

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-100-118

УДК 634.723.1:581.162.
41:631.526.325

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

О. А. Гаврилова¹, О. А. Тихонова²

¹Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН, Россия, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2,

e-mail: gavriloa@binran.ru

²Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова, Россия, 190000 Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, д. 42, 44, e-mail:

o.tikhonova@vir.nw.ru

Поступление: 09.10.2017

Ключевые слова:

Ribes, пыльца, морфология, фертильность, жизнеспособность

Поступление:

09.10.2017

Принято:

17.11.2017

К РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ОТДАЛЕННЫХ ГИБРИДОВ В СЕМЕЙСТВЕ GROSSULARIACEAE

Актуальность исследования обусловлена необходимостью понимания морфо-биологических процессов формирования мужских генеративных структур, поскольку от этих показателей, в особенности от качества пыльцы (фертильности и жизнеспособности), зависит продуктивность растений. **Материалы и методы.** Исследования проводили на НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», в лаборатории палинологии и Центре Коллективного пользования БИН РАН. Объектами исследования служили аллотетраплоидные смородинно-крыжовниковые гибриды: 'Jošta', 'Kroma', В 1323/3, 3231; отдаленные межвидовые и межподродовые гибриды: *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*; 046 *Petroc* 69; 048 *Petjancz* 33; триплоид 'Длиннокистная ЦГЛ' и комплексные гибриды 'Гамма', 'Кипиана' и 'Чершнева', имеющие статус сортов. Фертильность пыльцевых зерен изучали с помощью традиционного ацетокарминового метода; жизнеспособность пыльцы оценивали путем проращивания на жидкой питательной среде. Морфологические исследования проводили с помощью светового, конфокального лазерного сканирующего и сканирующего электронного микроскопов. **Результаты и выводы.** Проведенные исследования позволили установить, что пыльцевые зерна всех изученных генотипов, за исключением триплоида 'Длиннокистная ЦГЛ', сфероидальные, средних размеров, главным образом, от 22 до 42 мкм в диаметре, имеют сложные апертуры; апертуры состоят из эндоапертур – пор в количестве от 4 до 12 и эктоапертурных областей различной формы. Выявлено, что изученные отдаленные гибриды семейства Grossulariaceae, за исключением триплоидного образца 'Длиннокистная ЦГЛ', обладают высоким уровнем фертильности. Высокая фертильность чаще всего присуща образцам с одноразмерными, одинаковыми, правильной формы пыльцевыми зёрнами. У образцов с неравномерной пылью фертильность ниже или существенно ниже. Стерильными являются мелкие (в 2–3 раза мельче обычных) пыльцевые зёрна и зёрна с аномальным бородавчатым строением спородермы. Выявлена положительная корреляция между диаметром пыльцевого зёрна и фертильностью ($r = 0,77$). Умеренная положительная корреляция ($r = 0,56$) существует между диаметром пор и фертильностью.

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-100-118

ORIGINAL ARTICLE

O. A. Gavrilova¹, O. A.
Tikhonova²

¹V. L. Komarov Botanical Institute
of the RAS,

2 Professora Popova St., St. Peters-
burg, 197376, Russia,
e-mail: gavrilova@binran.ru

²N. I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,

42–44 Bolshaya Morskaya St. St.
Petersburg, 190000, Russia,
e-mail: o.tikhonova@vir.nw.ru

Key words:

Ribes, pollen, morphology, fer-
tility, viability

Received:

09.10.2017

Accepted:

17.11.2017

ON REPRODUCTIVE BIOLOGY OF DISTANT HYBRIDS IN THE GROSSULARIACEAE FAMILY

Background. The relevance of the study is underpinned by the need to understand morphological and biological processes of male generative structure formation, because plant productivity depends on pollen quality (fertility and viability). **Materials and methods.** The research was carried out at Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR, the Palynology Laboratory and the Core Centrum of the Komarov Institute. The objects of the research were the allotetraploid currant-gooseberry hybrids: 'Jošta', 'Kroma', B 1323/3 and 3231; distant interspecific and intersubspecific hybrids: *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*; 046 *Pet-roc* 69; 048 *Petjancz* 33; triploid 'Dlinnokistnaya CGL' and complex hybrids: 'Gamma', 'Kipiana' and 'Chereshneva' having the status of varieties. Fertility and pollen viability were evaluated by traditional methods. Morphological studies were carried out using light, confocal laser scanning and scanning electron microscopes. **Results and conclusions.** Pollen grains of all the studied genotypes, except the triploid 'Dlinnokistnaya CGL', are spheroidal, medium-sized, mainly from 22 to 42 mkm in diameter, with compound apertures. The apertures consist of round endoapertures/pores (from 4 to 12 per one grain) and ectoapertures of various shapes. High fertility level was observed in all the studied hybrids, except the triploid 'Dlinnokistnaya CGL'. High fertility was most often detected in samples with one-dimensional and regular-shaped pollen grains. The samples with variously sized pollen grains were characterized by low or substantially low fertility. Pollen grains 2–3 times smaller than the normal ones and grains with an abnormal verrucate sporoderm structure were sterile. A positive correlation was found between pollen grain diameter and fertility ($r = 0.77$). A moderate positive correlation ($r = 0.56$) existed between pore diameter and fertility.

Введение

Формирование качественной пыльцы является важнейшим фактором, обеспечивающим нормальное оплодотворение и дальнейшее развитие семян (Buglova, 2015). Фертильность и жизнеспособность пыльцы плодовых культур напрямую связаны с продуктивностью растений. Кроме того, от качества пыльцы во многом зависит и эффективность селекционной работы.

По качеству пыльцевых зерен как одному из признаков можно производить отбор наиболее урожайных форм (Yandovka, 2010).

Известно, что подавляющее большинство современных сортов смородины и крыжовника самофертильны и имеют нормально развитую пыльцу с высокой оплодотворяющей способностью (Buchonkov et al., 2015; Keep, 1981; Tikhonova, 2015; Shchekochikhina, 2008).

Характерной особенностью отдаленных гибридов плодовых и ягодных культур, напротив, является их пониженная фертильность. По сведениям Е. Кип (Keep, 1981) аллотетраплоиды отличаются по фертильности в соответствии со степенью близости родительских видов. У тетраплоидов от фертильных внутрисекционных гибридов фертильность сильно снижена, но тетраплоидные формы стерильных межсекционных гибридов обычно обладают хорошей фертильностью. Исследованиями И. Э. Бученкова (Buchonkov, 1998), И. Э. Бученкова, О. С. Рышкель и др., (Buchonkov et al., 2015) показано, что при переводе диплоидных сортов на тетраплоидный уровень фертильность снижается, в среднем, у черной смородины в 2,30 раза; у крыжовника – в 1,36 раза. М. Л. Дубровским (Dubrovskii, 2011) выявлено, что жизнеспособность пыльцы тетраплоидных генотипов смородины снижена по сравнению с соответствующими исходными диплоидными формами – в условиях *in vitro* у смородины американской в 11,1 – 14,3 раза, у смородины красной – в 1,6 раза. Е. В. Ульяновской, В. В. Ковалевой и др. (Ulyanovskaya et al., 2012)

приводятся данные о том, что пыльца триплоидных сортов прорастает либо единичными пыльцевыми трубками, либо не прорастает совсем. По мнению М. Л. Дубровского, А. С. Лыжина и др. (Dubrovskii et al., 2013) пыльца с любым другим набором хромосом, кроме гаплоидного и диплоидного, отличается сниженной жизнеспособностью и не приводит к оплодотворению. Авторы пришли к выводу, что чем большее количество формируется однородной гаплоидной пыльцы, тем выше ее физиологическое качество и потенциальная оплодотворяющая способность. Этими же авторами было показано, что морфологическая разнокачественность и разноразмерность пыльцы смородин американской и красной происходит в результате нарушений микроспорогенеза.

Рядом исследователей (Nikitin, 2007; Yandovka, 2012) выявлено, что процент нетипичной и нежизнеспособной пыльцы у гибридов выше, чем у «чистых» видов и может достигать 99%.

В связи с использованием тетраплоидных форм в селекции, цитозембриологические исследования генеративных структур приобретают все большую практическую значимость. Знание особенностей этого процесса у каждой тетраплоидной формы необходимо для их оценки как доноров гаплоидных гамет, для правильной постановки генетико-селекционных работ, рационального подбора исходных форм для гибридизации, выбора конкретных сроков и нужного объема скрещиваний. В свою очередь, это позволит в определенной мере прогнозировать предполагаемые результаты селекционной работы (Sedyshcheva, Gorbacheva, 2010).

