

# СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК 581.331:58.084:633.494

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-190-203



## Сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых образцов топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) из коллекции ВИР, различающихся завязываемостью семян

О. Н. Воронова<sup>1</sup>, А. А. Бабро<sup>1</sup>, А. В. Любченко<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Майкопская опытная станция – филиал ВИР, Майкоп, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ольга Николаевна Воронова, o\_voronova@binran.ru

**Актуальность.** Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.) – сельскохозяйственная культура с преимущественно вегетативным размножением и угнетением полового процесса, что затрудняет селекционную работу с ним и приводит к сложностям в получении межвидовых гибридов при использовании в селекции подсолнечника. Актуально подробное изучение причин отсутствия семенного размножения.

**Материалы и методы.** Исследовались образцы коллекции ВИР, сохраняемые на Майкопской опытной станции – филиале ВИР: ‘Торіанка’ (к-70), ‘М-24-29’ (к-90), ‘2М-22-29’ (к-119), Скатовский (к-123), ‘Киевский красный’ (к-170). Соцветия для эмбриологического анализа зафиксированы в фазе цветения. Материал обработан для получения постоянных препаратов для световой микроскопии в лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН.

**Результаты.** Цитоморфологический анализ мужского гаметофита – пыльцевого зерна (ПЗ), стенки пыльника, а также исследование развития семязачатка и в нем женского гаметофита – зародышевого мешка (ЗМ) показали, что от 51 до 95% образующихся ПЗ и от 23,1 до 66,6% ЗМ сформировано нормально. Аномалии развития чаще отмечались в женских репродуктивных структурах, но и они не являются решающим фактором плохой завязываемости семян. Так, для сорта ‘Киевский красный’ отмечается наибольшее количество аномальных генеративных структур, а для сорта ‘Торіанка’ – наименьшее, но у обоих почти не образуются семена. Больше всего семян (от 207 до 1164 шт.) завязывалось у сорта ‘2М-22-29’, который характеризуется средними показателями в мужской (фертильных ПЗ 81%) и в женской сфере (жизнеспособных ЗМ – 59,4%). Невозможность опыления вследствие самонесовместимости (была отмечена для сорта ‘Торіанка’), которая приводит к старению и деструкции нормально сформированных ЗМ, также уменьшает семенную продуктивность.

**Заключение.** Для успешного завязывания семян необходимо сочетание ряда факторов – отсутствия отклонений в развитии генеративных структур и наличия перекрестного опыления и правильного (совместимого) опылителя.

**Ключевые слова:** мужской и женский гаметофит, фертильность пыльцы, аномалии развития генеративных структур

**Благодарности:** работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме АААА-А18-118051590112-8 «Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации», а также в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) № FGEM-2022-0004 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда вегетативно размножаемых культур и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

**Для цитирования:** Воронова О.Н., Бабро А.А., Любченко А.В. Сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых образцов топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) из коллекции ВИР, различающихся завязываемостью семян. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):190-203. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-190-203

## SYSTEMATICS, PHYLOGENY AND GEOGRAPHY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-190-203

### Comparative embryological study of some Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions with different seed-setting ability from the VIR collection

Olga N. Voronova<sup>1</sup>, Anastasia A. Babro<sup>1</sup>, Alexandr V. Lyubchenko<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup>N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Maikop Experiment Station of VIR, Maikop, Russia

**Corresponding author:** Olga N. Voronova, o\_voronova@binran.ru

**Background.** Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) is a valuable agricultural plant, characterized by mostly vegetative propagation and depression of sexual process. This feature notably impedes breeding improvement of both Jerusalem artichoke and its hybrids with sunflower. That is why a detailed investigation of possible reasons for the failure of seed setting is very important for this crop.

**Materials and methods.** Jerusalem artichoke accessions from the VIR collection: cvs. 'Topianka' (k-70), 'M-24-29' (k-90), '2M-22-29' (k-119), Skatovsky (k-123), and 'Kievsky krasny' (k-170), grown at Maikop Experiment Station of VIR, were examined. The material for embryological analysis was fixed at the stage of anthesis, processed, and analyzed at the Embryology and Reproductive Biology Lab of the Komarov Botanical Institute.

**Results.** A cytomorphological analysis of pollen grains and examination of anther walls and ovules with embryo sacs showed that from 51 to 95% of the pollen grains and from 23.1% to 66.6% of the embryo sacs were formed normally. Abnormalities in female reproductive structures appeared more frequently but they did not determine the poor seed setting. Among the studied accessions, both cvs. 'Kievsky krasny', with the greatest number of abnormalities in male and female reproductive structures, and 'Topianka', with the smallest number, produced almost no seeds. The greatest number of seeds (from 207 to 1164) were set in '2M-22-29', with the medium amount of normal generative structures, both male (pollen fertility was 81%) and female ones (59,4% of viable embryo sacs). Self-incompatibility observed in cv. 'Topianka' could cause the pollination failure, destruction of normal embryo sacs, and seed production decrease.

**Conclusion.** Thus, a combination of several factors (absence of developmental abnormalities in generative structures, crosspollination, and a compatible pollinizer) is necessary for successful seed setting in Jerusalem artichoke.

**Keywords:** male and female gametophytes, pollen fertility, developmental abnormalities in generative structures

**Acknowledgements:** the work was carried out within the framework of the state task of the Komarov Botanical Institute of the RAS, No. AAAA-A18-118051590112-8 "Polyvariance of morphogenetic programs for the development of plant reproductive structures, natural and artificial models for their implementation", as well as within the framework of the state task of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), No. FGEM-2022-0004 "Improvement of approaches and methods for *ex situ* conservation of the identified gene pools of vegetatively propagated crops and their wild relatives, development of technologies for their effective use in breeding".

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

**For citation:** Voronova O.N., Babro A.A., Lyubchenko A.V. Comparative embryological study of some Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions with different seed-setting ability from the VIR collection. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):190-203. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-190-203

## Введение

Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.) – ценная сельскохозяйственная культура, интерес к которой в нашей стране не ослабевает на протяжении многих лет. Особенно популярна она была в 1940–1970 гг., и целый ряд авторов исследовал разные аспекты ее биологии (Shchibrya, 1941; Dzubenko, 1965; Tatintseva, 1971; Pasko, 1972; Belyaeva, 1975; etc.). Позднее интерес к этой культуре сильно уменьшился, но не угас – продолжались комплексные исследования и создавались новые сорта (Pasko, 1989, Breton et al., 2017). В последние десятилетие наблюдается устойчивое возрастание интереса к этой культуре. Топинамбур рассматривается не только как пищевое и кормовое растение, но и как источник инулина и ряда ценных витаминов и микроэлементов – суперфуд, как лечебное, техническое растение, в том числе для производства биотоплива, и даже как биологическая защита от некоторых инвазивных видов (Matei et al., 2020; Wang et al., 2020; Shen et al., 2021; etc.). Его выращивают и изучают в разных регионах нашей страны (Zelenkov, 2017; Smekalova et al., 2018; Anushkevich et al., 2019; etc.) и за рубежом (Denisow et al., 2019; Abdalla et al., 2021; Sawicka et al., 2021; etc.).

С точки зрения эмбриологии и репродуктивной биологии топинамбур, по сравнению с другими многолетними подсолнечниками, был изучен более или менее подробно. Для него были описаны последовательные этапы цветения, процесс формирования пыльника, семязачатка, микроспорогенез и развитие пыльцевых зерен, макроспорогенез и развитие зародышевого мешка, а также образование семян (Dzubenko, 1965; Tatintseva, 1971; Belyaeva, 1975; Pasko, 1989). К сожалению, большинство этих работ были сделаны почти полвека назад и сопровождалась преимущественно рисунками и словесными описаниями, зачастую с устаревшей терминологией.

Для топинамбура, так же как и для ряда других многолетних видов подсолнечника, отмечается преимущественно вегетативное размножение и угнетение полового процесса, что выражается в образовании небольшого количества семян или даже в практическом их отсутствии (Dzubenko, 1965; Tatintseva, 1971; Pasko, 1989; Denisow et al., 2019). Н. М. Пасько (Pasko, 1989), проводя опыты на коллекции сортов топинамбура, отмечал, что выход семян на корзинку у растений составил в среднем 7,2 штук (максимально – 37,8), а более 50% всех сортов имеют от 0,0 до 3,7 семян на корзинку. В то же время было отмечено, что межвидовые и внутривидовые скрещивания в некоторых комбинациях происходят более успешно, иногда в прямой комбинации семена образуются, а в обратной нет.

