

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 581.331.2
DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-017



Развитие пыльника и пыльцевого зерна у спонтанных естественных эгилопсно-пшеничных гибридов (*Aegilops biuncialis* × *Triticum* sp.)

А. А. Торшилова¹, Ж. В. Ивасенко¹, Г. Е. Титова¹, Н. Н. Чикида²

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

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Алла Анатольевна Торшилова, phoenix62@binran.ru

Актуальность. Впервые на Дагестанской опытной станции ВИР получены плодовые эгилопсно-пшеничные гибриды (СГ), материнской формой одного из которых является *Aegilops biuncialis* Vis. (геномной структуры UM). Данные гибриды нуждаются в анализе различных характеристик, в том числе эмбриологических, способствующих пониманию их природы, оценке репродуктивного потенциала и пополнению сведений по эмбриологии рода *Aegilops* L. Цель работы – выявление особенностей развития пыльника у двух линий эгилопсно-пшеничных гибридов в сравнении с их отцовской формой (*Triticum* L.).

Материалы и методы. Исследовали две линии (7 и 9) эгилопсно-пшеничных гибридов из коллекции ВИР с различной морфологией колоса. Растения выращивали на территории Ботанического сада БИН РАН. Развитие пыльников изучали с помощью методов цитозембриологии и сканирующей электронной микроскопии.

Результаты. Пыльники у обеих линий 4-гнездные. Сформированная стенка микроспорангиев 4-слойная, в зрелом пыльнике – 2-слойная. Микроспорогенез сукцессивного типа, тетрады микроспор изобилатеральные, с различной толщиной каллозных оболочек и отсутствием каллозных гребней к центру гнезда. Однако также отмечены единичные линейные, Т-образные и зигзагообразные тетрады. Пыльцевые зерна 3-клеточные. Процессы микроспоро- и микрогаметофитогенеза в целом протекают нормально, хотя в отдельных пыльниках, особенно линии 9, выявлены аномалии развития: отставание хромосом в анафазе мейотических делений, присутствие стерильной пыльцы, многоядерных микроспор, пыльцы с дополнительными ядрами и др.

Заключение. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у обеих линий эгилопсно-пшеничных гибридов сходно с таковым у *Triticum*. Исключение составляют разнообразное строение тетрад микроспор и отсутствие в них каллозных гребней, характерных для пшениц и, возможно, наследуемых от *A. biuncialis*. Выявленные аномалии развития, вероятно, существенно не влияют на качество пыльцы исследуемых линий, что указывает на возможность их использования в селекции.

Ключевые слова: микроспорангий, микроспорогенез, микрогаметофитогенез, аномалии развития

Благодарности: работа выполнена по проекту Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР): «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве» (FGEM-2022-0009), а также в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН) по теме № 124013100862-0.

В работе использовано оборудование Центра коллективного пользования «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН (Санкт-Петербург).

Для цитирования: Торшилова А.А., Ивасенко Ж.В., Титова Г.Е., Чикида Н.Н. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у спонтанных естественных эгилопсно-пшеничных гибридов (*Aegilops biuncialis* × *Triticum* sp.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2026;187(1):228-237. DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-017

Прозрачность финансовой деятельности: авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

© Торшилова А.А., Ивасенко Ж.В., Титова Г.Е., Чикида Н.Н., 2026

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

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-017

Anther and pollen grain development in spontaneous natural *Aegilops*-wheat hybrids (*Aegilops biuncialis* × *Triticum* sp.)

Alla A. Torshilova¹, Zhanna V. Ivashenko¹, Galina E Titova¹, Nadejda N. Chikida²

¹ Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

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

Corresponding author: Alla A. Torshilova, phoenix62@binran.ru

Background. Dagestan Experiment Station of VIR for the first time obtained *Aegilops*-wheat hybrids. *Aegilops biuncialis* Vis. (UM genomic structure) served as the maternal form for one of them. These hybrids required an analysis of their embryological characteristics to understand their nature and assess their reproductive potential. The objective was to identify specific features of the anther development in two *Aegilops*-*Triticum* hybrid lines versus their paternal parent (*Triticum* L.).

Materials and methods. Two lines (7 and 9, differing in ear morphology) of *Aegilops*-wheat hybrids from the VIR collection were studied. Plants were grown in the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute. Anther development was studied by cytoembryological methods and scanning electron microscopy.

Results. The anthers of both lines were 4-loculated. The formed microsporangia wall was 4-layered; in a mature anther it was 2-layered. Microsporogenesis was of the successive type; the microspore tetrads were isobilateral, with variable callose wall thickness and the absence of callose ridges toward the locule's center. However, linear, T-shaped, and zigzag tetrads also occurred. Pollen grains were 3-celled. Microsporogenesis and microgametophytogenesis proceeded normally, although some anthers (especially in line 9) manifested anomalies of development: lagging chromosomes in the anaphase of meiotic divisions, presence of sterile pollen, multinuclear microspores, pollen grains with additional nuclei and pores, etc.

Conclusion. Anther and pollen grain development in both *Aegilops*-*Triticum* hybrid lines was similar to that of *Triticum*. The only difference was the more variable structure of their microspore tetrads and the absence of callose ridges typical of wheat: it could be inherited from *A. biuncialis*. The identified developmental anomalies are not likely to affect significantly the pollen quality in the studied hybrids, suggesting that they may be useful for breeders.