Генофонд черной смородины научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» содержит ряд отдаленных межродовых, межвидовых и межподвидовых/межсекционных гибридов, обладающих селекционно значимыми признаками. Вопросы биологии пыльцы этих гибридов не изучены. В связи с этим нами было проведено определение

уровня фертильности, жизнеспособности, а также изучены особенности морфологического строения пыльцы указанных гибридов и ряда сортов со сложным гибридным происхождением. При этом в задачу нашего исследования входило определение возможности использования данных гибридов в селекционном процессе.

Материал и методика

Исследования проводили на коллекции черной смородины научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», лаборатории палинологии и Центре Коллективного пользования научным оборудованием «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН в 2016–2017 гг. Объектами исследования служили аллотетраплоидные смородинно-крыжовниковые гибриды: 'Jošta', 'Kroma', В 1323/3 и 3231 и отдаленные межвидовые и межподродовые (межсекционные) гибриды: *R. hudsoniana* × *R. dikuscha*; 046 *Petroc* 69; 048 *Petjancz* 33 и триплоид 'Длиннокистная ЦГЛ'. В 2017 г. в изучение были включены сорта 'Гамма', 'Кипиана' и 'Черешнева', являющиеся сложными комплексными гибридами. Подробные сведения о генетическом и эколого-географическом происхождении указанных образцов приведены в разделе «Результаты и обсуждение»

Бутоны для исследования качества пыльцы собирали в сухую ясную погоду во время массового цветения растений.

Морфологию пыльцы изучали в лаборатории палинологии БИН РАН. Для исследования с помощью светового микроскопа пыльцевые зерна обрабатывали по стандартному ацетолитному методу (Erdtman, 1952). Исследования на конфокальном лазерном сканирующем LSM-780 и сканирующем электронном микроскопах JEOL JSM – 6390 проводили в Центре Коллективного пользования БИН РАН; микроскопические исследования – в лаборатории палинологии БИН

РАН с помощью светооптического микроскопа Микмед-6 при увеличениях 20 × 10 и 40 × 10 и 100 × 10. При исследовании на конфокальном лазерном сканирующем микроскопе использовали методику Гавриловой (Gavrilova, 2014). Фертильность пыльцевых зерен изучали с помощью традиционного ацетокарминового метода. Для определения процента фертильных и стерильных пыльцевых зерен проводили подсчет числа зерен не менее, чем в 10 полях зрения. Жизнеспособность пыльцы оценивали путем ее проращивания в 15% растворе сахарозы при температуре 25°C. Жизнеспособной считали пыльцу, размер пыльцевой трубки которой через 24 часа превышал диаметр пыльцевого зерна (Pausheva, 1988).

При изучении качества пыльцы, следуя рекомендациям В. Р. Челак (Chelak, 1989), придерживались разделения понятий «фертильность» и «жизнеспособность». Фертильность рассматривали как потенциальную жизнеспособность.

Погодные условия. Развитие пыльцевых зерен считается одним из онтогенетических процессов, наиболее чувствительных к любым изменениям внешних условий и особенно температур (Koteeva et al., 2015). Работами Глуховой Н. А., Понуренко С. С. и др. (Hlukhova et al., 2016) показано, что форма и морфологические особенности пыльцы рапса зависят от условий увлажнения. Исследованиями Т. С. Николаевской, Л. В. Ветчинниковой и др. (Nikolaevskaya et al., 2009) выявлено, что качество мужского гаметофита берез зависит не только от генотипических особенностей видов, но и довольно жестко связано с колебаниями погодно-климатических характеристик (температура, влажность) в регионе произрастания растений.

Погодные условия вегетационного периода 2016 г., предшествующего закладке и дифференциации генеративной сферы растений, по нашим наблюдениям, были достаточно сложными – прохладное лето с длительными затяжными

дождями, ранняя дождливая осень, раннее выпадение снежного покрова, продолжавшегося очень короткое время и наступивший затем длительный бесснежный период с ранними морозами – все эти факторы оказали негативное воздействие на процессы формирования генеративных органов. Нами определено, что у смородинно-крыжовниковых гибридов в таких условиях заложилось единичное количество смешанных почек на побегах: 'Kroma' (10,1%); В 1323/3 (13,3%); 3231 (13,4%); 'Jošta' (16,1%). Соответственно, цветение этих образцов оценивалось как единичное.

Кроме того, затяжная холодная весна 2017 г. с возвратными заморозками во второй половине мая привела к сильному подмерзанию бутонов в выдвигающихся кистях у сортов 'Кипиана' (80%), 'Гамма' (75%). 'Длиннокистная ЦГЛ' (рис. 1). У сорта 'Черешнева' и гибрида *R. hudsonianum* × *R. dikuscha* было отмечено подмерзание отдельных бутонов в кисти; сами соцветия были короче по длине и выглядели вялыми. После второй волны заморозков, в конце мая-начале июня, произошло значительное подмерзание ветвей у смородинно-крыжовниковых гибридов (рис. 2).



Рис. 1. Подмерзание бутонов смородины во время весенних заморозков 2017 г.:

a – 'Кипиана'; b – 'Длиннокистная ЦГЛ' (НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР»)

Fig. 1. Frost-damaged flower buds of black currant cultivars in the spring of 2017:
a – 'Kipiana'; b – 'Dlinnokistnaya CGL'
(Pavlovsk and Pushkin Laboratories of VIR)

Результаты и обсуждение

Образцы, включенные в исследование, имеют различное генетическое и эколого-географическое происхождение. Аллотетраплоид 'Jošta' был создан в 70-х годах прошлого столетия в институте им. Макса Планка (ФРГ). Исходными формами служили (*R. nigrum* × *G. reclinata*) × (*R. nigrum* × *G. divaricata*). Гибрид 'Kroma' был выведен в Швеции, на сельскохозяйственной станции в Альнарпе от скрещивания (*R. nigrum* × *Grossularia*) × (*R. nigrum* × *G. nivea*). В настоящее время они получили статус сортов

и успешно культивируются в странах Западной Европы (Tikhonova et al., 2015).

Смородинно-крыжовниковые гибриды В 1323/3 и 3231 были выведены на Ист-Моллингской станции (Великобритания). Генетическое происхождение их не установлено.

Отдаленные межвидовые и межподвидовые гибриды *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*; 046 *Petroc* 69 и 048 *Petjancz* 33 были созданы А. И. Рилишкисом (Литва, Каунас). Исходными формами при получении 046 *Petroc* 69 служили *R. petraeum* × *R. procumbens*; 048 *Petjancz* 33 – *R. petraeum* × *R. janczewskii*.

Родительскими формами триплоида 'Длиннокистная ЦГЛ' ($2n = 24$) являются: 'Кызырган' (*R. altissimum*) × 'Восьмая Дэвисона' (*R. nigrum* subsp. *europaicum*). Он был получен во Всероссийском НИИ генетики и селекции плодовых растений имени И. В. Мичурина (ранее ЦГЛ им. И. В. Мичурина).



Рис. 2. Подмерзание смородино-крыжовниковых гибридов весной 2017 г. (НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР»)

Fig. 2. Frost-damaged black currant × gooseberry hybrids in the spring of 2017 (Pavlovsk and Pushkin Laboratories of VIR)

Сорта 'Гамма' и 'Кипиана', включенные в исследование, выведены во ВНИИ селекции плодовых культур (г. Орел). Они имеют сложное генетическое происхождение. Родословная этих сортов включает виды рода *Ribes* L., принадлежащие согласно системе Редера (Rehder, 1954) к трем различным секциям: *Eucoreosma* Jancz. (два подвида *Ribes nigrum* L. (*R. nigrum* subsp. *europaicum* Jancz. и *R. nigrum* subsp. *sibiricum* Wolf E.), *R. dikuscha* Fisch. ex Turcz., скандинавский экотип *R. nigrum*), *Eugrossularia* Engl. (*Grossularia reclinata* (L.) Mill.) и *Calobotrya* Spach (*R. glutinosum* Benth.). Сорт 'Черешнева' получен в НИИ садоводства УААН (г. Киев) и содержит гены *Ribes nigrum*, *R. nigrum* subsp. *europaicum*, *R. nigrum* subsp. *sibiricum*, *R. dikuscha* и *R. petiolare* Dougl.

