2019)
устойчивости к высыханию (УВ)	Способность сохранять жизнеспособность п.з. при повышенных температурах воздуха	
ортодоксальная пыльца	– Устойчивость к высыханию; [H <sub>2</sub> O] Рассеивание пыльцы до 30%; – размер 30-100 мкм; – 1-6 борозд и пор; – может встречаться часто у водных растений; –ортодоксальная пыльца чаще всего рассеивается в виде двухклеточной пыльцы в обезвоженном состоянии,	
Непокорная пыльца	–чувствительная к высыханию; –[H <sub>2</sub> O] рассеивание пыльцы больше	

	30%; –размер 15-30/70-150 мкм; –(0-12) и больше пор; –нет борозд; –непокорная пыльца имеет более высокое содержание воды и часто завершает оба митотических деления, т.е. трехклеточная	
состоянием покоя пыльцы	состояние, при котором приостанавливаются как первичный метаболизм, так и развитие, в то время как в случае покоя приостанавливается только первичный метаболизм.	
контроль прорастания пыльцы	Количество проросших п.з. на момент анализа	
Спелые пыльцевые зерна	могут быть крахмалистыми или бескрахмалистыми, но всегда существует различная пропорция растворимых и нерастворимых цитоплазматических углеводов в них	
стрессоустойчивой пыльцы	Способность пыльцевых зерен сохранять жизнеспособность при меняющихся условиях среды	
бесплодная пыльца	Пыльца, не способная к оплодотворению	Impe, D., Ballesteros, D. and Nagel, M. (2022)
индекс теплочувствительности,	характеристика, основанная на жизнеспособности пыльцы.	
Гетерогенность пыльцевых зерен	Пыльцевые зерна различные по размеру, диаметру п.з.	Демулин Я. Н., Рубанова О. А., 2021
Неоднородные п.з.	П.з. различные по размеру (микро- и макро), а также неоднородные по окраске	
Достаточность опыления	Достаточное количество качественных, фертильных п.з.	Круглова Н. Н., 2020
Фертильное п.з.	Зрелое трехклеточное п.з., способное к оплодотворению	
Стерильное п.з.	Зрелое трехклеточное п.з., не способное к оплодотворению	
Дефективность пыльцы	Аномальные п.з., которые отличаются от нормальных п.з. величиной, формой, степенью окрашиваемости (слабо-окрашенные, частично-окрашенные, неокрашенные)	

\* п.з. – пыльцевое зерно

По данным исследований Jagadish, S.V.K. (2020). Чувствительность репродуктивных органов у сельскохозяйственных растений неодинакова,

во многом это определяется генотипов культуры, сорта, гибрида или даже гибридной комбинации (рисунок).