Пониженное образование семян существенно затрудняет селекционную работу не только с топинамбуром: оно приводит к сложностям в получении межвидовых гибридов с культурным подсолнечником и использовании потенциала топинамбура в селекции подсолнечника в качестве источника полезных свойств (Breton et al., 2017).

Надо отметить, что структурные особенности и возможные механизмы, приводящие к плохой завязываемости семян у многолетних видов *Helianthus*, в том числе и топинамбура, до сих пор мало изучены. В основном авторы отмечают нарушения в развитии пыльцевых зерен (Dzubenko, 1965; Tatintseva, 1971; Belyaeva, 1975; Pasko, 1989) и некоторые отклонения в развитии женской репродуктивной сферы (Dzubenko, 1965; Belyaeva, 1975; Pasko, 1989). Поэтому подробное исследование возмож-

ных причин почти полного отсутствия семенного размножения у топинамбура остается актуальным с точки зрения как теоретического, так и практического изучения этой культуры. В связи с этим и было предпринято настоящее исследование, основной целью которого стало выявление причин пониженной завязываемости семян у топинамбура.

## Материалы и методы

В качестве объектов исследования были взяты образцы топинамбура из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), сохраняемой на полях Майкопской опытной станции – филиале ВИР (МОС ВИР) (Lebedeva et al., 2019).

Исследование проводилось на пяти коллекционных образцах:

1) к-70, 'Торпанка', Германия (среднеспелый, сорт), оригинатор – G. A. Küppers-Sonnenberg (Müden/Oertze, BRD);

2) к-90, 'М-24-29', Россия (среднеспелый, сорт от скрещивания Майкопский 33-650 × Венгерский, оригинатор – МОС ВИР;

3) к-119, '2М-22-29', Россия (позднеспелый, сорт от скрещивания Венгерский × Находка), оригинатор – МОС ВИР;

4) к-123, Скатовский, Россия (раннеспелый сорт), оригинатор – А. В. Холодков, с. Скатовка, Саратовская обл.;

5) к-170, 'Киевский красный', Украина (позднеспелый сорт), оригинатор – НИИ физиологии растений, г. Киев.

Исследование охватывает периоды с 2018 по 2021 г. Топинамбур выращивался как однолетняя культура – клубни перезимовывают в поле, а весной следующего года высаживаются на новый участок. Сравнительную оценку семенной продуктивности производили на растениях, находившихся в одинаковых почвенно-климатических условиях при их свободном опылении. Каждый образец в питомнике имел однорядковую делянку 3,92 м<sup>2</sup> с размещением на ней восьми гнезд по схеме 0,7 × 0,7 м. Глубина посадки – 8–10 см. После появления массовых всходов провели междурядную культивацию. После прополки осуществили подкормку аммиачной селитрой (250 кг/га) с последующей культивацией. Дорожки между ярусами были продискованы.

Погодные условия в 2018–2021 гг. были среднестатистическими. Показателем увлажнения в течение вегетационного сезона служит гидротермический коэффициент (ГТК) Г. Т. Селянинова, выражающий отношение суммы осадков к сумме средних температур, уменьшенной в 10 раз (табл. 1).

В 2018, 2020, 2021 г. собрали семена со всех восьми растений делянки для каждого образца. В тех случаях, когда они завязались, посчитали средние размеры семян (табл. 2), для измерения брали по 5–10 семян для каждого образца.

Для цитозембриологического изучения материал был зафиксирован в фазе «цветение» в первой декаде сентября 2018 г. Для фиксации с верхних ветвей главного стебля брали цветущие корзинки в количестве 3–5 штук.

Фиксировали материал не менее двух часов. Фиксатором служил раствор FAA. Дальнейшие исследования проводили в лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН). Материал обрабатывали по общепринятой методике для приготовления

**Таблица 1. Коэффициент Селянинова (ГТК) 2018–2021 гг., Майкопская опытная станция – филиал ВИР**  
**Table 1. Selyaninov's coefficient (HTC) in 2018–2021, Maikop Experiment Station of VIR**

Год / месяц	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
2018	1,4	1,1	1,4	1,0	0,4	1,9	3,9
2019	2,2	1,1	0,4	1,8	0,7	1,4	1,6
2020	0,6	2,1	1,2	1,2	0,8	0,9	1,2
2021	3,4	2,3	2,9	0,5	1,0	0,9	1,2
Среднее многолетнее	2,0	1,8	1,8	1,2	1,2	1,4	2,6

Примечание: градация ГТК: до 0,5 – засуха; 0,6–1,0 – засушливо; 1,1–1,4 – умеренное увлажнение; 1,5–2,0 – хорошее увлажнение; выше 2,0 – избыточное увлажнение

Note: HTC gradation: up to 0.5 – drought; 0.6–1.0 – aridity; 1.1–1.4 – moderate humidity; 1.5–2.0 – good humidity; above 2.0 – excessive humidity

**Таблица 2. Количество семян и их средние размеры у образцов топинамбура, 2018–2021 гг., Майкопская опытная станция – филиал ВИР**

**Table 2. Number of achenes and their average sizes in Jerusalem artichoke accessions, 2018–2021, Maikop Experiment Station of VIR**

№ по каталогу ВИР	Название образца (сорта, формы)	Происхождение	Семянка			
			Длина, мм	Ширина, мм	Толщина, мм	Число с деланки, шт.
<b>2018 г.</b>						
70	Торіанка	Германия	0	0	0	0
90	М-24-29	Россия	0	0	0	0
119	2М-22-29	Россия	5,3 ± 0,25	2,2 ± 0,12	1,2 ± 0,12	207
123	Скатовский	Россия	5,2 ± 0,12	2,0 ± 0,01	1,0 ± 0,01	68
170	Киевский красный	Украина	6,3 ± 0,25	2,8 ± 0,12	1,5 ± 0,25	3
<b>2020 г.</b>						
70	Торіанка	Германия	0	0	0	0
90	М-24-29	Россия	5,4 ± 0,25	2,2 ± 0,12	1,5 ± 0,25	110
119	2М-22-29	Россия	5,4 ± 0,25	2,4 ± 0,12	1,0 ± 0,01	480
123	Скатовский	Россия	0	0	0	0
170	Киевский красный	Украина	0	0	0	0
<b>2021 г.</b>						
70	Торіанка	Германия	5,0	1,5	0,5	1
90	М-24-29	Россия	5,3 ± 0,12	2,3 ± 0,12	1,0 ± 0,01	6
119	2М-22-29	Россия	4,8 ± 0,37	2,4 ± 0,12	0,9 ± 0,12	1164
123	Скатовский	Россия	0	0	0	0
170	Киевский красный	Украина	0	0	0	0

постоянных препаратов для светооптической микроскопии (Barykina et al., 2004). Окрашивали постоянные препараты, используя различные модификации стандартных окрасок, подобранные экспериментальным путем.

Для вычисления процента фертильной пыльцы учитывали окрашенные и неокрашенные пыльцевые зерна по методике, описанной нами ранее (Voronova, Gavrilova, 2019). Степень дефектности пыльцы (СДП) вычисляли как долю дефектной пыльцы в процентах от общего количества проанализированных пыльцевых зерен (Kurpjanov, 1989).

Цитоэмбриологическое исследование, фотографирование срезов и измерение размера пыльцы осуществляли с помощью микроскопа Zeiss AxioPlan 2 Imaging с цифровой фотокамерой в программе AxioVision. Математические расчеты, построение вариационных кривых и представление результатов в виде графиков осуществлялось с помощью пакета программ MS Excel.