Важнейшей особенностью указанных смородино-крыжовниковых гибридов является устойчивость к почковому клещу (*Cecidiophyes ribis* Kleb.) за счет

наличия в геноме гена *Ce*, обеспечивающего невосприимчивость к данному вредителю. Кроме того, они проявляют устойчивость к мучнистой росе и листовым пятнистостям.

Межвидовые и межподродовые гибриды, включенные в исследование, проявляют устойчивость к почковому клещу и к наиболее вредоносной в условиях Северо-Запада болезни – американской мучнистой росе (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schw.) Berk. et Curt). Кроме того, образцы *R. hudsonianum* × *R. dikuscha* и 048 *Petjancz* 33 имеют очень длинные, густые многоцветковые кисти, насчитывающие до 25–33 цветков. Они обладают высокой декоративностью и, помимо перечисленных важных для селекции признаков, могут использоваться как декоративные кустарники в садоводстве. Достаточно декоративен во время цветения и гибрид 046 *Petroc* 69 за счет необычной (ярко-розовой) окраски цветков (рис. 3).

Триплоид ‘Длиннокистная ЦГЛ’ обладает устойчивостью к мучнистой росе и почковому клещу и характеризуется длиннокистностью.

Морфология пыльцевых зерен.

Пыльцевые зерна всех исследованных таксонов (рис. 4, 5), за исключением триплоида ‘Длиннокистная ЦГЛ’, сложнопертурные; апертуры состоят из эндоапертур – пор и эктоапертурных областей различной формы. Зерна имеют сфероидальную форму, средние размеры, главным образом, от 22 до 42 мкм в диаметре. Подробные морфометрические характеристики пыльцы изученных таксонов представлены в таблице 1. В соответствии с палиноморфологическими характеристиками изученные таксоны условно объединены нами в три группы: I – тетраплоидные смородинно-крыжовниковые гибриды; II – отдаленные межвидовые и межподвидовые гибриды смородины; III – сорта ‘Гамма’, ‘Кипиана’, и ‘Черешнева’, имеющие сложное гибридогенное происхождение. Триплоид ‘Длиннокистная ЦГЛ’ занимает особое положение, не вписываясь ни в одну из указанных групп.

I группа. Пыльцевые зерна тетраплоидных смородинно-крыжовниковых гибридов ‘Kroma’, ‘Jošta’, 3231, В 1323/3 (рис 4а–4д; рис. 5а–5с) порово-оровые или (слитно) бороздно-поровые, в очертании округлые, от 27 до 42 мкм в диаметре. В образцах часто встречаются мелкие пыльцевые зерна – 10–20 мкм в диаметре (см. рис 4с; рис. 5с). Округлые поры (эндоапертуры) с ровными краями, от 2 до 8 мкм в диаметре, в количестве от 6 до 12, расположены глобально по всему пыльцевому зерну. Поры окружены эктоапертурной областью, имеющей округлую, угловатую или бороздовидную форму. Внутри одной эктоапертурной области заключено от 0 до 5 пор (чаще всего 2). У пыльцы смородинно-крыжовниковых гибридов встречаются и борозды, и поры. Соотношение длины к ширине эктоапертурных областей характеризует отмечаемый тип эктоапертур – борозд и/или пор. У представите-

лей этой группы величина этого показателя является наибольшей (рис. 6). Она варьирует в зависимости от образца от 1,0 до 5,8 и составляет в среднем 2,2...4,8 единиц. Эктоапертурные области с нечеткими, извилистыми, рваными краями, поры внутри эктоапертур часто размещены неравномерно. Эктоапертуры бороздовидной формы расположены как параллельно друг другу, так и под углом до 90°. Экзина толщиной 0,7–1,8 мкм; скульптура мезокольпиума или мезопориума неясная, гладкая или шероховатая. При исследовании в СЭМ обнаруживается почти гладкая или слабо микроперфорированная поверхность мезопориума; микроперфорации редкие, около 0,1 мкм в диаметре. Эктоапертурная область погруженная, мембрана эктоапертуры гранулярная; гранулы округлой формы, около 0,1 мкм в диаметре, располагаются плотно или на расстоянии 0,3–0,9 мкм друг от друга.

II группа. Пыльцевые зерна межвидовых и межподвидовых гибридов 048 *Petjancz 33*, *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*, 046 *Petroc 69* (см. рис 4f, j; рис. 5d–5f), главным образом, порово-оровые, очень редко у *R. hudsonianum* × *R. dikuscha* встречаются (слитно) бороздно-поровые зерна. Все зерна в очертании округлые или округло-4-5-угольные, от 16 до 35 мкм в диаметре. Наибольший разброс размеров пыльцевых зерен отмечен у *R. hudsonianum* × *R. dikuscha* (см. рис. 4f). Округлые поры (эндоапертуры) с ровными краями, от 3 до 7 мкм в диаметре, в количестве от 4 до 8, расположены глобально по всему пыльцевому зерну. Поры окружены эктоапертурной областью округлой, угловатой, очень редко бороздовидной формы; внутри одной эктоапертурной области заключена обычно 1 пора, редко от 0 до 3. Иногда две соседние округлые эктоапертурные области объединены или соединены узкой перемычкой. Соотношение длины к ширине эктоапертурных областей колеблется от 1,0 до 3,5 и составляет в среднем 1,5–1,7 единиц, что характеризует основной отмечаемый тип эктоапертур – пор (рис. 6). Экзина

толщиной 0,7–1,7 мкм, скульптура мезопориума неясная, гладкая или шероховатая. При исследовании в СЭМ обнаруживается почти гладкая или слабо микроперфорированная поверхность мезопориума, микроперфорации редкие,

около 0,1 мкм в диаметре. Эктоапертурная область погруженная; мембрана эктоапертурны гранулярная, гранулы редкие, округлой формы, около 0,1 мкм в диаметре.



a

b



c

d

Рис. 3. Отдаленные гибриды рода *Ribes* в период цветения:

a – *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*; b – 048 Petjancz 33;

c – 046 Petroc 69; d – ‘Jošta’

«Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР»)

Fig. 3. Flowering of remote hybrids in the genus *Ribes*:

a – *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*; b – 048 Petjancz 33;

c – 046 Petroc 69; d – ‘Jošta’

(Pavlovsk and Pushkin Laboratories of VIR)

Примечание: У *R. hudsonianum* × *R. dikuscha* отмечены пыльцевые зерна с мелкобородавчатой поверхностью мезопориума, без выраженной эктоапертурной области. Такие зерна обычно мельче порово-оровых с почти гладкой поверхностью. У образца 046 *Petroc 69* встречаются нераспавшиеся тетрады. По своим морфологическим характеристикам и единообразию пыльца 048 *Petjancz 33* подобна пыльце III группы.

III группа. Пыльцевые зерна сортов ‘Гамма’, ‘Кипиана’ и ‘Черешнева’ (см. рис 4j, k; рис 5g, h), являющихся сложными комплексными гибридами, сходны по своему морфологическому строению с пыльцевыми зернами большинства сортов и дикорастущих форм смородины черной – *Ribes nigrum* (Gavrilova, Tikhonova, 2013). Пыльцевые зерна порово-оровые, в очертании округлые или округло-4-5-угольные, от 22 до 37 мкм в диаметре. Округлые поры (эндоапертуры) с ровными краями, от 2,7 до 7,5 мкм в диаметре, в количестве от 4 до 6, расположены глобально по всему пыльцевому зерну. Поры окружены эктоапертурной областью округлой формы; внутри одной эктоапертурной области заключена обычно 1 пора, редко от 0 до 2 пор. Иногда две соседние округлые эктоапертурные области объединены или соединены узкой перемычкой. Соотношение длины к ширине эктоапертурных областей колеблется от 1,0 до 2,7 и составляет в среднем 1,5–1,6 единиц в зависимости от образца, что характеризует основной отмечаемый тип эктоапертур – пор (см. рис. 6). Экзина толщиной 0,7–1,0 мкм, скульптура мезопориума неясная, гладкая или шероховатая. При исследовании в СЭМ обнаруживается почти гладкая или слабо микроперфорированная поверхность мезопориума; микроперфорации редкие, около 0,1 мкм в диаметре. Эктоапертурная область погруженная, мембрана эктоапертуры гранулярная, гранулы редкие, округлой формы, около 0,1 мкм в диаметре. Сорта ‘Гамма’ и ‘Кипиана’, в геноме которых

присутствуют гены крыжовника *Grossularia reclinata*, не имеют характерных для данного рода палиноморфологических особенностей, выраженных в наличии борозд.