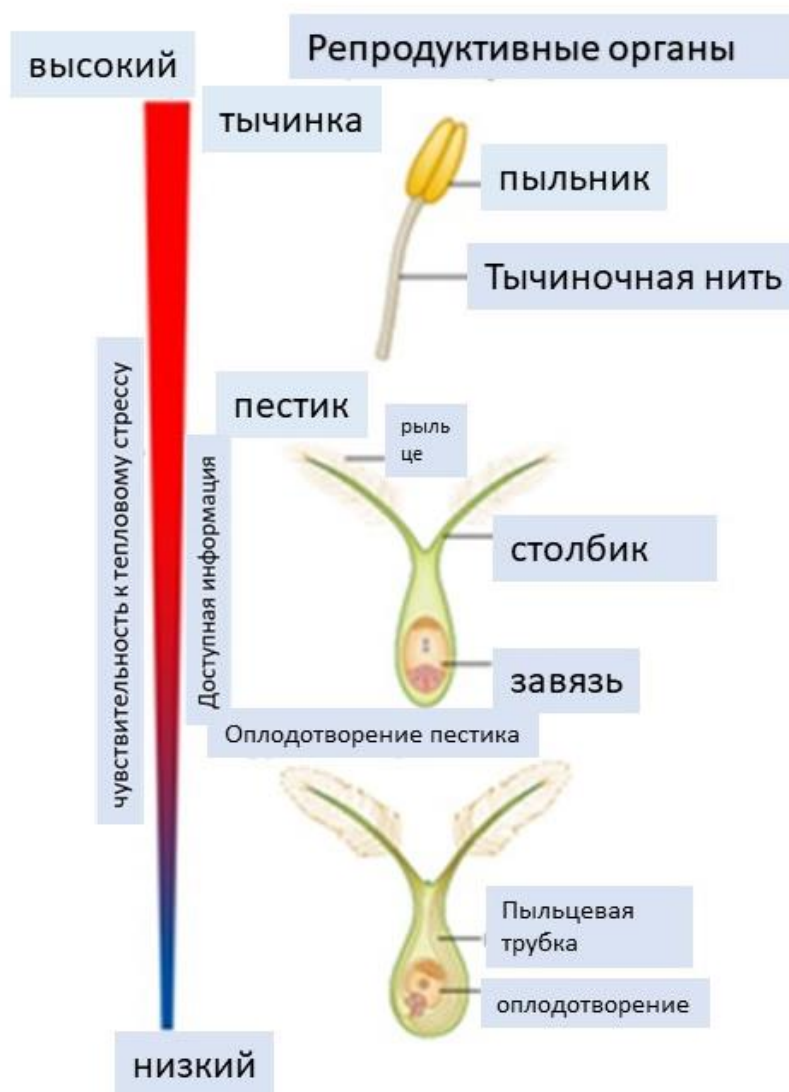


рисунок по Jagadish, S.V.K. (2020).

Рисунок – Чувствительность репродуктивных органов к тепловому стрессу во время цветения и их соответствующий вклад в завязывание семян. Полоса слева от изображений репродуктивных органов дает обзор чувствительности репродуктивных органов: пыльник и пыльца являются наиболее чувствительными, обозначены темно-красным; оплодотворение и эмбриогенез наименее чувствительны, обозначены синим, а пестик умеренно чувствителен к тепловой стресс во время цветения. Опубликованная

литература об уровне чувствительности к тепловому стрессу представлена шириной полосы, в которой больше всего информации о пыльце и меньше всего об оплодотворении и эмбриогенезе. По данным исследований, Jagadish, S.V.K. (2020).

### **Жизнеспособность пыльцы в условиях меняющегося климата.**

Считается, что для выживания в неблагоприятной атмосфере пыльцевые зерна переходят в состояние полной или частичной остановки развития (ОР). ОР в пыльце тесно связан с приобретением устойчивости к высыханию (УВ), чтобы продлить жизнеспособность пыльцы во время ее полета в воздухе при опылении, но появление ОР в пыльце зависит как от вида, так и от условий окружающей среды на момент ее рассеивания в воздухе. Известно, что такие факторы, как жара, засуха, холод, влажность, оказывают влияние на производство и жизнеспособность пыльцы. Изменение климата также представляет серьезную угрозу репродуктивному поведению растений и урожайности сельскохозяйственных культур. В обзоре Pacini, E. и Dolferus, R. (2019) проводится анализ остановки развития пыльцы, как контролируются это явление, и как окружающая среда влияет на них. Акцент сделан на том, что известно, и на тех областях, где требуется более глубокое понимание.

Известно, что после попадания на рыльце пыльца выбрасывает пыльцевую трубку, которая растет к женской гамете внутри яйцеклетки, где происходит оплодотворение. В период цветения пыльцевые зерна некоторых растений переходят в метаболически “неактивное состояние”, чтобы поддерживать выживание во время распыления пыльцы. При приобретении остановки развития пыльцевые зерна теряют воду и достигают состояния полной или частичной устойчивости к высыханию (УВ) – в зависимости от условий окружающей среды. Существует высокая степень морфологического и физиологического разнообразия пыльцы растений во время рассеивания. Пыльца растений может быть классифицирована как непокорная или ортодоксальная в зависимости от