### Результаты и обсуждение

Как видно из таблицы 2, среди образцов топинамбура наблюдается изменение семенной продуктивности по годам с сохранением общей тенденции. Так, сорта 'Торпанка' и 'Киевский красный' показали почти полное отсутствие образования семян за три года исследования. 'Торпанка' не образовывал семян в 2018 и 2020 г., а в 2021 г. было обнаружено единичное семя. 'Киевский красный' не образовывал семян в 2020 и 2021 г., а в 2018 г. завязал всего 3 семени. Стабильно завязывал семена сорт '2М-22-29', причем этот признак развивался по нарастающей: в 2018 г. – 207 семян, в 2020 г. – 480, в 2021 г. – 11 654. Сорт 'М-24-29' и образец Скатовский показали колебания по годам от 0 до 110. Сорт 'М-24-29' не завязал семян в 2018 г., в 2020 г. показал уже заметное количество семян – 110, а в 2021 г. число семян снова упало на минимальный уровень – было обнаружено всего 6 семян. У образца Скатовский в 2018 г. обнаружилось 68 семян, в 2020 и 2021 г. – 0 семян.

Что касается размеров семян, то они были примерно одинаковые для '2М-22-29' и образца Скатовский, у сорта 'Киевский красный' семянки были несколько крупнее. В целом размер семян колебался по длине в пределах: длина – 4,8–6,3 мм, ширина – 2,0–2,8 мм, толщина – 0,9–1,5 мм.

Во всех проанализированных цветках отмечали нормально сформированные завязи с семязачатками и тычинками с пыльниками (рис. 1а), характерные по своему строению для топинамбура и сходные с другими видами подсолнечника (Babro, Voronova, 2018; Voronova, Babro, 2021).

Семязачатки анатропные, унитегмальные, медиоуцеллятные с массивными интегументом и хорошо заметным интегументальным тапетумом (рис. 1, а, б). Зрелый зародышевый мешок у топинамбура (рис. 1, б) *Polygonum*-типа – так же как и у других видов подсолнечника (Voronova, Babro, 2021), и состоит из яйцевого аппарата, который включает две синергиды и яйцеклетку, центральной клетки со слившимися в одно ядро полярными ядрами и двух антипод.

Как видно из таблицы 3, у каждого из образцов в семязачатках были обнаружены нормальные зрелые зародышевые мешки. Соотношение семязачатков с нормальными зародышевыми мешками к общему числу исследованных колебалось от 23,1% ('Киевский красный') до 66,6% ('Торпанка').

В меньшем количестве (до 18,7%) были обнаружены более ранние стадии развития семязачатка (мегаспороцит, стадии прохождения мейоза или тетрады мегаспор), в единичном (до 7,7%) – более поздние стадии (развивающийся зародыш с эндоспермом или без него) (рис. 1, с), а также были выявлены семязачатки с дегенерацией генеративных структур (рис. 1, d) и аномалиями развития зародышевого мешка (рис. 1, e). Процессы дегенерации могли проявляться начиная со стадии мегаспороцита, и зародышевый мешок не образовывался (рис. 1, d), или затрагивать уже сформированный зародышевый мешок (рис. 1, f).

Наибольшее число нормальных зародышевых мешков (66,6%) было обнаружено в семязачатках сорта 'Торпанка'; соответственно, у него отмечен низкий уровень аномалий (22,3%), к которым были отнесены: дегенерирующий мегаспороцит, зародышевые мешки с аномальным строением или отсутствием зародышевого мешка при наличии нуцеллуса, представленного одним эпидермальным слоем. Также для этого сорта были выявлены два семязачатка, уже начавших развиваться в семя с зародышем, хотя в одном из них и не сформировался эндосперм. Стареющие зародышевые мешки, в которых нет следов вхождения пыльцевой трубки, не оплодотворенные и начавшие подвергаться деструкции, для этого сорта выявлены не были.

Очень близкие показатели были отмечены для образца Скатовский – 57,7% нормальных зародышевых мешков и 34,6% аномальных. Здесь также было обнаружено несколько зародышей с эндоспермом и не были выявлены стареющие зародышевые мешки.

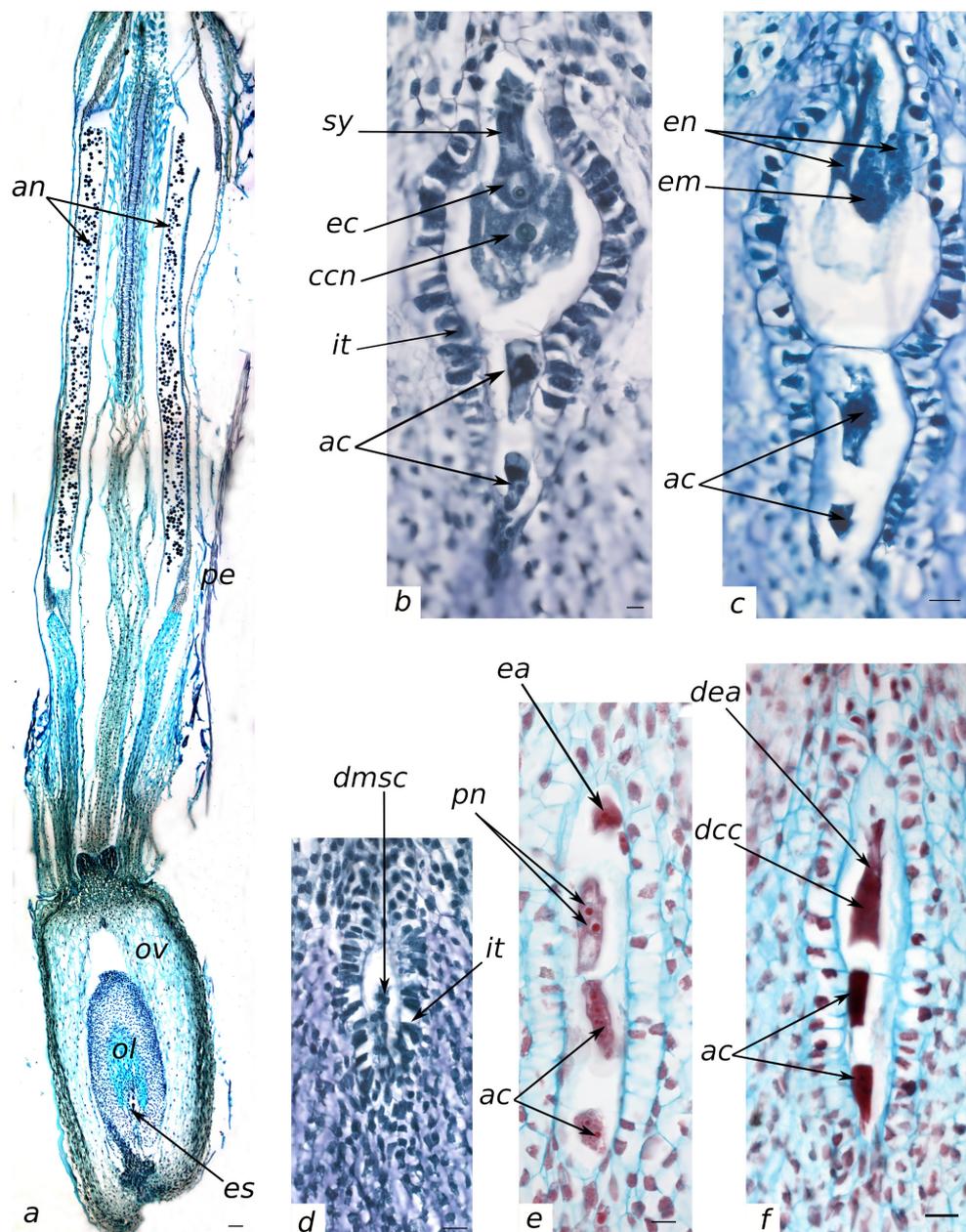
К этим двум образцам приближается по своим характеристикам сорт '2М-22-29' (53,1% нормальных зародышевых мешков, 37,5% аномальных, отсутствие стареющих зародышевых мешков).

У сорта 'М-24-29' нормальные зародышевые мешки оказались в 31,3% от общего числа исследованных семязачатков, а преобладали семязачатки с аномалиями генеративных структур (40,6%). У этого образца также было выявлено больше чем у остальных (18,7%) семязачатков, находящихся не на стадии сформированного или зрелого зародышевого мешка, а на более ранних стадиях развития. Это может быть связано как со случайной фиксацией более ранних стадий цветения, так и с некоторым запаздыванием в прохождении стадий развития генеративными структурами.

Наихудшие показатели по формированию женских генеративных структур отмечались для сорта 'Киевский красный'. Преобладали аномалии (53,8%), доля семязачатков с нормальными зародышевыми мешками составила всего 23,1%, встречались семязачатки, где зародышевые мешки уже подвергались деструкции (19,2%), а формирующиеся семена не были отмечены вовсе.