‘Длиннокистная ЦГЛ’. Пыльцевые зерна триплоида ‘Длиннокистная ЦГЛ’ (см. рис. 4e, g, h; рис. 5i), который по своим морфометрическим характеристикам не вписывается ни в одну из перечисленных групп, главным образом, поровые с простыми апертурами; редко выражена эктоапертурная область неясной формы, часто занимающая половину зерна. В этом случае зерна можно описать как сложноапертурные. Пыльца разноразмерная, в среднем 21,2 мкм, с диапазоном варьирования от 14,3 до 32,9 мкм в диаметре. Поры округлые или овальные, с ровными краями, в количестве от 4 до 6, расположены глобально по всему пыльцевому зерну. Диаметр их составляет в среднем 3,2 мкм с колебаниями от 1,6 до 5,8 мкм. Поверхность мезопориума бородавчатая; бородавки разноразмерные, от 0,1 до 10,3 мкм по высоте/диаметру. Встречаются пыльцевые зерна как с мелкими, так и в основном с крупными бородавками (см. рис. 4h). Бородавчатые зерна имеют утолщенную экзину, толщина которой составляет от 0,8 до 2,6 мкм и значительно колеблется в зависимости от структуры поверхности.

На рисунке 4 (a–c) показаны зерна, главным образом, с бороздовидными эктоапертурными областями, включающими 2, реже 3 поры. Редко соседние округлые эндоапертурные области сливаются (a) или одна округлая область содержит 1 пору (c).

Порово-оровые пыльцевые зерна (f, i, j) имеют округлые эндоапертурные области с расположенной, главным образом, в центре одной порой, редко без пор; иногда соседние округлые эндоапертурные области сливаются (j). На рисунке изображена пыльца аномальная (g) и аномальная наряду с нормальной (f). Оптические срезы показывают

структуру экзины нормальных (к) и аномальных бородавчатых (h) зерен.

На рисунке 5 (а–с) показаны зерна, главным образом, с бороздовидными эктоапертурными областями, включающими 2, реже 3 поры. Порово-оровые

пыльцевые зерна (d, c, g, h) имеют округлые эндоапертурные области с расположенной, главным образом, в центре одной порой, редко без пор. На рисунке изображена пыльца аномальная (i) и аномальная наряду с нормальной (f).

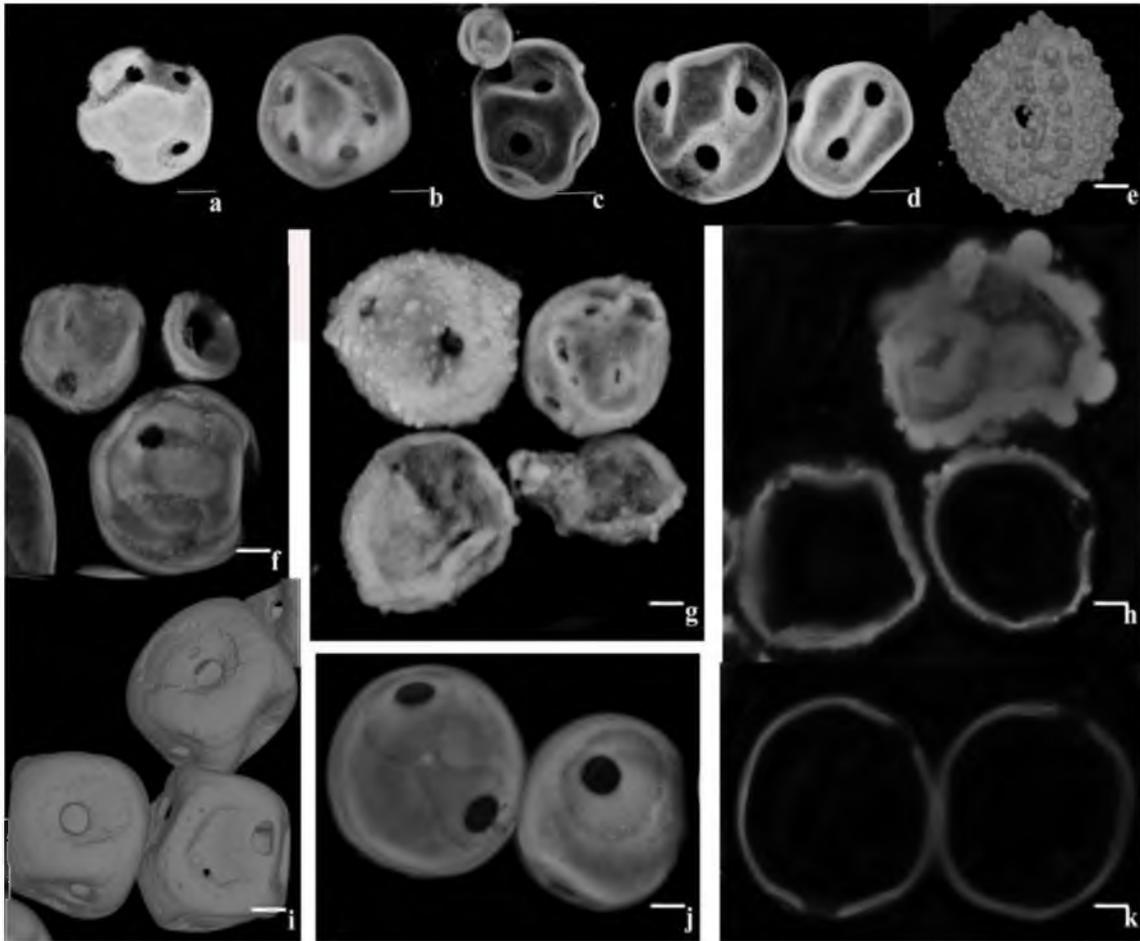


Рис. 4. Микрофотографии пыльцевых зерен, полученные с помощью конфокального лазерного микроскопа:

a – ‘Kroma’, b – ‘Jošta’, c – 3231, d – В 1323/3, e, g, h – ‘Длиннокистная ЦГЛ’, f – *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*, i – 048 *Petjancz* 33, j, k – ‘Черешнева’; a-g, i, j – общий вид реконструированных пыльцевых зерен, h, k – оптические срезы через пыльцевые зерна. Масштабная линейка: a–d 10 мкм, e–k 5 мкм.

Fig. 4. Microphotos of pollen grains made with a confocal laser scanning microscope:

a – ‘Kroma’, b – ‘Jošta’, c – 3231, d – В 1323/3, e, g, h – ‘Dlinnokistnaya CGL’, f – *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*, i – 048 *Petjancz* 33, j, k – ‘Chereshneva’, a–g, i, j – view of the reconstructed pollen grains; h, k – optical sections across pollen grains. Scale bar: a–d 10 μm, e–k 5 μm.

Таблица 1. Морфологическая и морфометрическая характеристика пыльцевых зерен отдаленных гибридов и сортов рода *Ribes*
Table 1. Pollen morphological and morphometric characteristics of remote hybrids and varieties in the genus *Ribes*

Название образца	Диаметр, μm \bar{x} min-max	Поры		Эктоапертурная область			Экзина, μm
		Кол-во (шт.)	Диаметр, μm \bar{x} min-max	Длина, μm min-max	Ширина, μm min-max	Соотношение: длина/ширина	
Jošta	<u>36,5</u> 29,1–41,9	6–12	<u>3,9</u> 2,2–50,7	13,0–33,9	1,4–9,8	<u>3,6</u> 2,1–5,4	0,7–1,5
B 1323/3	<u>35,3</u> 29,9–39,9	6–12	<u>6,3</u> 5,2–7,0	27,0–35,9	3,1–13,4	<u>4,8</u> 3,1–5,8	0,7–1,2
3231	<u>35,0</u> 33,0–37,0	6–12	<u>6,3</u> 5,4–8,0	14,3–24,6	3,9–12,5	<u>2,2</u> 1,1–3,1	0,8–1,4
Kroma	<u>33,5</u> 27,6–39,4	6–12	<u>3,4</u> 2,0–4,7	8,9–25,3	1,8–8,9	<u>2,8</u> 1,0–4,9	1,1–1,8
048 <i>Petjancz</i> 33	<u>31,2</u> 26,4–34,8	6	<u>5,3</u> 3,0–6,7	12,9–19,7	7,6–14,9	<u>1,6</u> 1,1–2,6	0,7–1,1
046 <i>Petroc</i> 69	<u>30,4</u> 26,4–33,5	4–6	<u>4,5</u> 3,4–5,5	9,3–19,0	8,1–15,0	<u>1,5</u> 1,0–2,1	0,7–1,7
<i>R. hudsonianum</i> × <i>R. dikuscha</i>	<u>26,8</u> 16,5–34,9	4–8	<u>5,1</u> 3,8–6,7	13,5–31,5	8,9–14,1	<u>1,7</u> 1,1–3,5	0,6–1,4
Гамма	<u>31,9</u> 28,4–36,9	5–6	<u>4,9</u> 3,8–7,5	9,0–12,0	8,7–11,7	<u>1,5</u> 1,0–2,2	0,7–1,0
Черешнева	<u>30,1</u> 28,2–32,7	6	<u>4,2</u> 2,7–5,6	11,5–27,2	3,8–14,9	<u>1,6</u> 1,1–2,3	0,9
Кипиана	<u>27,3</u> 22,0–30,9	6	<u>5,6</u> 4,3–6,9	11,1–25,8	9,4–12,5	<u>1,5</u> 1,1–2,7	0,7–0,9
Длиннокистная ЦГЛ	<u>21,2</u> 14,3–32,9	4–6	<u>3,2</u> 1,6–5,8	Эктоапертурная область не видна. Мезопориум бородавчатый. Бородавки 0,1–10,3 μm			0,8–2,6