Keywords: microsporangium, microsporogenesis, microgametophytogenesis, developmental anomalies

Acknowledgments: this work was carried out under the project of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR): "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production" (FGEM-2022-0009), as well as under the state task assigned to the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (BIN RAS), Topic No. 124013100862-0.

The work utilized equipment from the Shared Use Center *Cellular and Molecular Technologies for the Study of Plants and Fungi* of the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg).

For citation: Torshilova A.A., Ivashenko Zh.V., Titova G.E., Chikida N.N. Anther and pollen grain development in spontaneous natural *Aegilops*-wheat hybrids (*Aegilops biuncialis* × *Triticum* sp.). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2026;187(1):228-237. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-017

Financial transparency: the authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors or their employers.

Введение

Современные сорта продовольственной пшеницы имеют в своей основе ограниченное генетическое разнообразие, так как селекционеры используют высокопродуктивные сорта, чьи хозяйственно полезные признаки к настоящему времени достигли максимального выражения. Кроме того, такой подход к селекционному материалу актуализирует поиск новых путей к решению задач повышения урожайности, его стабильности и устойчивости к абиотическим и биотическим факторам среды.

Многие исследователи обращают внимание на виды рода *Aegilops* L. – ближайшего родича пшеницы. Род *Aegilops* представлен 27 видами, три генома которых вошли в геномы продовольственной пшеницы: *Triticum aestivum* L. ($2n = 42$, геном ABD-мягкой-хлебной, геном BD), *T. durum* Desf. ($2n = 28$, геном АВ-твердой-крупяной, геном В) и *T. timofeevii* Zhuk. ($2n = 28$, геном AG-тетраплоидный эндемик Закавказья, геном G). Большинство из них хорошо адаптированы к условиям произрастания и имеют в генотипе эффективные гены устойчивости к грибным инфекциям в сочетании с высокими показателями хлебопекарных качеств (Sorokina, 1934; Boguslavskii, Golik, 2004).

На Дагестанской опытной станции – филиале ВИР получены первые в России и в мире спонтанные плодовые эгилопсно-пшеничные гибриды (СГ), которые являются уникальным природным материалом для использования в селекционных программах по расширению генофонда продовольственной пшеницы, сочетающей новые аллели генов и генетически детерминированные признаки. Данные гибриды между разногеномными тетраплоидными ($2n = 28$) видами эгилопсов *Aegilops ovata* L. (UM), *A. biuncialis* Vis. (UM), *A. kotschyi* Boiss. (SU), *A. triuncialis* L. (UC) и одним гексаплоидным видом *A. trivialis* Migush. & Khak. (= *A. crassa* Boiss. ex Hohen. $n = 42$, DDM) получили и размножили в период с 2008 по 2024 г. При этом установлено, что их гибридные зерновки при репродукции сохраняли в 10–12 поколениях высокую озерненность колоса с полноценными, хорошо выполненными зерновками. До этого спонтанная гибридизация между видами эгилопсов и пшеницей в условиях экспериментального поля Дагестанской опытной станции ВИР подробно изучалась и другими авторами (Berland-Kozhevnikov, Boguslavskii, 1980), однако «...Все выделенные... спонтанные гибриды имели стерильные пыльники. Искусственное вскрытие пыльников и нанесение их содержимого на рыльце своего цветка не привело к завязываемости зерен» (Boguslavskii, 1980, с. 21).

Полученные гибриды нуждаются во всестороннем комплексном изучении – определении их геномного содержания, оценке морфолого-анатомических признаков, количества и структуры хромосом, уровня завязываемости семян и др. Одной из важнейших характеристик также являются особенности протекания эмбриологических процессов – развития мужских и женских репродуктивных структур, половых клеток, эмбрио- и эндоспермогенеза, формирования семени. Такие исследования способствуют пониманию специфики прохождения процессов оплодотворения и способов опыления у исследуемых гибридов. Кроме того, они позволяют оценить репродуктивный потенциал гибридных растений и перспективы их использования в генетико-селекционном процессе. Актуальность исследований также обусловлена почти полным отсутствием данных эмбриологического исследования диких видов *Aegilops* и их гибридов. В литерату-

ре достаточно полно представлена эмбриологическая характеристика различных видов и гибридов злаков, особенно пшениц (Batygina, Yakovlev, 1990; Kamelina, 2011) – отцовской формы эгилопсно-пшеничных гибридов. По *Aegilops* же имеются лишь сведения о типе пыльцевого зерна и особенностях спермиогенеза у *A. squarrosa* L. (= *A. tauschii* Coss.) (Tatintseva, 1975), палинологии *A. cylindrica* Host, *A. umbellulata* Zhuk., *A. triuncialis* и др. (Panajiotidis et al., 2000) и степени фертильности пыльцы у видов *Aegilops* (Gavrilova, 1985) и ряда пшенично-эгилопсных гибридов (Sichnyak, 2008; Kozhachmetov, 2009).

Исходя из этого, *цель работы* состояла в выявлении особенностей развития пыльника и пыльцевого зерна у некоторых линий спонтанных естественных эгилопсно-пшеничных гибридов (*Aegilops biuncialis* × *Triticum* sp.) и их сравнении с таковыми у *Triticum* L.

Материалы и методы исследования

В качестве объектов исследования использовали две линии эгилопсно-пшеничных гибридов (СГ) *Aegilops biuncialis* × *Triticum* sp. из коллекции ВИР – линию 7 (к-4864) и линию 9 (к-4868), материнской формой которых являются образцы коллекции вида *A. biuncialis*: линия 7, ♀ к-4133, и линия 9, ♀ к-4123, *A. biuncialis* из Ливана, отличающиеся по морфологии колоса.