Анализ цитоэмбриологических данных по развитию мужской сферы у топинамбура показал, что у всех пяти исследованных образцов на стадии цветения наблюдается правильно сформированная стенка пыльника, характерного строения для рода *Helianthus* (Babro, Voronova, 2018; Ryazanova, Voronova, 2022) – двухслойная, состоящая из эпидермального слоя и расположенного под ним эндотеция, без каких-либо отклонений в строении указанных слоев (рис. 2 – рис. 7).

Проведенный анализ качества пыльцевых зерен выявил, что показатель фертильности пыльцы (отношение количества окрашенных ацетокармином пыльцевых зерен к общему числу, выраженное в процентах) наилуч-



**Рис. 1.** Строение трубчатого цветка и разные состояния репродуктивных структур во время цветения у топинамбура (*a, b, d* - 'Торіанка'; *c* - '2М-22-29'; *e, f* - 'Киевский красный'):

*a* - продольный срез трубчатого цветка; *b* - зрелый зародышевый мешок; *c* - зародышевый мешок с зародышем и несколькими ядрами эндосперма; *d* - дегенерирующий мегаспороцит и остатки нуцеллуса; *e* - сформированный зародышевый мешок с полиплоидными антиподами и недифференцированным яйцевым аппаратом; *f* - с признаками деструкции яйцевого аппарата, центральной клетки и антипод.

Обозначения: *ac* - антиподальная клетка; *an* - пыльник; *dcc* - дегенерирующая центральная клетка; *dea* - дегенерирующий яйцевой аппарат; *dmcs* - дегенерирующий мегаспороцит; *ea* - яйцевой аппарат; *ec* - яйцеклетка; *en* - эндосперм; *em* - зародыш; *es* - зародышевый мешок; *it* - интегументальный тапетум; *ol* - семязачаток; *ov* - завязь; *pe* - лепесток; *pn* - полярное ядро; *sy* - синергида. Масштабная линейка: *a* - 100 мкм; *b, c, d, e, f* - 20 мкм

**Fig. 1.** The structure of a tubular flower and different states of reproductive structures during flowering in Jerusalem artichoke

(*a, b, d* - 'Topiianka'; *c* - '2M-22-29'; *e, f* - 'Kievsky krasny'):

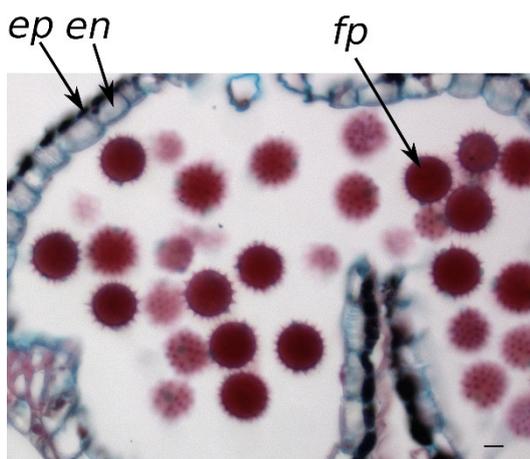
*a* - longitudinal section of a tubular flower; *b* - mature embryo sac; *c* - embryo sac with embryo and several endosperm nuclei; *d* - degenerating megasporocyte and nucellus remains; *e* - full-formed embryo sac with polyploid antipodes and undifferentiated egg apparatus; *f* - with signs of destruction of the egg apparatus, central cell, and antipodes.

Legend: *ac* - antipodal cell; *an* - anther; *dcc* - degenerating central cell; *dea* - degenerating egg apparatus; *dmcs* - degenerating megasporocyte; *ea* - egg apparatus; *ec* - egg cell; *en* - endosperm; *em* - embryo; *es* - embryo sac; *it* - integumentary tapetum; *ol* - ovule; *ov* - ovary; *pe* - petal; *pn* - polar nucleus; *sy* - synergid. Scale bar: *a* - 100 μm; *b, c, d, e, f* - 20 μm

Таблица 3. Эмбриологические характеристики исследованных трубчатых цветков  
 Table 3. Embryological characteristics of the analyzed tubular flowers

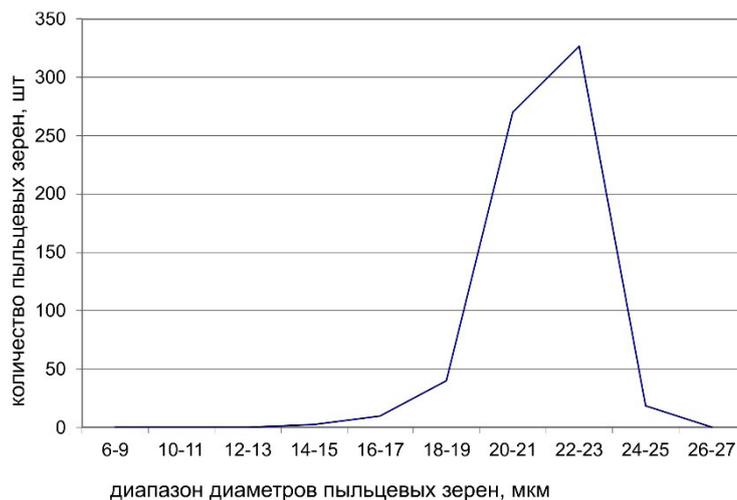
Номер по каталогу, название образца (сорта, формы)	Женская сфера цветка										Мужская сфера цветка					
	Завязи, где ЗМ отсутствуют или аномального строения		Завязи с ранними стадиями развития (МСЦ, МС)		Завязи с ЗМ нормального строения		Завязи, где ЗМ с признаками деструкции		Завязи с развивающимися зародышем и эндоспермом		Завязи с развивающимся зародышем и без эндосперма		Всего исследовано цветков, шт.	Средняя фертильность пыльцы, %	С/П, %	Средний диаметр пыльцевого зерна, мкм
	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа				
к-70 Торіанка	6	22,3	1	3,7	18	66,6	0	0	1	3,7	1	3,7	15	85	15	20,26 ± 0,05
к-90 М-24-29	13	40,6	6	18,7	10	31,3	3	9,4	0	0	0	0	3	62	38	18,01 ± 0,10
к-119 2М-22-29	12	37,5	1	3,1	17	53,1	0	0	2	6,3	0	0	8	81	19	19,84 ± 0,07
к-123 Скотовский	9	34,6	0	0	15	57,7	0	0	2	7,7	0	0	8	95	5	21,85 ± 0,05
к-170 Киевский красный	14	53,8	1	3,9	6	23,1	5	19,2	0	0	0	0	6	51	49	17,05 ± 0,08
	27															

Примечание: ЗМ – зародышевый мешок; МС – мегаспора; МСЦ – мегаспорозит  
 Note: ЗМ – embryo sac; МС – megaspore; МСЦ – megasporocyte



Фертильность - 95%

**a**



**b**

**Рис. 2.** Зрелые пыльцевые зерна топинамбура образца Скатовский:

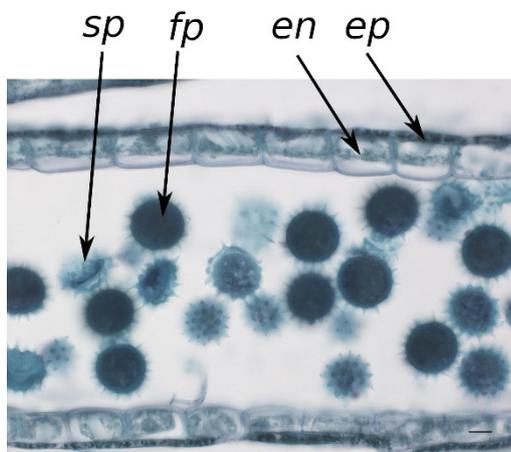
**a** – поперечный срез гнезда пыльника; **b** – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *en* – эндотеций; *ep* – эпидермис; *fp* – фертильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

**Fig. 2.** Mature pollen grains of Jerusalem artichoke accession Skatovskiy:

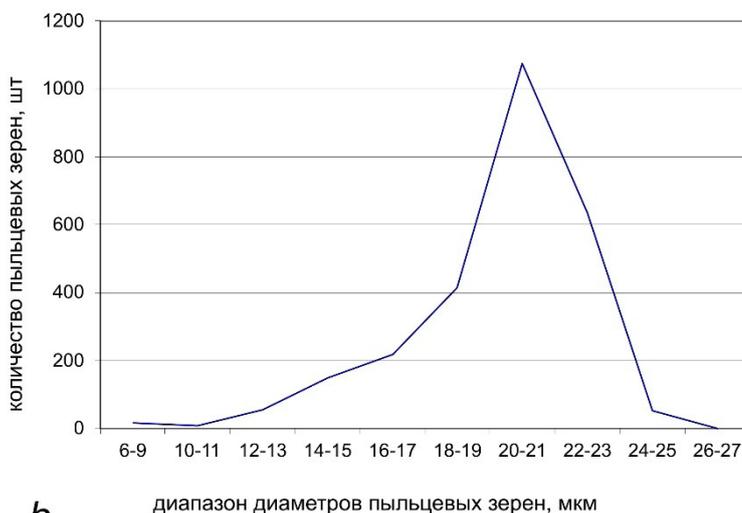
**a** – cross-section of the anther locule; **b** – graph of pollen diameter variation.