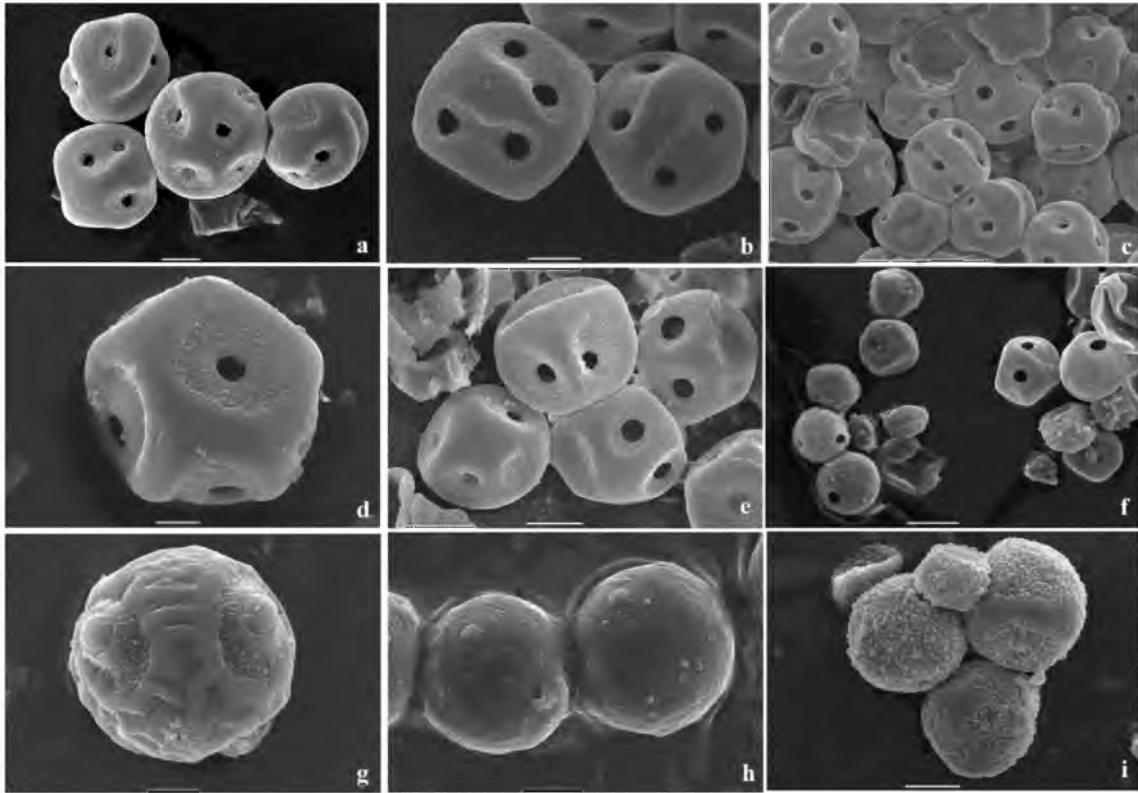


Рис. 5. Микрофотографии пыльцевых зерен, полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа:

a – В 1323/3, b – 3231, c – ‘Jošta’, d – 048 *Petjancz 33*, e – 046 *Petroc 69*, f – *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*, g – ‘Черешнева’, h – ‘Кипиана’, i – ‘Длиннокистная ЦГЛ’.
Масштабная линейка: a–c, e, h, i – 10 мкм, d, g – 5 мкм, f – 20 мкм.

Fig. 5. Microphotos of pollen grains made with a scanning electron microscope:
a – В 1323/3, b – 3231, c – ‘Jošta’, d – 048 *Petjancz 33*, e – 046 *Petroc 69*, f – *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*, g – ‘Chereshneva’, h – ‘Kipiana’, i – ‘Dlinnokistnaya CGL’.
Scale bar: a–c, e, h, i – 10 μm, d, g – 5 μm, f – 20 μm.

Фертильность и жизнеспособность пыльцы. Определение фертильности пыльцы, проведенное нами в 2016 г., показало, что доля морфологически зрелой (фертильной) пыльцы от общего количества просмотренных пыльцевых зерен составила в зависимости от образца 5,5–92,2% (табл. 2). Наиболее высокий уровень фертильности (92,2%) наблюдался у образца с правильным расположением апертур – 048 *Petjancz 33*. Достаточно высокая степень морфологически зрелой пыльцы (82,9–87,1%) была характерна для гибридов с большим количеством пыльцевых зерен, отклоняющихся от типичных с правильными апертурами – *R. hudsonianum* × *R. dikuscha* и смородинно-крыжовнико-

вого гибрида В 1323/3. Остальные смородинно-крыжовниковые гибриды характеризовались также достаточно высоким уровнем фертильности (65,5–76,9%). У образцов с неправильным расположением апертур (046 *Petroc 69*) показатель фертильности был относительно невысоким (50,4%). Самый низкий уровень фертильности был свойственен триплоиду ‘Длиннокистная ЦГЛ’, у которого обнаружены морфологически аномальные пыльцевые зерна (Gavrilova, Tikhonova, 2016). Характерные состояния пыльцы в полях зрения микроскопа от высокого уровня фертильности к низкому показаны на рисунке 7. В основном неокрашенными оставались мелкие зерна (10–15 мкм в диаметре). Стерильные пыльцевые зерна

под микроскопом выглядели сморщенными, деформированными, мелкими и средними (*R. hudsonianum* × *R. dikuscha*). В 2017 г. доля фертильной пыльцы составила в зависимости от образца 48,2% (*R. hudsonianum* × *R. dikuscha*) – 91,9% (048 *Petjancz* 33). У сортов с обогащенной генетической наследственностью

(‘Гамма’, ‘Кипиана’ и ‘Черешнева’) уровень фертильности пыльцы составил 79,4; 50,3 и 48,8%, соответственно (см. табл. 2). Самая низкая потенциальная жизнеспособность пыльцы (0,99%) наблюдалась у триплоида ‘Длиннокистная ЦГЛ’.