Семена гибридов помещали в горшки с почвой в мае 2023–2024 гг. После появления всходов их высаживали в открытый грунт на территории Ботанического сада им. Петра Великого (БИН РАН). Фиксацию цветков с развивающимися пыльниками (по 5–6 шт. из средней части колоса, с нескольких растений) осуществляли ежедневно в смеси FAA (70-процентный этиловый спирт, ледяная уксусная кислота, формалин в соотношении 100 : 7 : 7). Постоянные препараты изготавливали по цитозембриологической методике (Pausheva, 1980). Срезы толщиной 12 мкм получали на микротоме Microm 325 (Carl Zeiss, Германия) и окрашивали сафранином и алциановым синим. Анализ препаратов осуществляли с помощью светового микроскопа Axio Imager.Z1 с ПО AxioVision (Carl Zeiss, Germany) Центра коллективного пользования оборудованием БИН РАН. Прижизненные наблюдения проводили с использованием стереоскопического микроскопа Stemi 2000-C и фотокамеры AxioCam MRc-5 (Carl Zeiss, Germany). Для анализа строения зрелой пыльцы на сканирующем электронном микроскопе (JSM-6390LA, Jeol Ltd., Japan) образцы наклеивали на столики и напыляли смесью палладия с золотом по стандартной методике.

Результаты исследования

Андроцей у обеих исследуемых линий эгилопсно-пшеничных гибридов представлен тремя тычинками, плотно прилегающими к опушенной завязи и сидящему перистому столбику в нераскрывшихся цветках и отходящими от них при их раскрытии. Каждая тычинка состоит из длинного пыльника и короткой тычиночной нити, однако зрелые пыльники у линии 7 несколько короче, чем у линии 9 – около 3 и 4 мм длиной соответственно (рис. 1, 1–3). Пыльники 4-гнездные, с гнездами, попарно объединенными в теки; в связнике присутствует крупный проводящий пучок, следующий из тычиночной нити. Перегородки между гнездами в теках короткие – как на ранних стадиях развития, так и в созревающих пыльниках – и не разрушаются в ходе развития.

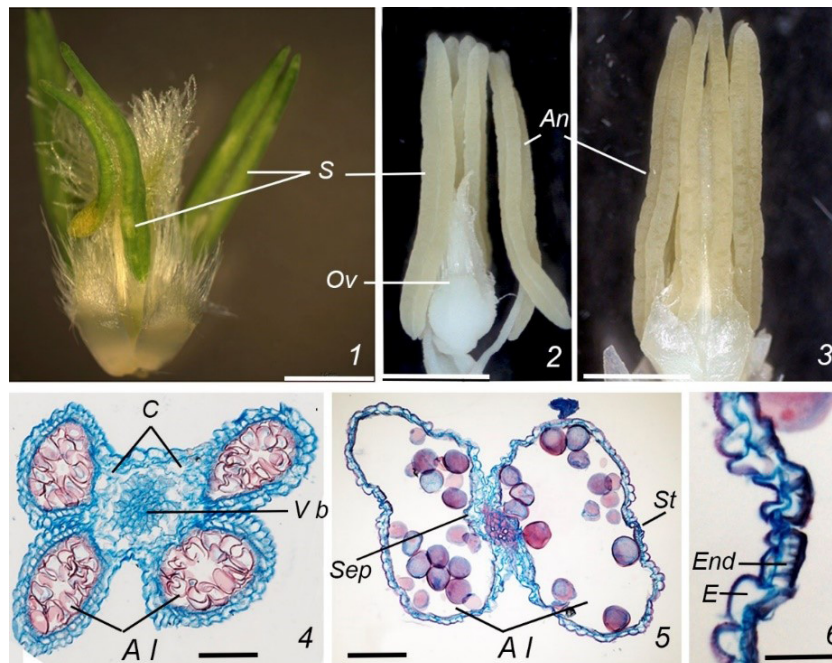


Рис. 1. Строение пыльника у эгилопсно-пшеничных гибридов: 1-3 – внешний вид пыльников в раскрывающемся цветке (1) и в рыхлом бутоне (2, 3); 4, 5 – строение пыльников на поперечном срезе на стадии вакуолизованных микроспор (4) и зрелых пыльцевых зерен (5); 6 – клетки стомиума; 1, 2, 4-6 – линия 7; 3 – линия 9. An – пыльник; Al – гнездо пыльника; C – связник; Ov – завязь; Sep – перегородка в теке; S – тычинка; St – стомиум. Масштабная линейка: 1-3 – 1 мм; 4, 5 – 100 мкм; 6 – 20 мкм

Fig. 1. Anther structure in *Aegilops*-wheat hybrids: 1-3 – external view of the anthers in a developing flower (1) and in a loose bud (2, 3); 4, 5 – anther structure on the cross-sections at the stage of vacuolized microspores (4) and mature pollen grains (5); 6 – stomium cells; 1, 2, 4-6 – line 7; 3 – line 9.

An – anther; Al – anther locule; C – connective; Ov – ovary; Sep – septa, partition between the locules; S – stamen; St – stomium.

Scale bars: 1-3 – 1 mm; 4, 5 – 100 μ m; 6 – 20 μ m

В стенке пыльника, в области окончания перегородок, формируется стомиум, способствующий вскрыванию гнезд и состоящий в зрелом пыльнике из мелких клеток эпидермиса и подстилающих крупных клеток фиброзного слоя (см. рис. 1, 4-6).