Legend: *en* – endothecium; *ep* – epidermis; *fp* – fertile pollen grain. Scale bar: 10 μm



Фертильность - 85%

**a**



**b**

**Рис. 3.** Зрелые пыльцевые зерна топинамбура сорта ‘Топiанка’:

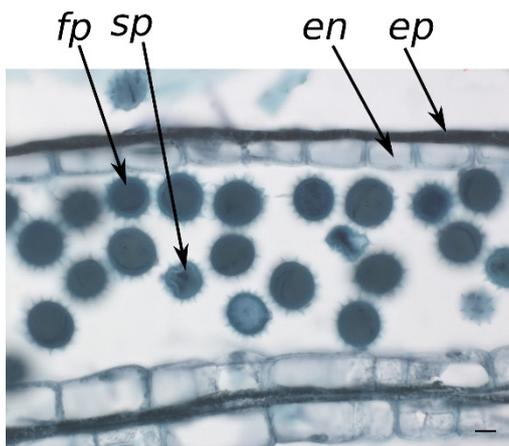
**a** – продольный срез гнезда пыльника; **b** – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *en* – эндотеций; *ep* – эпидермис; *fp* – фертильное пыльцевое зерно; *sp* – стерильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

**Fig. 3.** Mature pollen grains of Jerusalem artichoke cv. ‘Topianka’:

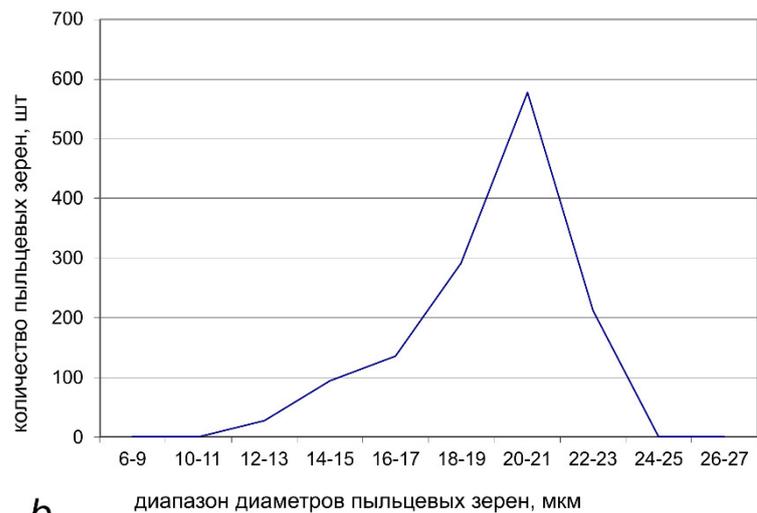
**a** – longitudinal section of the anther locule; **b** – graph of pollen diameter variation.

Legend: *en* – endothecium; *ep* – epidermis; *fp* – fertile pollen grain; *sp* – sterile pollen grain. Scale bar: 10 μm



Фертильность - 81%

**a**



**b**

**Рис. 4. Зрелые пыльцевые зерна топинамбура сорта '2M-22-29':**

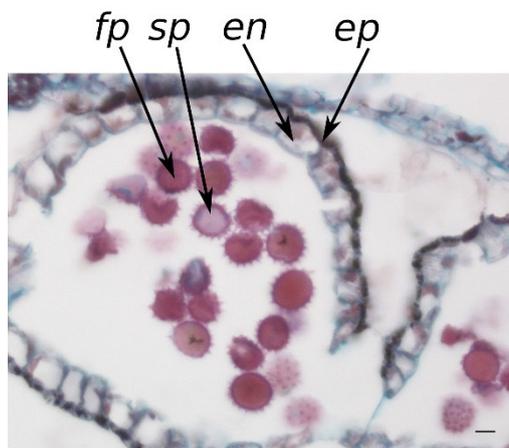
**a** – продольный срез гнезда пыльника; **b** – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *en* – эндотеций; *ep* – эпидермис; *fp* – фертильное пыльцевое зерно; *sp* – стерильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

**Fig. 4. Mature pollen grains of Jerusalem artichoke cv. '2M-22-29':**

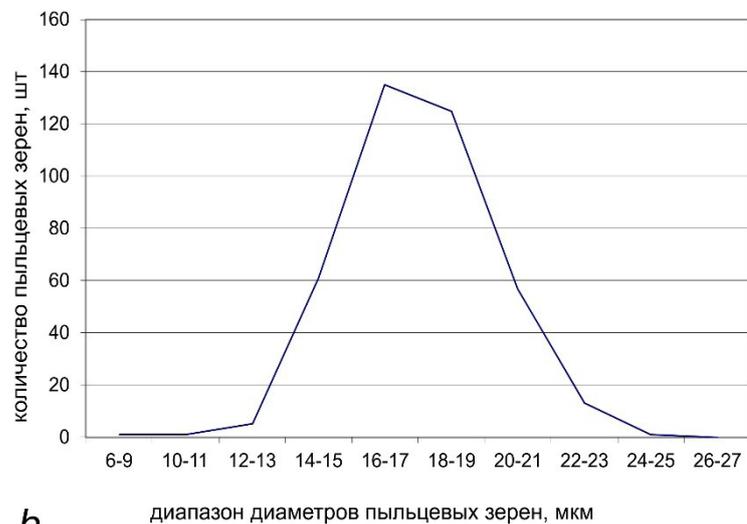
**a** – longitudinal section of the anther locule; **b** – graph of pollen diameter variation.

Legend: *en* – endothecium; *ep* – epidermis; *fp* – fertile pollen grain; *sp* – sterile pollen grain. Scale bar: 10 μm



Фертильность - 62%

**a**



**b**

**Рис 5. Зрелые пыльцевые зерна топинамбура сорта 'M-24-29':**

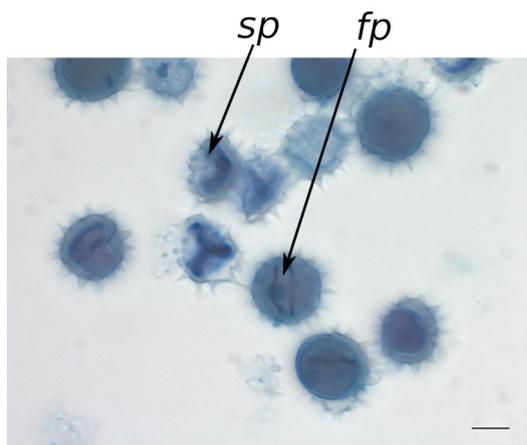
**a** – поперечный срез гнезда пыльника; **b** – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *en* – эндотеций; *ep* – эпидермис; *fp* – фертильное пыльцевое зерно; *sp* – стерильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

**Fig. 5. Mature pollen grains of Jerusalem artichoke cv. 'M-24-29':**

**a** – cross section of the anther locule; **b** – graph of pollen diameter variation.

Legend: *en* – endothecium; *ep* – epidermis; *fp* – fertile pollen grain; *sp* – sterile pollen grain. Scale bar: 10 μm