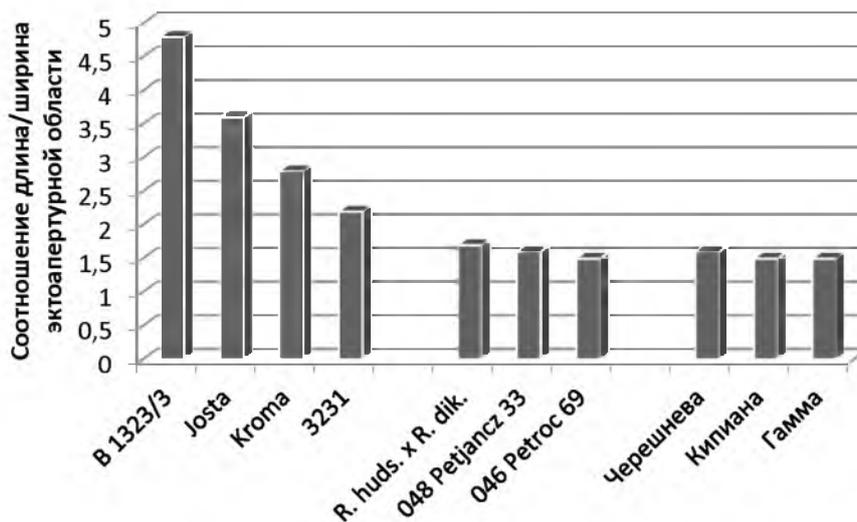


Рис.6 Характеристика исследованных образцов по соотношению длина/ширина эктоапертурных областей

Fig. 6. Characteristics of the investigated samples according to the length/width ratio in ectoapertural areas

Следует отметить, что в 2017 г. по сравнению с предыдущим, 2016 годом, в связи с описанными выше сложными погодными условиями произошло снижение уровня фертильности у ряда исследуемых образцов на 15% (B 1323/3) – 38,9% (*R. hudsonianum* × *R. dikuscha*) (см. табл. 2). Стабильными и высокими в исследуемые годы остались значения показателя у образца 048 *Petjancz* 33 ($V = 0,22\%$) (см. табл. 2). Достаточно высокие и стабильные значения признака имели смородинно-крыжовниковые гибриды ‘Josta’ ($V = 0,41\%$) и ‘Kroma’ ($V = 1,39\%$). У образцов 3231 и отдаленного межподродового гибрида 046 *Petros* 69 наблюдалось незначительное увеличение уровня фертильности (на 17,8 и 5,1%, соответственно) (рис. 8). Важными

характеристиками качества пыльцы являются длина пыльцевой трубки и скорость ее роста, поскольку именно они обеспечивают тот или иной уровень конкурентоспособности при прорастании на рыльце пестика (Nikolaevskaya et al., 2009). Жизнеспособность пыльцы изученных гибридов в исследуемые годы была существенно ниже уровня фертильности. В оба исследуемых года величина этого показателя не превысила 30%. Прорастание пыльцевых зерен носило сходный характер – появление пыльцевых трубок отмечено уже спустя 4 часа после посева пыльцы на питательную среду, однако, в 2016 г. количество проросших пыльцевых трубок спустя сутки оставалось таким же, как и через 4 часа. В 2017 г. прорастание пыльцевых зерен имело иные особенности.

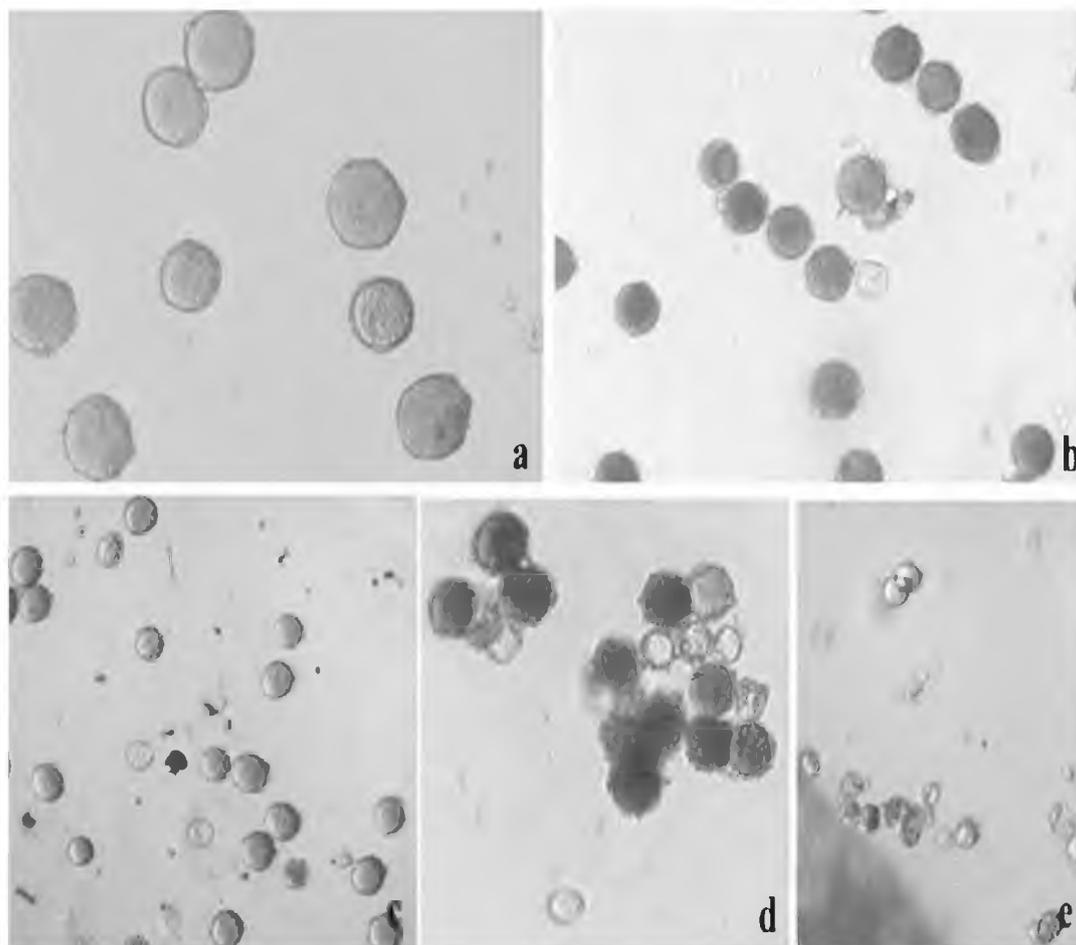


Рис. 7 Фертильность пыльцевых зерен:

a – 3231, b – 048 *Petjancz 33*, c – ‘Kroma’, d – 046 *Petroc 69*, e – *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*; a, b – x 400, c-e – x 200

Fig. 7. Fertility of pollen grains:

a – 3231, b – 048 *Petjancz 33*, c – ‘Kroma’,
d – 046 *Petroc 69*, e – *R. hudsonianum* × *R. dikuscha*; a, b – x 400, c-e – x 200

Появление пыльцевых трубок спустя 4 часа после посева на питательную среду наблюдалось у смородинно-крыжовниковых гибридов ‘Josta’ и 3231, межподвидовых гибридов 046 *Petroc 69*, 048 *Petjancz 33* и сорта Черешнева. При этом у межвидового гибрида 048 *Petjancz 33* и аллотетраплоида В 1323/3 отмечено прорастание единичных пыльцевых зерен, длина пыльцевых трубок которых не превышала диаметр пыльцевого зерна. В то же самое время у образца 046 *Petroc 69* отмечено прорастание 14,5% пыльцевых зерен, трубки которых по длине намного превышали диаметр пыльцевого зерна. Спустя сутки у большинства образцов количество

проросших пыльцевых трубок увеличилось и составило 2,6% (В 1323/3) – 30% (046 *Petroc 69*). У межвидового гибрида *R. hudsonianum* × *R. dikuscha* пыльцевые зерна не прорастали, что, вероятно, связано с нарушениями процессов формирования генеративной сферы при возвратных весенних заморозках. У триплоида ‘Длиннокистная ЦГЛ’, характеризующегося морфологически аномальной, разнородавчатой и стерильной на 97,8% пыльцой, проросших зерен отмечено не было. Подобные стерильные разнородавчатые пыльцевые зерна обнаружены нами также у гибридов фиалок (Gavrilova, unpubl.).

Таблица 2. Количественное содержание фертильных и стерильных пыльцевых зерен (п.з.) у исследованных образцов рода *Ribes*
Table 2. The percentage of fertile and sterile pollen grains in the studied samples of the genus *Ribes*

Название образца	Год исследования	Количество просмотренных пыльцевых зерен, шт.	Фертильные п.з				Аномальные п.з	
			Общее количество, шт.	% от общего количества	$X \pm S_x$	Коэффициент вариации (V), %	Общее количество, шт.	% от общего количества
048 <i>Petjancz 33</i>	2016	591	545	92,2	92,1±0,2	0,22	46	7,8
	2017	382	351	91,9			31	8,1
<i>R. hudsonianum</i> × <i>R. dikuscha</i>	2016	271	236	87,1	67,7±19,5	40,6	35	12,9
	2017	226	109	48,2			117	51,8
В 1323/3	2016	382	317	82,9	75,4 ± 7,5	14,1	65	17,1
	2017	321	218	67,9			103	32,1
Крома	2016	515	396	76,9	76,2±0,75	1,39	119	23,1
	2017	329	248	75,4			81	24,6
Jošta	2016	529	360	68,1	68,3±0,2	0,41	169	31,9
	2017	378	259	68,5			119	31,5
3231	2016	589	386	65,5	74,4±8,9	16,9	203	34,5
	2017	408	340	83,3			68	16,7
046 <i>Petroc 69</i>	2016	641	323	50,4	52,9±2,6	6,8	318	49,6
	2017	458	254	55,5			204	44,5
Длиннокистная ЦГЛ	2016	897	49	5,5	3,3±2,2	97,8	848	94,5
	2017	101	1	0,99			100	99,01
Гамма	2017	238	189	79,4	–	–	49	20,6
Черешнева	2017	145	73	50,3	–	–	72	49,7
Кипиана	2017	205	100	48,8	–	–	105	51,2

Доля проросшей пыльцы от уровня ее фертильности составила в зависимости от образца 0,0 (*R. hudsonianum* × *R. dikuscha*, 'Длиннокистная ЦГЛ') – 54,1% (*046 Petroc 69*) (табл. 3).