Сформированная стенка гнезда пыльника 4-слойная, состоит из еще не специализированных клеток эпидермиса, эндотегия, среднего слоя и тапетума; тапетум выстилает все гнездо пыльника, но имеет двойственное происхождение: с внешней стороны он является производным клеток стенки гнезда пыльника, с внутренней – производным клеток связника. На стадии преобразования спорогенных клеток в микроспороциты клетки эпидермиса, эндотегия и среднего слоя слегка уплотняются, а клетки тапетума увеличиваются в размерах и приобретают плотную цитоплазму (рис. 2, 1, 2). В ходе мейоза в микроспороцитах клетки тапетума становятся нерегулярно двуядерными, тогда как клетки остальных слоев – сильно вакуолизованными и еще более уплощенными (см. рис. 2, 3, 4).

В постмейотический период клетки эпидермиса и эндотегия сохраняются (с формированием на клеточных стенках эндотегия фиброзных утолщений), а клетки среднего слоя и тапетума постепенно подвергаются деградации. Следует, однако, отметить, что на ранних и средних этапах постмейотического периода (в ходе формирования микроспор и пыльцевого зерна) для клеток тапетума характерна высокая активность, с образованием в них крупных вакуолей и тапетальной пленки с орбикулами на поверхности (см. рис. 2, 5, 6). Стенка зре-

лого пыльника 2-слойная, состоит из вакуолизованных клеток эпидермиса (с выраженной поверхностной скульптурой наружных оболочек) и клеток фиброзного эндотегия; местами сохраняются остатки клеток тапетума с орбикулами (см. рис. 2, 7, 8).

Микроспорогенез у обеих линий симультанного типа. На стадии преобразования спорогенных клеток в микроспороциты последние постепенно увеличиваются в размерах, с отложением на клеточных стенках слоя каллозы. Ядра клеток микроспороцитов также увеличиваются и содержат одно или несколько крупных ядрышек (рис. 3, 1a, 1b). Характерной особенностью спорогенных клеток и микроспороцитов является их однослойное расположение, с прилеганием каждой клетки к тапетуму и со стороны стенки гнезда пыльника, и со стороны связника (см. рис. 2, 1, 2). Каждое мейотическое деление в микроспороцитах (M1, M2) сопровождается цитокинезом с последовательным образованием диад и тетрад микроспор – обычно изобилатерального типа. Деления клеток, как правило, происходят параллельно поверхности тапетума, вследствие чего тетрады, окруженные каллозными оболочками, также имеют однослойное расположение (см. рис. 2, 3, 4; рис. 3, 2a-4b).

По завершении мейоза, вследствие лизиса каллозных оболочек, тетрады распадаются на отдельные микроспоры, но с сохранением их однослойного расположения. На ранних этапах развития микроспоры содержат ядро (в центральном положении) и плотную цитоплазму с мелкими вакуолями (стадия слабо вакуолизированной микроспоры) (см. рис. 3, 5a, 5b). По мере роста микроспор