Фертильность - 51%

a



b

**Рис. 6.** Зрелые пыльцевые зерна топинамбура сорта 'Киевский красный':

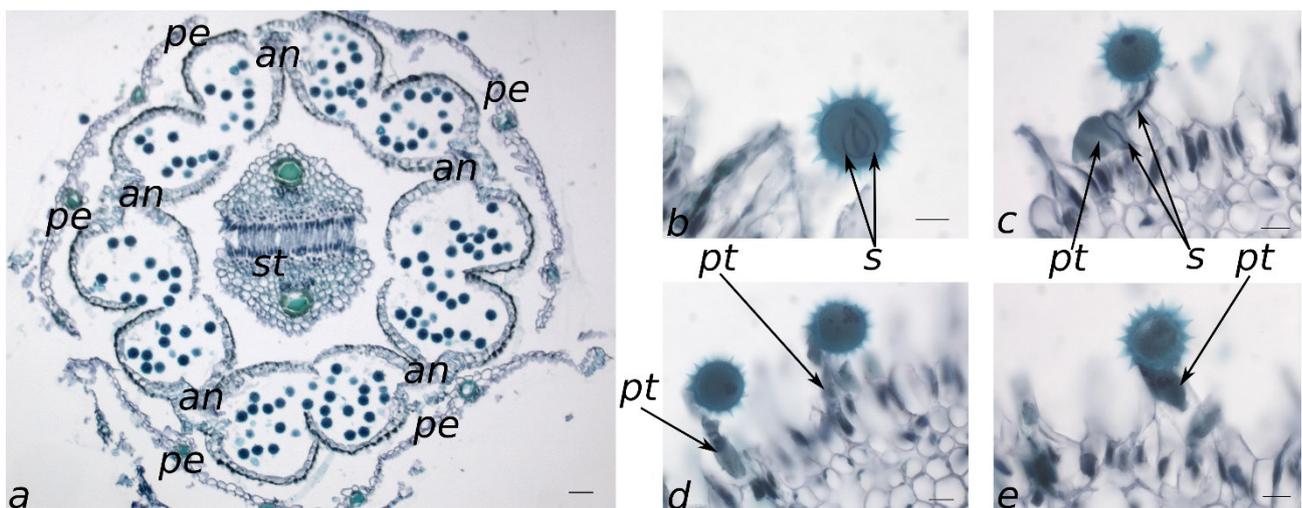
*a* – срез гнезда пыльника; *b* – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *fp* – фертильное пыльцевое зерно; *sp* – стерильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

**Fig. 6.** Mature pollen grains of Jerusalem artichoke cv. 'Kievsky krasny':

*a* – section of the anther locule; *b* – graph of pollen diameter variation.

Legend: *fp* – fertile pollen grain; *sp* – sterile pollen grain. Scale bar: 10 μm



**Рис. 7.** Поперечный срез трубчатого цветка топинамбура сорта 'Топiанка':

*a* – срез в центральной части тычиночной трубки, общий вид; *b* – зрелое пыльцевое зерно с двумя изогнутыми спермиями; *c* – проросшее на рыльце пестика пыльцевое зерно с аномально вздувшейся пыльцевой трубкой, внутри которой видны спермии, вышедшие из пыльцевого зерна; *d* – два пыльцевых зерна с короткими пыльцевыми трубками между ворсинок рыльца; *e* – пыльцевое зерно с булабовидной пыльцевой трубкой. Обозначения: *an* – пыльник; *pe* – лепесток; *pt* – пыльцевая трубка; *s* – спермий; *st* – двулопастное рыльце пестика. Масштаб: *a* – 50 мкм; *b-e* – 10 мкм

**Fig. 7.** Cross-section of a tubular flower of Jerusalem artichoke cv. 'Topianka':

*a* – cut in the central part of the stamen tube, general view; *b* – mature pollen grain with two curved sperms; *c* – pollen grain germinated on the stigma of the pistil with an abnormally swollen pollen tube, inside which sperms emerging from the pollen grain are visible; *d* – two pollen grains with short pollen tubes between stigma hairs; *e* – pollen grain with a club-shaped pollen tube.

Legend: *an* – anther; *pe* – petal; *pt* – pollen tube; *s* – sperm; *st* – bilobed stigma. Scale: *a* – 50 μm; *b-e* – 10 μm

ший у образца Скатовский (табл. 3, см. рис. 2). Для него отмечалась однородная, хорошо окрашенная пыльца, со средней фертильностью в 95% (СДП – 5%). График варьирования диаметра пыльцы почти симметричный, со сдвоенным широким пиком, показывающим, что большая часть пыльцы имеет диаметр от 20 до 23 мкм.

Положение верхней части пика в целом совпадает со средним диаметром пыльцы – 21,85 ± 0,05 мкм.

Чуть хуже показатели качества пыльцы у сорта 'Торіанка' (см. табл. 3, рис. 3): фертильность – 85% (СДП 15%), график варьирования диаметра пыльцы слегка ассиметричный, с удлинённым левым плечом, что обусловлено появлением дополнительного количества стерильных пыльцевых зерен, имеющих диаметр меньше чем у фертильной пыльцы. Средний диаметр пыльцы 20,26 ± 0,05 мкм соответствует пику на графике, поскольку увеличенное число более мелких пыльцевых зерен почти уравнивается появлением и более крупных, с диаметром 24–25 мкм.

Близкие к сорту 'Торіанка' данные получены для пыльцы сорта '2М-22-29' (см. табл. 3, рис. 4): фертильность – 81% (СДП 19%), график варьирования диаметра пыльцы также немного ассиметричный, с удлинённым левым плечом. Средний диаметр пыльцы – 19,84 ± 0,07 мкм, незначительно смещен влево от пика на графике. По сравнению с сортом 'Торіанка' здесь не отмечались пыльцевые зерна диаметром более 23 мкм.

Сниженные качественные показатели пыльцы выявлены для образца 'М-24-29' (см. табл. 3, рис. 5): фертильность – 62% (СДП 38%), график варьирования диаметра пыльцы в целом более симметричный, чем у двух предыдущих образцов, но без выраженного пика и с преобладанием более мелких пыльцевых зерен, что приводит к уменьшению показателя среднего диаметра пыльцы (для данного образца он составляет 18,01 ± 0,10 мкм). Здесь также отмечались пыльцевые зерна диаметром не более 23 мкм.

Сорт 'Киевский красный' имеет пониженное качество пыльцы (см. табл. 3, рис. 6) и высокий показатель СДП (49%). У него только чуть больше половины пыльцевых зерен имели нормальное строение и хорошо окрашенную цитоплазму, остальные имели признаки деструкции – сжатую, неравномерно окрашенную цитоплазму и несколько меньший диаметр пыльцевых зерен, что выразилось в появлении плато в левой части графика варьирования диаметра пыльцы. Средний диаметр пыльцы – 17,05 ± 0,08 мкм

Таким образом, общее варьирование по размерам пыльцевых зерен составило от 17,05 ± 0,08 мкм до 21,85 ± 0,05 мкм, а по СДП – от 5% до 49%. В целом можно увидеть такую тенденцию (см. табл. 3): при снижении фертильности и увеличении СДП средний диаметр пыльцевого зерна уменьшается.

Присутствие пыльцевых зерен разного диаметра, что проявляется в виде нескольких пиков на графиках вариационных кривых, позволяет косвенно предполагать наличие нарушений в мейозе при микроспорогенезе. А это, в свою очередь, случается при нестабильном геноме (у гибридов, полиплоидов) или же может быть ответом на неблагоприятные условия среды (слишком низкие или высокие температуры, загрязнение или воздействие химических реагентов).

Например, исследование пыльцы у гибридов F<sub>1</sub> между *H. annuus* L. и *H. resinosus* Small выявило гетерогенность пыльцевых зерен по размеру, а на графиках распределения пыльцы по диаметру были обнаружены

два четко различимых пика: в районе 19 и 24 мкм, что было связано с нарушениями в мейозе, которые приводят к формированию диплоидной пыльцы (Zanetti et al., 2014).

В литературе есть данные о том, что стерильность топинамбура сорта 'С-12-37' связана преимущественно со стерильностью пыльцы, поскольку в развитии женского гаметофита не было обнаружено отклонений от нормы (Dzubenko, 1965). Автором было выявлено, что нормальное развитие пыльников идет до стадии образования тетрад микроспор, а затем обнаруживается множество различных нарушений, приводящих к образованию стерильной пыльцы.