Из таблицы 3 следует, что практически все изученные образцы, в особенности, высокосамоплодные сорта 'Кипиана', 'Гамма' и 'Черешнева' характеризуются низкими значениями показателя, что вполне объяснимо сложившимися сложными погодными условиями 2017 г. Тем не менее, можно заметить, что сравнительно невысокий уровень фертиль-

ности образца *046 Petroc 69* компенсируется большей энергией прорастания и, напротив, при высокой фертильности образцы *048 Petjancz 33* и 'Крома' характеризуются невысокой энергией прорастания. Из всех смородинно-крыжовниковых гибридов самые низкие величины показателя имеют 'Крома' и В 1323/3, для которых условия перезимовки, по видимому оказались наиболее сложными, что внешне проявилось в большей степени подмерзания вегетативных органов, меньшем количестве заложившихся смешанных почек, и, соответственно, меньшей силе цветения.

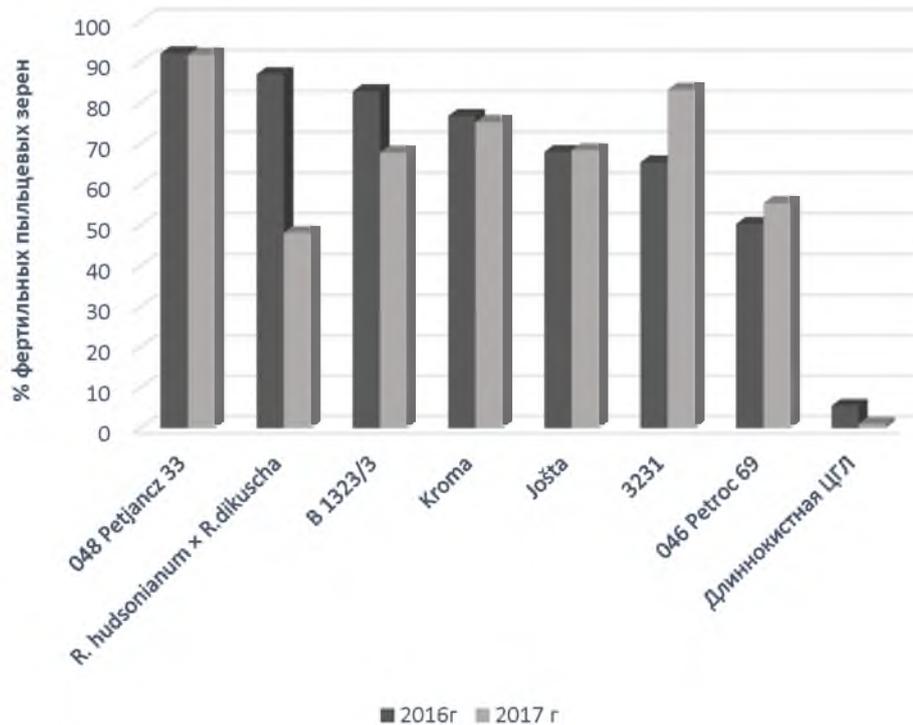


Рис. 8. Уровень фертильности пыльцы изучаемых образцов
Fig. 8. Pollen fertility level in the studied samples

Заключение

Проведенные исследования позволили установить, что изученные отдаленные гибриды семейства Grossulariaceae, в том числе тетраплоидные, за исключением триплоидного образца 'Длиннокистная ЦГЛ' обладают высоким уровнем фертильности, что свидетельствует о возможности их использования в селекции.

По морфологии пыльцевых зерен можно сделать определенные выводы о возможной фертильности пыльцы. Одноразмерные, одинаковые, правильной формы зерна, как у 048 Petjancz 33 чаще всего высокофертильны. У более крупных и разнообразных по строению апертур пыльцевых зерен (смородинно-крыжовниковые гибриды) фертильность высокая и стабильная; стерильными оказываются мелкие (в 2–3 раза мельче обычных) пыльцевые зерна. У образцов с разноразмерной пыльцой (*R. hudsonianum* × *R. dikuscha*, 'Длиннокистная ЦГЛ') фертильность ниже или существенно ниже.

Сорта 'Гамма' и 'Кипиана', в геноме которых присутствуют гены крыжовника *Grossularia reclinata*, не имеют характерных для данного рода палиноморфологических особенностей, выраженных в наличии борозд, в то время как у смородинно-крыжовниковых гибридов, наряду с порово-оровыми, встречаются и бороздно-оровые пыльцевые зерна, типичные для рода *Grossularia*.

Морфологически стерильность пыльцевых зерен выражена не только и не столько в размерах пыльцы, как в аномалиях строения оболочки. Так, выявленные зерна с утолщенной оболочкой, бороздчатой экзиной (*R. hudsonianum* × *R. dikuscha*, 'Длиннокистная ЦГЛ') являются нежизнеспособными. Пыльцевые зерна в нераспавшихся тетрадах стерильны (046 Petroc 69). Выявлена положительная корреляция между диаметром пыльцевого зерна и фертильностью ($r = 0,77$). Умеренная положительная корреляция ($r = 0,56$) существует между диаметром пор и фертильностью.

Таблица 3. Количество проросшей пыльцы от уровня ее фертильности, %
Table 3. The amount of germinated pollen compared with the level of its fertility, %

Образец	Доля проросшей пыльцы от уровня фертильности, %
046 <i>Petroc</i> 69	54,1
Jošta	31,9
3231	31,7
Кипиана	30,1
Гамма	20,3
048 <i>Petjancz</i> 33	14,3
Крома	13,9
Черешнева	13,7
В 1323/3	3,8
<i>R. hudsonianum</i> × <i>R. dikuscha</i>	0,0
Длиннокистная ЦГЛ	0,0

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 15-04-06386_а. *Морфологические исследования проводились в рамках госзадания БИН РАН, тема № 0126-2014-0006.*

References/Литература

- Buglova L. V.* Pollen grain fertility, viability and optimal preservation period in the genus *Trollius* (Ranunculaceae) // *Botan. zhurn.* 2015, vol. 100, no. 3, pp. 270–277 [in Russian] (*Буглова Л. В.* Фертильность, жизнеспособность и оптимальные сроки хранения пыльцы представителей рода *Trollius* (Ranunculaceae) // *Ботан. журн.*, 2015. Т. 100. № 3. С. 270–277).
- Buchenkov I E.* Creation of initial and breeding material of currant and gooseberry on the basis of remote hybridization and autopolyploidy // *Avtoref. dis. ... cand. Agricultural Sciences. Zhodino*, 1998, 20 p. [in Russian] (*Бученков И. Э.* Создание исходного и селекционного материала смородины и крыжовника на основе отдаленной гибридизации и автополиплоидии // *Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Жодино*, 1998. 20 с.).
- Buchenkov I E., Ryshkel O. S., Ryshkel' I. V.* Analysis of autotetraploid forms of features of *Ribes nigrum*, *Ribes rubrum*, *Grossularia reclinata* // *Agriculture – problems and perspectives: scientific works. Grodno*, 2015, vol. 29, pp. 31–38 [in Russian] (*Анализ признаков автотетраплоидных форм *Ribes nigrum*, *Ribes rubrum*, *Grossularia reclinata* (Бученков И. Э., Рышкель О. С., Рышкель И. В. // *Сельское хозяйство – проблемы и перспективы: сб. науч. тр. Гродно* 2015. Т. 29. С. 31–38).*
- Gavrilova O. A.* Application of confocal laser scanning microscope for pollen wall morphology study // *Botan. zhurn.*, 2014, vol. 99, no 10, pp. 113–1147 [in Russian] (*Гаврилова О. А.* Применение конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ) для исследования морфологии оболочки пыльцевых зерен // *Ботан. журн.*, 2014. Т. 99. № 10. С. 113–1147).
- Gavrilova O. A., Tikhonova O. A.* Diversity of pollen grain shapes, and their distribution across some Grossulariaceae species and hybrids // *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science. Experimental biology. Petrozavodsk*, 2013, no. 3, pp. 82–92 [in Russian] (*Гаврилова О. А., Тихонова О. А.* Разнообразие форм пыльцевых зерен и их распределение у некоторых видов и гибридов крыжовниковых // *Тр. Карельского научного центра РАН. Петрозаводск*, 2013. № 3. С. 82–92).
- Gavrilova O. A., Tikhonova O. A.* The quality of pollen of species and remote hybrids in the family Grossulariaceae DC // "Advances in current natural sciences" electronic journal., 2016, no 12, pp. 68–73 [in Russian] (*Гаврилова О. А., Тихонова О. А.* Качество пыльцы видов и отдаленных гибридов в семействе Grossulariaceae DC // *Электронный журнал «Успехи современного естествознания»*. 2016. № 12. С. 68–73).