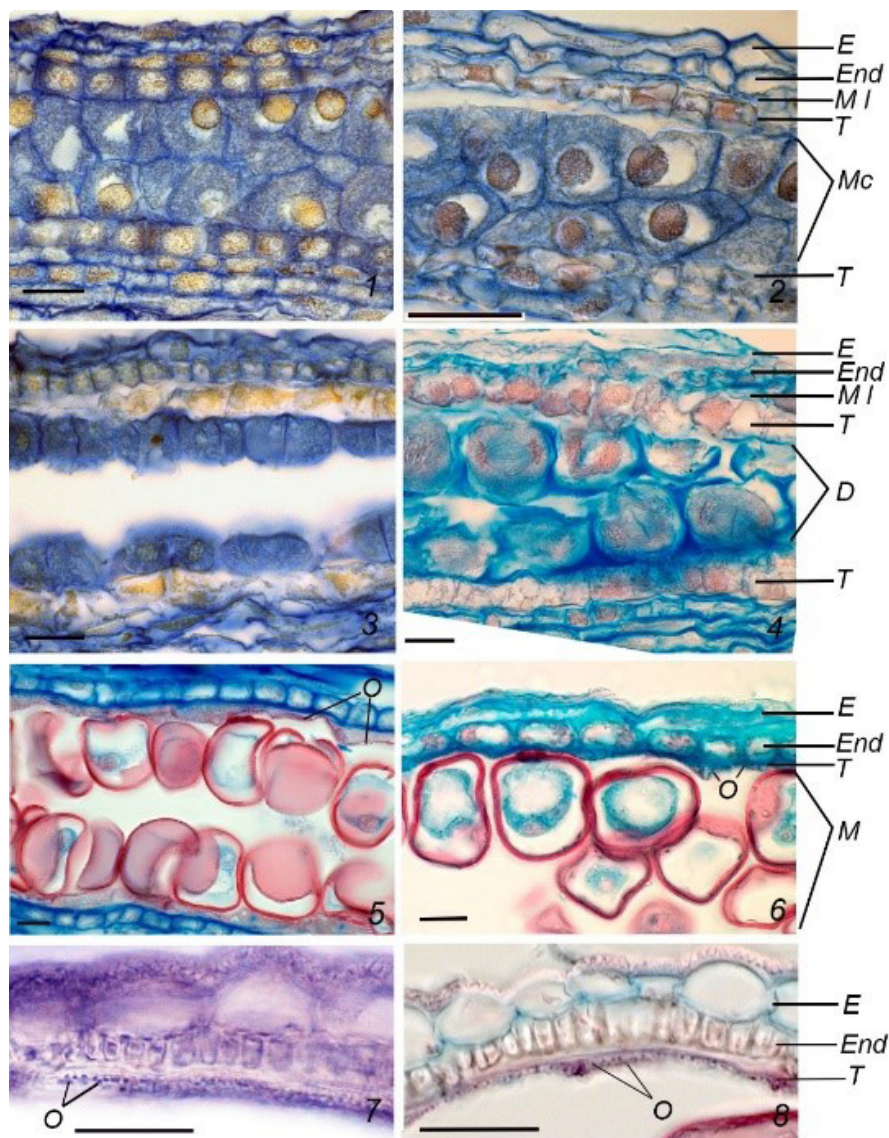


Рис. 2. Развитие стенки пыльника у эгилопсно-пшеничных гибридов (1, 3, 5, 7 – линия 7; 2, 4, 6, 8 – линия 9): 1–8 – строение стенки пыльника на стадиях преобразования спорогенных клеток в микроспороциты (2), диады микроспор (3, 4), сильно вакуолизованных микроспор (5, 6) и зрелых пыльцевых зерен (7, 8). E – эпидермис; End – эндотеций, D – диады микроспор, M – микроспоры, Mc – микроспороциты, MI – средний слой; O – орбукулы; T – тапетум.

Масштабная линейка: 1, 3–6 – 20 мкм; 2 – 40 мкм; 7, 8 – 50 мкм

Fig. 2. Development of the anther wall in *Aegilops*-wheat hybrids (1, 3, 5, 7 – line 7; 2, 4, 6, 8 – line 9):

1–8 – anther wall structure at the stages of transformation of the sporogenous cells in microsporocytes (1, 2), dyads of microspores (3, 4), highly vacuolized microspores (5, 6), and mature pollen grains (7, 8).

E – epidermis; End – endothecium; D – dyads of microspores; M – microspores; Mc – microsporocytes; MI – middle layer; O – orbicules; T – tapetum.

Scale bars: 1, 3–6 – 20 μm; 2 – 40 μm; 7, 8 – 50 μm

размеры их ядер (с крупным ядрышком) и вакуолей постепенно увеличиваются, что сопровождается усложнением структуры оболочек микроспор, с формированием экзины и интины, а также поры прорастания в зоне контакта с тапетумом (см. рис. 3, 6a, 6b). На завершающем этапе развития многочисленные вакуоли в цитоплазме микроспоры сливаются в крупную центральную вакуоль, а ядро смещается в пристенное положение, располагаясь супротивно поре (стадия сильно вакуолизованной микроспоры). В результате микроспоры приобретают полярное строение (см. рис. 3, 7a, 7b), но с сохранением их однослойного расположения вдоль тапетума (см. рис. 1, 4; рис. 2, 5, 6).

Пыльцевые зерна 3-клеточные, состоят из вегетативной клетки и двух клеток-спермиев. Отделение генеративной клетки происходит в сильно вакуолизованной микроспоре посредством неравного (дифференцирующего) деления. Образующаяся генеративная клетка линзовидная, меньше по размерам, чем вегетативная клетка, и с малым количеством цитоплазмы, но, как и ядро вегетативной клетки, сначала располагается пристенно (см. рис. 3, 8a, 8b). Далее генеративная клетка отделяется от стенки пыльцевого зерна и перемещается внутрь вегетативной клетки, постепенно занимая центральное положение, куда перемещается и ядро вегетативной клетки. Деление генеративной клетки с образованием спермиев