В то же время в исследованиях Н. С. Беляевой (Belyeva, 1975), проведенных на сортах '2-9-39', 'С-10-39', 'Т-177-35', 'Т-178-35', 'С-71-К-2-50' и местной белой форме (из коллекции Института ботаники Туркменской ССР), было показано, что отсутствие семян обусловлено аномальным развитием как мужской, так и женской генеративной сферы. Было выявлено, что женский мейоз является рубежом, на котором в подавляющем большинстве семязачатков либо происходит полная деградация макроспороцитов, либо появляются отклонения в формировании женского гаметофита (нарушения в клеткообразовании и др.), приводящие к его гибели. При этом автор обратила внимание на то, что при опылении пыльцей подсолнечника все же образуются единичные семена (в среднем 1 семя на 130 корзинок), тогда как при свободном опылении ни у одного исследованного сорта топинамбура семена не завязывались.

Какое должно быть качество пыльцы, чтобы считать образец фертильным? Этот вопрос не имеет однозначного ответа. Очень сложно просчитать такой показатель, как «достаточность опыления» (pollen limitation), то есть сколько нужно жизнеспособной (фертильной) пыльцы, чтобы количество завязавшихся семян было максимальным для данного вида и в данных условиях. Множество факторов (удаленность растений друг от друга, наличие специфических опылителей и их чувствительность) оказывает влияние на этот показатель (Wilcock, 2009).

У исследованных образцов топинамбура даже при пониженном уровне фертильности общее количество пыльцы от одного цветка (косвенно проявляющееся в среднем количестве пыльцы на одно поле зрения микроскопа при подсчете фертильных и стерильных пыльцевых зерен) составляло значительную величину. Следовательно, мужские генеративные структуры в целом производят пыльцу в достаточном для осуществления перекрестного опыления количестве.

При исследовании поперечных срезов трубчатых цветков растений сорта 'Торіанка' были обнаружены проросшие пыльцевые зерна в ворсинках между двумя лопастями рыльца (рис. 7, а). Такое местоположение позволяет утверждать, что это был случай самоопыления, то есть прорастания собственной пыльцы. Пыльцевые зерна были трехклеточными и находились на стадии зрелой пыльцы – содержали вегетативное ядро и два тонких изогнутых спермия (рис. 7, б). Большинство из обнаруженных пыльцевых зерен проросло, но пыльцевые трубки имели различные аномалии. Спермии, как это должно быть в норме, выходили из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку (рис. 7, с), но её рост был аномальным. Трубки укорачивались, утолщались, на них образовывались вздутия, они принимали булавовидную форму (рис. 7, с, d, e). Рост пыльцевых трубок блокировался на уровне

волосков рыльца, и вглубь тканей рыльца они не прорастали.

Таким образом, на примере сорта 'Торіанка' мы обнаружили цитологическое проявление самонесовместимости на уровне гаметофит (пыльцевое зерно) – спорофит (ткани пестика).

У других образцов картин опыления и прорастания пыльцы нам обнаружить не удалось, но подобные явления возможны.

Есть данные и об избирательности перекрестного опыления топинамбура, например при внутривидовом скрещивании. Причем успех опыления зависит от направления скрещивания. Так, скрещиваемость в комбинации Венгерский × Харьковский крупноклубневый составила 48,4%, а в обратной комбинации – только 4,7%, для сортов Горно-Алтайский × Находка – 75,9%, обратно – 6,9% (Pasko, 1989).

Таким образом, для успешного завязывания семян топинамбура необходимо не только наличие перекрестного опыления, но и выбор правильного опылителя.

Сопоставляя данные по количеству завязавшихся семян с данными цитогенетического анализа, можно обратить внимание на то, что и отклонения в нормальном пути развития женской репродуктивной сферы не являются решающим фактором плохой завязываемости семян.

У сорта 'Киевский красный' как мужская, так и женская репродуктивная сфера имеют наибольшее количество аномальных генеративных структур и семена практически не образуются (отмечены один раз 3 семени).

А для сорта 'Торіанка' отмечается наибольшее количество нормально развитых генеративных структур, как мужских, так и женских, но при этом семена также не образуются. В этом случае основной причиной плохой завязываемости семян, вероятно, является несовместимость при прорастании пыльцевых трубок. Мы видели у этого образца проявление самонесовместимости при опылении собственной пыльцой, но можно предположить наличие несовместимости и при перекрестном опылении.

Больше всего семян завязалось в годы исследования у сорта '2М-22-29', который характеризуется средними показателями как в мужской, так и в женской репродуктивной сфере. Не исключено, что решающим фактором в более успешном образовании семян оказалась меньшая зависимость растений этой линии от того, какой пыльцой они были опылены. Чтобы выявить значение этого фактора, нужны новые исследования.

### Заключение

Цитоморфологический анализ мужского гаметофита – пыльцевого зерна, анализ сформированности стенки пыльника, а также исследование развитости и сформированности семязачатка и в нем женского гаметофита – зародышевого мешка показали, что несмотря на отмеченные отклонения, от 51% до 95% образующихся пыльцевых зерен и от 23,1% до 66,6% зародышевых мешков сформировано нормально. Пониженная завязываемость семян является следствием влияния нескольких факторов: 1) отклонений в формировании женского гаметофита (зародышевого мешка); 2) повышенной степени дефектности пыльцы (мужского гаметофита); 3) несовместимости при опылении (отсутствие оплодотворения).

Для успешного получения семян у топинамбура нужен цитогенетический анализ родительских пар и подбор совместимых комбинаций для перекрестного опыления.

### References / Литература

- Abdalla N., Arafa N., Taha H., Ragab M., El-Miniawy S., Tóth I. et al. An overview on anatomy of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) *Environment, Biodiversity and Soil Security*. 2021;5:121-130. DOI: 10.21608/jenvbs.2021.74585.1136
- Anushkevich N.Yu., Komarov A.A., Pasko N.M. Special aspects of Jerusalem artichoke cultivation under the conditions of Leningrad Province (Osobennosti kultivirovaniya topinambura v usloviyakh Leningradskoy oblasti). *Izvestiya Saint-Petersburg State Agrarian University*. 2019;3(56):49-58. [in Russian] (Анушкевич Н.Ю., Комаров А.А., Пасько Н.М. Особенности культивирования топинамбура в условиях Ленинградской области. *Известия Санкт-Петербургского Государственного аграрного университета*. 2019;3(56):49-58). DOI: 10.24411/2078-1318-2019-13049
- Babro A.A., Voronova O.N. Development of male reproductive structures in *Helianthus ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae). *Botanicheskii zhurnal = Botanical journal*. 2018;103(9):1093-1108. [in Russian] (Бабро А.А., Воронова О.Н. Развитие мужских репродуктивных структур у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). *Ботанический журнал*. 2018;103(9):1093-1108). DOI: 10.7868/S0006813618090028
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhaliyeva Kh.Kh., Ilyina G.M., Chubatova N.V. Handbook on botanical microtechnology. Fundamentals and methods (Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody). Moscow: Moscow State University; 2004. [in Russian] (Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Москва: МГУ; 2004).
- Belyaeva N.S. Concerning *Helianthus tuberosus* sterility (female gametophyte development) (K voprosu sterilnosti topinambura [razvitiye zhenskogo gametofita]). *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk = News of the Academy of Sciences of the Turkmenian SSR. Biological Sciences Series*. 1975;(4):37-43. [in Russian] (Беляева Н.С. К вопросу стерильности топинамбура (развитие женского гаметофита). *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*. 1975;(4):37-43).
- Breton C., Kiru S.D., Berville A., Anushkevich N.Yu. Breeding of Jerusalem artichoke with the desired traits for different directions of use: retrospective, approaches, and prospects (review). *Agricultural Biology*. 2017;52(5):940-951. [in Russian] (Breton C., Киру С.Д., Berville A., Анушкевич Н.Ю. Селекция топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) для нетрадиционного использования: ретроспектива, подходы и перспективы (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(5):940-951). DOI: 10.15389/agrobiology.2017.5.940rus
- Denisov B., Tymoszyk K., Dmitruk M. Nectar and pollen production of *Helianthus tuberosus* L. – an exotic plant with invasiveness potential. *Acta Botanica Croatica*. 2019;78(2):135-141. DOI: 10.2478/botcro-2019-0019
- Dzubenko L.K. Peculiarities of male and female gametophyte development in *Helianthus tuberosus* L. *Ukrainian Botanical Journal*. 1965;22(1):43-53. [in Ukrainian]