содержания воды при рассеивании пыльцы (таблица ; Franchi et al., 2011). Остановка развития пыльцы встречается у растений, продуцирующих как ортодоксальную, так и непокорную пыльцу. Два типа пыльцы отличаются процентным содержанием клеточной воды, накоплением биохимических компонентов и морфологией пыльцы во время рассеивания. Жизнеспособность обоих типов пыльцы зависит от степени обезвоживания и уровня устойчивости к высыханию и на это сильно влияют условия окружающей среды, такие как температура и влажность. Некоторые самоопыляющиеся растения производят непокорные пыльцевые зерна, которые обычно рассеиваются на стадии высокой гидратации, которые не относятся к группе растений с остановкой развития и их сама пыльца очень недолговечны (например, рис и пшеница). Однако частичное обезвоживание непокорной пыльцы может произойти, когда материнское растение испытывает недостаток воды и это может дополнительно повлиять на жизнеспособность пыльцы и репродуктивный успех (Turner, 1993; Vots и Mariani, 2005; Franchi и др., 2011; Firon и др., 2012). Мы мало знаем о генетическом контроле остановки развития пыльцы у растений, продуцирующих ортодоксальную пыльцу, и мы также не знаем, обладают ли растения, продуцирующие непокорную пыльцу, способностью высыхать и переходить в состояние остановки развития пыльцы, чтобы продлить срок службы пыльцы.

Высыхание пыльцы и жизнеспособность пыльцы. Абиотические стрессы влияют на развитие пыльцы на всех этапах. Одной из стадий высокой чувствительности является стадия молодых микроспор, когда несколько абиотических стрессов вызывают дисфункцию тапетума и преждевременное прерывание развития пыльцы. Это, в частности, влияет на самоопыляющиеся виды, включая важные однодольные и двудольные виды культур. Стрессовые условия могут вызывать асинхронность позже во время развития, влияя на количество жизнеспособной пыльцы.

Из-за их небольшого размера и количества клеток водный гомеостаз пыльцевых зерен очень легко поддается влиянию окружающей среды. Это может действовать в двух направлениях. Высокая влажность может привести к регидратации высушенной пыльцы, что приведет к снижению долговечности. Или засуха, высокие или низкие температуры могут вызвать дальнейшее обезвоживание гидратированных или частично обезвоженных пыльцевых зерен, в результате чего они в конечном итоге достигают остановки развития и улучшают жизнеспособность. Эта особенность может обеспечить пыльце адаптивное преимущество, поскольку жизнеспособность пыльцы и опыление могут быть отложены на некоторое время позже, когда погодные условия улучшатся.

Таким образом, авторы работы Pacini, E. and Dolferus, R. (2019) подчеркивают, что одним из важных аспектов, который требует более детального изучения, является генетическая связь между спорофитом и гаметофитом: передается ли генетическая изменчивость устойчивости спорофита к абиотическому стрессу (засуха, жара, холод) на гаметофит и способствует ли это более эффективной реакции остановки развития (ОР) и устойчивостью к высыханию (УВ) и лучшей жизнеспособности пыльцы?

Спектр сформированных вопросов и ответы на эти вопросы может привести к выработке новых селекционных стратегий в селекции засухоустойчивых и повышению продуктивности культурных растений в изменяющихся климатических условиях.

#### **ЛИТЕРАТУРА**

1. Демури́н Я. Н. Пыльцевой анализ растений различных генотипов подсолнечника // Я. Н. Демури́н, О. А. Рубанова // Масличные культуры. – 2021. – №. 2 (186). – С. 10-17.
2. Круглова Н. Н. Оценка качества пыльцевых зерен цветковых растений (обзор) / Н.Н. Круглова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2020. – №. 135. – С. 50-56.
3. Цаценко Л.В. Пыльцевой анализ растений в селекционной практике / Л.В. Цаценко, А.В Логвинов / Краснодар, Просвещение-юг, 2021. – 101 с. ISBN 978-5-93491-

887-4.