- Dubrovskii M. L.* The in vitro study of the viability of the male gametophyte in forms of the currant with different levels of ploidy // *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii*. Moscow, 2011, vol. 26, pp. 38–43 [in Russian] (*Дубровский М. Л.* Изучение in vitro жизнеспособности мужского гаметофита у форм смородины разного уровня плоидности // *Плодоводство и ягодоводство России*. М., 2011. Т. 26. С. 38–43).
- Dubrovskii M. L., Lyzhin A. S., Van-Uinkan N. Yu.* Morphological variability of pollen as a consequence of microsporogenesis disorders // *Plodovodstvo i yagodovosto Rossii*. Moscow, 2013, vol. 37, no. 1, pp. 98–103 [in Russian] (*Дубровский М. Л., Лыжин А. С., Ван-Ункан Н. Ю.* Морфологическая разнокачественность пыльцы как следствие нарушений микроспорогенеза // *Плодоводство и ягодоводство России*. М., 2013. Т. 37. № 1. С. 98–103).
- Keep E.* Black currant and gooseberry // In: *Breeding of fruit culture*. Moscow: Kolos, 1981, pp. 274–371 [in Russian] (*Кип Е.* Смородина и крыжовник // В кн.: *Селекция плодовых растений*. М.: Колос, 1981. С. 274–371).
- Koteeva N. K., Mirgorodskaya O. V., Bulysheva M. M., Mirislavov E. A.* Pollen development in *Ribes nigrum* (Grossulariaceae) under low temperature // *Botan. zhurn.*, 2015, vol. 100, no 10, pp. 1001–1014 [in Russian] (*Котеева П. Л., Миргородская О. И., Бульшиева М. М., Мирославов Е. А.* Формирование пыльцы *Ribes nigrum* (Grossulariaceae) при низких температурах // *Ботан. журн.*, 2015. Т. 100. № 10. С. 1001–1014).
- Nikitin V. V.* Hybridization in the genus *Viola* (Violaceae) // *Bot. zhurn.*, 2007, vol. 92, no. 2. pp. 221–227 [in Russian] (*Никитин В. В.* Гибридизация в роде *Viola* (Violaceae) // *Ботан. журн.*, 2007. Т. 92. № 2. С. 212–227).
- Nikolaevskaya T. S., Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Lebedeva O. N.* Study of pollen in native and introduced *Betula L.* species in Karelia // *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science. Experimental biology*. Petrozavodsk, 2009, no 4, pp. 90–95 [in Russian] (*Николаевская Т. С., Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Лебедева О. Н.* Изучение пыльцы у аборигенных и интродуцированных в условиях Карелии представителей рода *Betula L.* // *Тр. Карельского научного центра РАН*. Петрозаводск, 2009. № 4. С. 90–95).
- Pausheva Z. P.* Workshop on Cytology of plants. Moscow: Agropromizdat. 1988. 271 p. [in Russian] (*Паушева З. А.* Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат. 1988. 271 с.).
- Sedyshcheva G. A., Gorbacheva N. G.* Microsporogenesis and embryo sac formation in a tetraploid form of ‘Melba’ (4×) // *Advance of sortiment and plant technology of fruit and berry crops*. Orel, 2010, pp. 207–210 [in Russian] (*Седьшиева Г. А., Горбачева Н. Г.* Микроспорогенез и формирование зародышевого мешка у тетраплоидной формы сорта «Мелба» (4×) // *Совершенствование сортимента и технологий возделывания плодовых и ягодных культур* / *Мат-лы межд. научно-практ. конф.* Орел, 2010. С. 207–210).
- Tikhonova O. A.* Self-fertility of black currant cultivars. // "Contemporary horticulture" electronic journal. Orel, 2015. no. 1, pp. 39–53 {vniispk.ru} [in Russian] (*Тихонова О. А.* Самоплодность сортов черной смородины // *Электронный журнал «Современное садоводство»*. Орел, 2015. № 1. С. 39–53).
- Tikhonova O. A., Gavrilova O. A., Pupkova N. A.* Morpho-biological features of black currant – gooseberry hybrids in the North-West of Russia. // *Contemporary horticulture electronic journal*. Orel, 2015, no. 4, pp. 42–60 {journal.vniispk.ru} [in Russian] (*Тихонова О. А., Гаврилова О. А., Пупкова Н. А.* Морфо-биологические особенности смородинно-крыжовниковых гибридов на Северо-Западе России // *Электронный журнал «Современное садоводство»*. Орел, 2015. № 4. С. 42–60).
- Ulyanovskaya E. V., Kovaleva V. V., Mokhno V. S.* Cyto-embriological estimate of breeding material // In: *Contemporary methodological aspects of the organization of breeding process in horticulture and viticulture*. Krasnodar, 2012, pp. 205–219 [in Russian] (*Ульяновская Е. В., Ковалева В. В., Мохно В. С.* Цито-эмбриологическая оценка селекционного материала // В кн.: *Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве*. Краснодар, 2012. С. 205–219).
- Chelak V. R.* Biological features of pollen – viability, fertility and sterility // *Botanical investigation*. Kishinev, 1989, no 4, pp. 31–38 [in Russian] (*Челак В. Р.* Биологические

- свойства пыльцы – жизнеспособность, фертильность и стерильность // Ботанические исследования. Кишинев, 1989. № 4. С. 3–38).
- Shchekochichina E. V.* Using of inbreeding in black currant breeding // Avtoref. Dis. ... Cand. Agricultural Sciences. Michurinsk, 2008. 22 p. [in Russian] (*Щекочихина Е. В.* Использование инбридинга в селекции смородины черной // Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Мичуринск, 2008. 22 с).
- Yandovka L. F.* Pollen fertility in *Cerasus* и *Microcerasus* species (Rosaceae) // Agrarnii vestnik Urala, 2010. no 6 (72). pp. 5–61. [in Russian] (*Яндовка Л. Ф.* Фертильность пыльцы у видов *Cerasus* и *Microcerasus* (Rosaceae) // Аграрный вестник Урала. 2010. № 6 (72). С. 58–61).
- Yandovka L. F., Papikhin R. V.* Microsporogenesis in the *Pyrus*, *Malus*, *Cerasus*, *Microcerasus* varieties and their hybrids // Sel'skokhozyaistvennaya biologiya, 2012, no. 1, pp. 1–8 [in Russian] (*Яндовка Л. Ф., Папихин Р. В.* Микроспорогенез у видов *Pyrus*, *Malus*, *Cerasus* и их гибридов (Rosaceae) // Сельскохозяйственная биология. 2012. № 1. С. 1–8).
- Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. // Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.
- Hlukhova N. A., Ponurenko S. G., Zmievska Ye. A.* Peculiarities of winter Rape pollen formation in the Eastern forest-steppe of Ukraine // Селекція і насінництво, 2016, випуск 110, pp. 36–44 [in Ukraine] (*Глухова Н. А., Понуренко С. С., Змієвська О. А.*) Особливості утворення пилку зипаком озимим в умовах східного лісостепу України // Селекція і насінництво. 2016. Випуск 110. pp. 36–44).
- Rehder A.* Manual of cultivated trees and shrubs. New York: Macmillan, 1954, 996 p.