- (Дзюбенко Л.К. Особливості розвитку чоловічого та жіночого гаметофітів топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.). *Український ботанічний журнал*. 1965;22(1):43-53).
- Kupriyanov P.G. Diagnostics of seed reproduction systems in populations of flowering plants (Diagnostika sistem semennogo razmnozheniya v populyatsiyakh tsvetkovykh rasteniy). Saratov: Saratov University; 1989. [in Russian] (Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Саратовский университет; 1989).
- Lebedeva N.V., Smekalova T.N., Lyubchenko A.V. Catalogue of the VIR global collection. Issue 900. Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.): Jerusalem artichoke accessions of foreign origin. St. Petersburg: VIR; 2019. [in Russian] (Лебедева Н.В., Смекалова Т.Н., Любченко А.В. Каталог мировой коллекции ВИР, Выпуск 900, Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.), Образцы топинамбура иностранного происхождения. Санкт-Петербург: ВИР; 2019).
- Matei G., Vlăduț V., Isticioala S., Pânzaru R.L., Popa D. Potential of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) as a biomass crop. *Scientific Papers. Series A. Agronomy*. 2020;LXIII(1):387-393.
- Pasko N.M. *Helianthus tuberosus* L. (morphology, classification, biology, source material for breeding) (*Helianthus tuberosus* L. [morfologiya, klassifikatsiya, biologiya, iskhodny material dlya selektsii]) [dissertation]. Leningrad: VIR; 1989. [in Russian] (Пасько Н.М. *Helianthus tuberosus* L. (морфология, классификация, биология, исходный материал для селекции): дис. ... д-ра сельскохоз. наук. Ленинград: ВИР; 1989). URL: <https://search.rsl.ru/ru/record/01008031018> [дата обращения: 10.03.2023].
- Pasko N.M. Jerusalem artichoke: a promising forage crop (Топинамбур – перспективная кормовая культура). Маикоп: Krasnodar Book Publishers; 1972. [in Russian] (Пасько Н.М. Топинамбур – перспективная кормовая культура. Маикоп: Краснодарское книжное издательство; 1972).
- Ryazanova M.K., Voronova O.N. The embryology of *Helianthus maximiliani* (Asteraceae): formation of the anther wall, microsporogenesis and pollen grain development. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*. 2022;14(1):54-62. Available from: [http://www.ijprb.com/vol%2014%20\(1\)/8.pdf](http://www.ijprb.com/vol%2014%20(1)/8.pdf) [accessed Mar. 10, 2023].
- Sawicka B., Danilcenko H., Jariene E., Skiba D., Rachoń L., Barbaś P. et al. Nutritional value of Jerusalem artichoke tubers (*Helianthus tuberosus* L.) grown in organic system under Lithuanian and Polish conditions. *Agriculture*. 2021;11(5):440. DOI: 10.3390/agriculture11050440
- Shchibrya N.A. A cross between Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) and sunflower (*Helianthus annuus*). *Hybridization*. 1941;(1):66-84. [in Russian] (Щибря Н.А. Скрещивание топинамбура с подсолнечником. *Вестник гибридизации*. 1941;(1):66-84).
- Shen S., Xu G., Li D., Yang S., Jin G., Liu S. et al. Potential use of *Helianthus tuberosus* to suppress the invasive alien plant *Ageratina adenophora* under different shade levels. *BMC Ecology and Evolution*. 2021;21:85. DOI: 10.1186/s12862-021-01826-5
- Smekalova T.N., Lebedeva N.V., Novikova L.Yu., Ljubchenko A.V. Morphological features of the inflorescence in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions from the VIR collection. *Proceedings of Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(4):128-140. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Лебедева Н.В., Новикова Л.Ю., Любченко А.В. Морфологические особенности соцветий топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) по материалам коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(4):128-140). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-4-128-140
- Tatintseva S.S. The development of the male gametophyte of *Helianthus tuberosus* L. (Razvitiye muzhskogo gametofita topinambura [*Helianthus tuberosus* L.]). *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk = News of the Academy of Sciences of the Turkmenian SSR. Biological Sciences Series*. 1971;(1):14-21. [in Russian] (Татинцева С.С. Развитие мужского гаметофита топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.). *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*. 1971;(1):14-21).
- Voronova O.N., Babro A.A. Formation of embryo sac, development of ovule and seed in *Helianthus ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2021;106(3):239-254. [in Russian] (Воронова О.Н., Бабро А.А. Формирование зародышевого мешка, развитие семязачатка и семени у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). *Ботанический журнал*. 2021;106(3):239-254). DOI: 10.31857/S0006813621030091
- Voronova O.N., Gavrilova V.A. Quantitative and qualitative analysis of sunflower pollen (*Helianthus* L.) and its use in breeding work. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):95-104. [in Russian] (Воронова О.Н., Гаврилова В.А. Количественный и качественный анализ пыльцы подсолнечника (*Helianthus* L.) и его использование в селекционной работе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):95-104). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-95-104
- Wang Y., Zhao Y., Xue F., Nan X., Wang H., Hua D. et al. Nutritional value, bioactivity, and application potential of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) as a neotype feed resource. *Animal Nutrition*. 2020;6(4):429-437. DOI: 10.1016/j.aninu.2020.09.001
- Wilcock C.C. Pollination failure in natural populations: implications for the conservation of rare plants. In: T.B. Batygina (ed.). *Embryology of Flowering Plants. Terminology and Concepts. Vol. 3. Reproductive Systems*. Enfield: CRC Press; 2009. p.126-136.
- Zanetti J.M., Greizerstein E., Camadro E., Poverene M., Echeverria M., Poggio L. et al. Genomic relationship between hexaploid *Helianthus resinosus* and diploid *Helianthus annuus* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2014;300(5):1071-1078. DOI: 10.1007/s00606-013-0945-0
- Zelenkov V.N. Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). Part 1. Biological aspects of plant development in nature and on the territory of Russia (a review). *Vestnik of the Russian Academy of Natural Sciences*. 2017;17(2):71-78. [in Russian] (Зеленков В.Н. Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.). Сообщение 1. Биологические аспекты развития растения в природе и на территории России (обзор литературы). *Вестник Российской академии естественных наук*. 2017;17(2):71-78). URL: <https://gaen.info/upload/000/vestnik/2017/2/71-78.pdf> [дата обращения: 10.03.2023].

*Информация об авторах*

**Ольга Николаевна Воронова**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, литера В, o\_voronova@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4249-5390>

**Анастасия Александровна Бабро**, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, литера В, ABabro@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2401-9772>

**Александр Васильевич Любченко**, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Майкопская опытная станция – филиал ВИР, 385746 Россия, Республика Адыгея, Майкоп, ул. Научная, 1, alexandrlyubchenko@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2996-8192>

*Information about the authors*

**Olga N. Voronova**, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2B Professora Popova Street, St. Petersburg 197022, Russia, o\_voronova@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4249-5390>

**Anastasia A. Babro**, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2B Professora Popova Street, St. Petersburg 197022, Russia, ABabro@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2401-9772>

**Alexandr V. Lyubchenko**, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Maikop Experiment Station of VIR, 1 Nauchnaya St., Maikop 385746, Russia, alexandrlyubchenko@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2996-8192>

**Вклад авторов:** Любченко А.В. – выращивание растений, проведение фиксаций, участие в написании разделов «Материалы и методы», «Результаты». Бабро А.А. – изготовление препаратов для световой микроскопии, перевод на английский язык, оформление списка литературы. Воронова О.Н. – анализ данных, написание русского текста статьи, подготовка иллюстраций.

**Contribution of the authors:** Lyubchenko A.V. – growing plants, collecting and fixing the material, participation in writing the sections *Materials and methods* and *Results*. Babro A.A. – preparation of permanent slides for light microscopy, translation into English, preparation of the list of references. Voronova O.N. – data analysis, writing the Russian text of the article, preparation of illustrations.

**Конфликт интересов:** авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Conflict of interests:** the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 25.02.2022; одобрена после рецензирования 22.03.2022; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 25.02.2022; approved after reviewing on 22.03.2022; accepted for publication on 01.06.2023.