4. Bokshi A.I. Impact of elevated CO<sub>2</sub> and heat stress on wheat pollen viability and grain production/ A.I. Bokshi and et al. // *Functional Plant Biology*, 2021. –N 48(5), –P. 503-511. <https://doi.org/10.1071/FP20187>.

5. Chaturvedi P. Heat stress response mechanisms in pollen development/ P. Chaturvedi and et al.// *New Phytologist* – 2021.–N231(2). – P. 571–585. <https://doi.org/10.1111/nph.17380>.

6. Descamps C. The effects of drought on plant–pollinator interactions: What to expect? / C. Descamps, M. Quinet and, A.-L. Jacquemart // *Environmental and Experimental Botany*.–2021.– N182. –P. 104297-104301. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104297>.

7. Dhakal A. Effect of abiotic stress in wheat: a review/ A. Dhakal and et al.// *Reviews in Food and Agriculture*.– 2021.–N 2(2).–P 69–72. <https://doi.org/10.26480/rfna.02.2021.69.72>.

8. Dwivedi S.K. Heat stress induced impairment of starch mobilisation regulates pollen viability and grain yield in wheat: Study in Eastern Indo-Gangetic Plains / S.K. Dwivedi and et al. // *Field Crops Research*.– 2017.–N 206.–P. 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.03.006>.

9. Ejsmond M.J. Does climate affect pollen morphology? Optimal size and shape of pollen grains under various desiccation intensity / M.J. Ejsmond and et al.// *Ecosphere*. – 2011.–N 2(10)/ – P. 117–128. <https://doi.org/10.1890/ES11-00147.1>.

10. Impe D. Assessment of Pollen Viability for Wheat / D. Impe and et al. // *Frontiers in Plant Science*. –2022. – N 10. –P. 1588-1598. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01588>.

11. Impe, D. Impact of drying and cooling rate on the survival of the desiccation-sensitive wheat pollen / D. Impe, D. Ballesteros, M. Nagel // *Plant Cell Reports*.– 2022.– N 41(2).–P. 447–461. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02819-w>.

12. Jagadish S.V.K. Heat stress during flowering in cereals – effects and adaptation strategies / S.V.K. Jagadish // *New Phytologist*. – 2020 . –N 226(6).–P. 1567–1572. <https://doi.org/10.1111/nph.16429>.

13. Khan I. Pollen viability-based heat susceptibility index (HSI<sub>pv</sub>): A useful selection criterion for heat-tolerant genotypes in wheat / I. Khan, J. Wu and M. Sajjad// *Frontiers in Plant Science*. – 2022.–N13.–P. 1064569. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1064569>.

14. Kumar N. Impact of terminal heat stress on pollen viability and yield attributes of rice (*Oryza sativa* L.) / N. Kumar and et al. // *Cereal Research Communications*–2015– N 43(4)–P. 616–626. <https://doi.org/10.1556/0806.43.2015.023>.

15. Liu S. The essential roles of sugar metabolism for pollen development and male fertility in plants/ S.Liu and et al. // *The Crop Journal*. –2019.– N 9(6). - P. 1223–1236. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.08.003>.

16. Pacini E. Pollen developmental arrest: maintaining pollen fertility in a world with a changing climate/ E. Pacini, R. Dolferus // *Frontiers in Plant Science*. –2019.–N 10. – P. 679-683. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00679>.

17. Santiago, J.P. Pollen development at high temperature and role of carbon and nitrogen metabolites/ J.P. Santiago and T.D. Sharkey// *Plant, Cell & Environment*.–2019.–N 42(10).–P. 2759–2775. <https://doi.org/10.1111/pce.13576>.

## REFERENCES

1. Demurin YA. N. Pyl'cevoj analiz rastenij razlichnyh genotipov podsolnechnika // YA. N. Demurin, O. A. Rubanova // *Maslichnye kul'tury*. – 2021. – №. 2 (186). – S. 10-17.

2. Kruglova N. N. Ocenka kachestva pyl'cevyh zeren cvetkovykh rastenij (obzor) / N.N. Kruglova // *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*. – 2020. – №. 135. – S. 50-56.