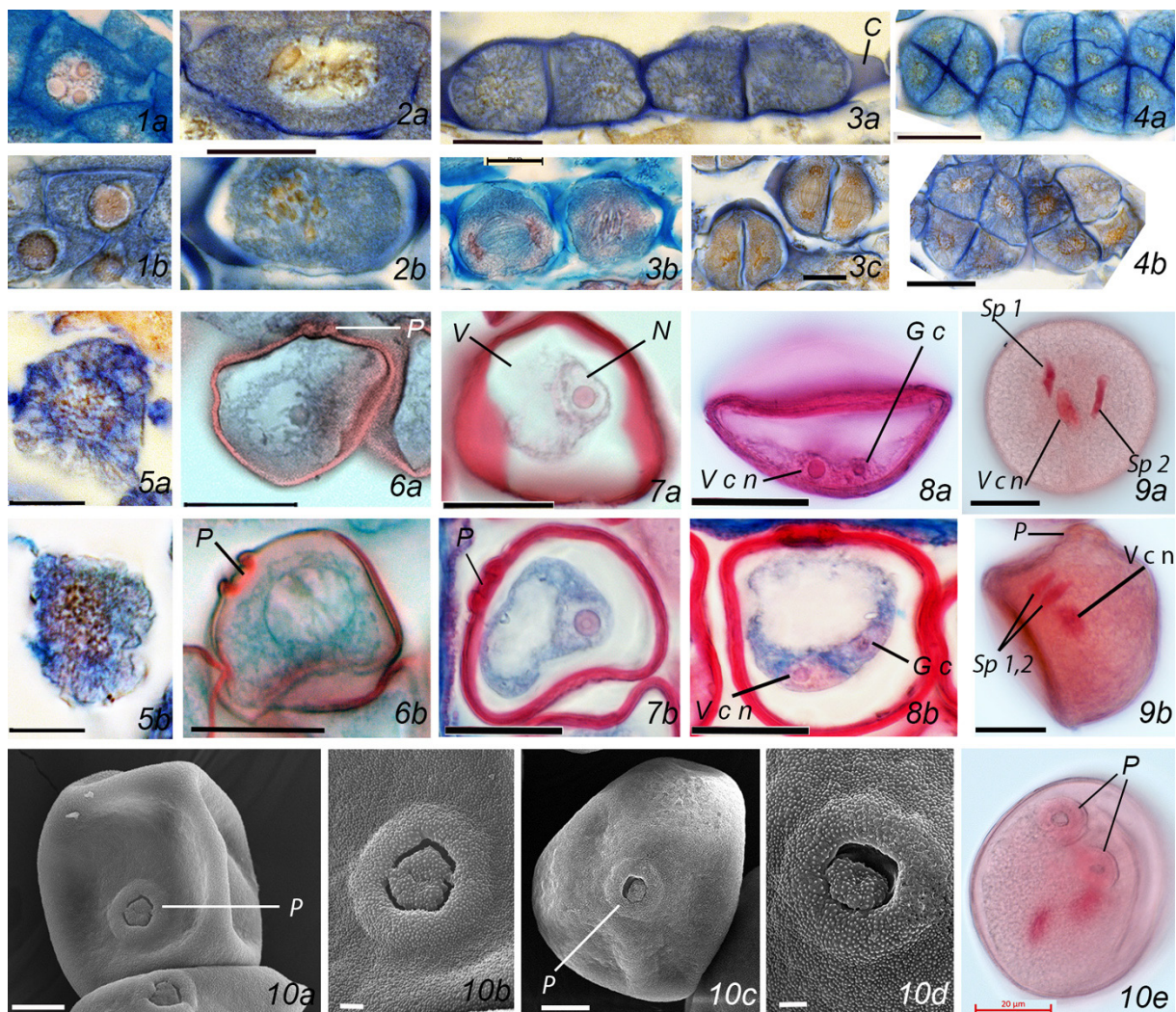


Рис. 3. Микроспорогенез (1а–4b) и развитие пыльцевого зерна (5а–10е) у эгилопсно-пшеничных гибридов (1а–9а, 10а, 10b – линия 7; 1b–9b, 10c–10e – линия 9):

1а, 1b – спорогенные клетки, преобразующиеся в микроспороциты; 2а, 2b – микроспороциты в профазе М1; 3а–3с – диады и 4а, 4b – тетрады микроспор; 5а–6b – слабо вакуолизирующаяся; 7а, 7b – сильно вакуолизирующаяся микроспора; 8а, 8b – 2-клеточное и 9а, 9b – 3-клеточное пыльцевое зерно; 10а–10d – внешний вид пыльцевого зерна (10а, 10с) и его строение в области поры, СЭМ (10b, 10d); 10е – пыльцевое зерно с двумя порами.
C – каллоза; G c – генеративная клетка; N – ядро микроспоры; P – пора; Sp1, Sp2 – спермии; V – вакуоль; V c n – ядро вегетативной клетки.

Масштабная линейка: 1а–9b, 10е – 20 мкм; 10а, 10с – 10 мкм; 10b, 10d – 2 мкм

Fig. 3. Microsporogenesis (1а–4b) and pollen grain development (5а–10е) in *Aegilops*-wheat hybrids (1а–9а, 10а, 10b – line 7; 1b–9b, 10c–10e – line 9):

1а, 1b – sporogenous cells transforming into microsporocytes; 2а, 2b – microsporocytes at the M1 prophase; 3а–3с – dyads and 4а, 4b – tetrads of microspores; 5а–6b – weakly vacuolized and 7а, 7b – highly vacuolized microspore; 8а, 8b – 2-celled and 9а, 9b – 3-celled pollen grain; 10а–10d – external view of a pollen grain (10а, 10с) and its structure in the pore area, SEM (10b, 10d); 10е – a pollen grain with two pores.

C – callose; G c – generative cell; N – nucleus of a microspore; P – pore; Sp1, Sp2 – sperms; V – vacuole; V c n – the nucleus of the vegetative cell.

Scale bars: 1а–9b, 10е – 20 μm; 10а, c – 10 μm; 10b, 10d – 2 μm

происходит вблизи ядра вегетативной клетки. Спермии серповидные, короткие, но несколько удлиняются при созревании пыльцевого зерна, хотя в целом их длина не превышает диаметр ядра вегетативной клетки. Формирование генеративной клетки и спермиев сопровождается постепенным сокращением объема центральной вакуоли вегетативной клетки и накоплением в ее цитоплазме запасных веществ (см. рис. 3, 9а, 9b). Зрелые пыльцевые зерна у обеих линий округлые или слегка экваториально-уплощенные, с выраженной поверхностной

скульптурой экзины и апертурой в виде поры с крышечкой (см. рис. 3, 10а–10d).