3. Tsatsenko L.V. Pyl'cevoj analiz rastenij v selekcionnoj praktike / L.V. Tsatsenko, A.V. Logvinov // *Krasnodar, Prosveshchenie-yug*, 2021. – 101 s. ISBN 978-5-93491-887-4.

4. Bokshi A.I. Impact of elevated CO<sub>2</sub> and heat stress on wheat pollen viability and grain production/ A.I. Bokshi and et al. // *Functional Plant Biology*, 2021. –N 48(5), –P. 503-511. <https://doi.org/10.1071/FP20187>.

5. Chaturvedi P. Heat stress response mechanisms in pollen development/ P. Chaturvedi and et al. // *New Phytologist* – 2021.–N231(2). – P. 571–585. <https://doi.org/10.1111/nph.17380>.

6. Descamps C. The effects of drought on plant–pollinator interactions: What to expect? / C. Descamps, M. Quinet and, A.-L. Jacquemart // *Environmental and Experimental Botany*.–2021.– N182. –P. 104297-104301. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104297>.

7. Dhakal A. Effect of abiotic stress in wheat: a review/ A. Dhakal and et al. // *Reviews in Food and Agriculture*.– 2021.–N 2(2).–P 69–72. <https://doi.org/10.26480/rfna.02.2021.69.72>.

8. Dwivedi S.K. Heat stress induced impairment of starch mobilisation regulates pollen viability and grain yield in wheat: Study in Eastern Indo-Gangetic Plains / S.K. Dwivedi and et al. // *Field Crops Research*.– 2017.–N 206.–P. 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.03.006>.

9. Ejsmond M.J. Does climate affect pollen morphology? Optimal size and shape of pollen grains under various desiccation intensity / M.J. Ejsmond and et al. // *Ecosphere*. – 2011.–N 2(10)/ – P. 117–128. <https://doi.org/10.1890/ES11-00147.1>.

10. Impe D. Assessment of Pollen Viability for Wheat / D. Impe and et al. // *Frontiers in Plant Science*. –2022. – N 10. –P. 1588-1598. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01588>.

11. Impe, D. Impact of drying and cooling rate on the survival of the desiccation-sensitive wheat pollen / D. Impe, D. Ballesteros, M. Nagel // *Plant Cell Reports*.– 2022.– N 41(2).–P. 447–461. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02819-w>.

12. Jagadish S.V.K. Heat stress during flowering in cereals – effects and adaptation strategies / S.V.K. Jagadish // *New Phytologist*. – 2020 . –N 226(6).–P. 1567–1572. <https://doi.org/10.1111/nph.16429>.

13. Khan I. Pollen viability-based heat susceptibility index (HSI<sub>pv</sub>): A useful selection criterion for heat-tolerant genotypes in wheat / I. Khan, J. Wu and M. Sajjad // *Frontiers in Plant Science*. – 2022.–N13.–P. 1064569. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1064569>.

14. Kumar N. Impact of terminal heat stress on pollen viability and yield attributes of rice (*Oryza sativa* L.) / N. Kumar and et al. // *Cereal Research Communications*–2015– N 43(4)–P. 616–626. <https://doi.org/10.1556/0806.43.2015.023>.

15. Liu S. The essential roles of sugar metabolism for pollen development and male fertility in plants/ S.Liu and et al. // *The Crop Journal*. –2019.– N 9(6).- P. 1223–1236. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.08.003>.

16. Pacini E. Pollen developmental arrest: maintaining pollen fertility in a world with a changing climate/ E. Pacini, R. Dolferus // *Frontiers in Plant Science*. –2019.–N 10. – P. 679-683. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00679>.

17. Santiago, J.P. Pollen development at high temperature and role of carbon and nitrogen metabolites/ J.P. Santiago and T.D. Sharkey // *Plant, Cell & Environment*.–2019.–N 42(10).–P. 2759–2775. <https://doi.org/10.1111/pce.13576>.