Наряду с типичным развитием стенки пыльника и пыльцевого зерна у обеих линий выявлены определенные нарушения. К их числу относятся случаи: дегенерации клеток тапетума и микроспороцитов в ходе микроспорогенеза (рис. 4, 1); наличия фрагментов хромосом вне метафазной пластинки в М1 и М2 с образованием микроядер (см. рис. 4, 2, 3); формирования многоядерных микроспор (от 2 до 5 ядер) и пыльцевых зерен с дополни-

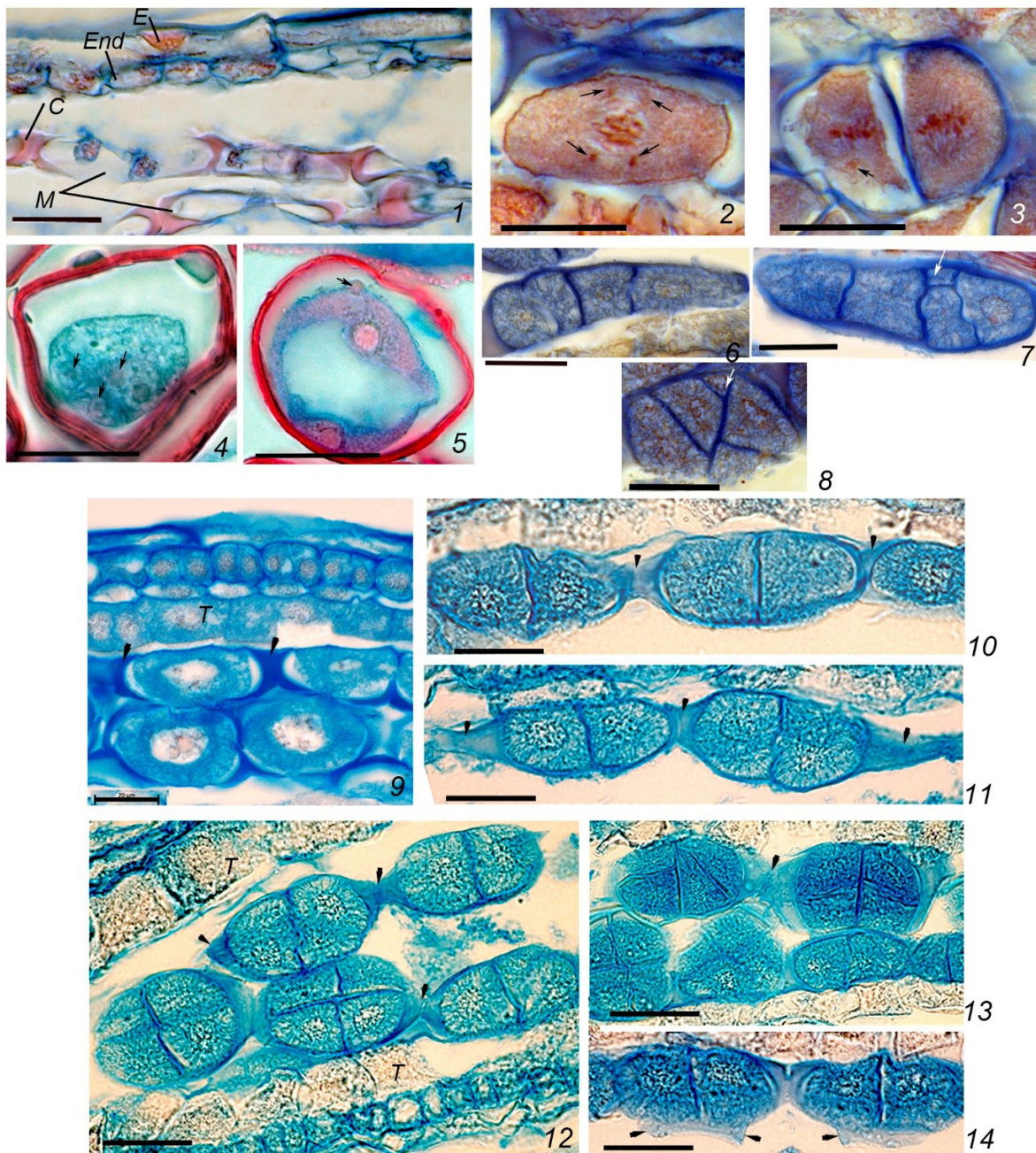


Рис. 4. Нарушения и отклонения в развитии пыльника и пыльцевого зерна у эгилопсно-пшеничных гибридов (1, 6, 7, 9-14 – линия 7; 2-5, 8 – линия 9): 1 – гнездо пыльника с отсутствием тапетума и дегенерацией делящихся микроспороцитов; 2, 3 – метафаза M1 и M2 с фрагментами хромосом вне метафазной пластинки; 4 – многоядерная микроспора; 5 – 2-клеточное пыльцевое зерно с дополнительным ядром; 6 – линейная, 7 – Т-образная, 8 – зигзагообразная тетрады микроспор (7, 8 – тетрады с дополнительной клеткой); 9-14 – каллозные оболочки в микроспороцитах (9) и тетрадах микроспор (10-14) (12 и 13 – различная ориентация изобилатеральных и Т-образных тетрад относительно тапетума); С – каллоза; М – микроспороциты; длинными стрелками указаны фрагменты хромосом вне метафазной пластинки (2, 3), дополнительными ядра (4, 5) и клетки (7, 8), короткими – выросты каллозных оболочек (9-14).
Масштабная линейка: 1-14 – 20 мкм

Fig. 4. Anomalies and deviations in the anther and pollen grain development in *Aegilops*-wheat hybrids (1, 6, 7, 9-14 – line 7; 2-5, 8 – line 9): 1 – the anther locule with the absence of the tapetum and the degeneration of dividing microsporocytes; 2, 3 – the M1 and M2 metaphases with fragments of chromosomes outside the metaphase plate; 4 – multinucleate microspore; 5 – 2-celled pollen grain with the additional nucleus; 6 – linear, 7 – T-shaped and 8 – zigzag-shaped tetrads of microspores (7, 8 – tetrads with the additional cells); 9-14 – callose walls in microsporocytes (9) and tetrads of microspores (10-14) (12 and 13 – different orientation of isobilateral and T-shaped tetrads relative to the tapetum); C – callose; M – microsporocytes; long arrows indicate fragments of chromosomes outside the metaphase plate (2, 3), additional nuclei (4, 5), and cells (7, 8); short arrows indicate outgrowths of callose membranes (9-14).
Scale bar: 1-14 – 20 μm

тельными ядрами (см. рис. 4, 4, 5), а также с дополнительными (одной или двумя) порами (см. рис. 3, 10e). Причины возникновения многоядерных микроспор и пыльцы с дополнительными ядрами неясны, но, возможно, связаны с образованием микроядер в ходе мейоза. В отдельных пыльниках присутствовала стерильная пыльца (с задержкой развития на стадии сильно вакуолизированной микроспоры), по визуальной оценке, чаще встречающаяся у линии 9.

В качестве отклонений можно отметить формирование не только изобилатеральных, но и линейных, Т-образных или зигзагообразных тетрад микроспор, в отдельных из которых также наблюдались дополнительные клетки (см. рис. 4, 6–8). Еще одна особенность состояла в варьировании толщины каллозных оболочек микроспороцитов и особенно тетрад микроспор. В каждой тетраде микроспор они наиболее развиты в зоне контакта с соседними тетрадами, но в разной степени, нередко с образованием длинных выростов, причем как в случаях изобилатеральных тетрад микроспор, так и их других типов (см. рис. 4, 9–13). В редких случаях наблюдались мелкие каллозные «гребни», ориентированные к центру гнезда пыльника (см. рис. 4, 14). Также отмечалось инвертированное положение тетрад, с их расположением перпендикулярно к тапетуму (см. рис. 4, 12, 13), но чаще по углам гнезда пыльников (см. рис. 4, 12).

Обсуждение

Проведенное исследование показало, что развитие пыльника и пыльцевого зерна у изученных линий эгилопсно-пшеничных гибридов (*Aegilops biuncialis* × *Triticum* sp., линии 7 и 9) сходно и вместе с тем проявляет значительное сходство с таковым у *Triticum*.

Как и изученные виды и гибриды *Triticum* (*T. aestivum*, сорт 'Диамант', линия Фотос, *T. monococcum* L., *T. dicoccum* Schrank и др.), обе линии эгилопсно-пшеничных гибридов характеризуются наличием 4-гнездных пыльников, 4-слойной сформированной и 2-слойной стенки зрелого пыльника, сукцессивного типа микроспорогенеза с образованием изобилатеральных тетрад микроспор, 3-клеточной пыльцы. Причем особенности развития стенки пыльника, процессов микроспорогенеза и формирования пыльцевого зерна почти идентичны таковым у *Triticum*. Так, для эгилопсно-пшеничных гибридов характерна та же ориентация веретен мейотических делений в микроспороцитах, обуславливающая однослойное расположение микроспор и пыльцевых зерен вдоль стенки гнезда пыльников (с контактом поры с тапетумом), а также те же закономерности процесса микрогаметофитогенеза: отделение генеративной клетки в сильно вакуолизированной микроспоре, с закономерным характером ее движения внутри вегетативной клетки и последующим образованием серповидных спермиев (Schnarf, 1937; Romanov 1970; Batygina, 1974, 1987; Barygina et al., 2010; etc.). Некоторое исключение составляет формирование у эгилопсно-пшеничных гибридов не только изобилатеральных, но и линейных, Т-образных и зигзагообразных тетрад микроспор, обычно не отмечаемых у *Triticum* (Romanov, 1970; Batygina, 1974; Batygina et al., 2010), но встречающихся у других таксонов сем. Poaceae (Kamelina, 2011). Также в тетрадах обычно отсутствовали каллозные гребни в виде выростов в центр гнезда пыльника, характерных для пшениц (Romanov, 1970). Не исключено, что зрелые спермии у исследуемых линий имеют более мелкие размеры, с длиной, обычно не превыша-

ющей диаметр ядра вегетативной клетки, что подтверждается и изображением спермиев у *Aegilops tauschii* (Tatinsteva, 1975). У пшениц же, особенно у гексаплоидной *Triticum aestivum*, спермии, по данным Т. Б. Батыгиной (Batygina, 1974), более крупные и, судя по иллюстрациям автора (см. рис. 4, 27), длиннее диаметра ядра вегетативной клетки, что, однако, нуждается в специальном исследовании.

Выявленные нарушения в развитии пыльников у исследуемых эгилопсно-пшеничных гибридов (стерилизация микроспороцитов вследствие нарушения формирования тапетума, присутствие в пыльниках стерильной пыльцы, многоядерных микроспор и пыльцевых зерен с дополнительными ядрами и аперттурами) обычно присущи гибридным растениям. Например, они отмечены у межвидовых гибридов пшеницы (Simonyan, 1964; Ukhinova et al., 2009; etc.), пшенично-ржаных, пшенично-пырейных гибридов (Glavatskaya, 1967; Zueva, 1969), а также у ряда гибридов от скрещиваний твердой пшеницы *Triticum turgidum* L. с *Aegilops triuncialis* (Sichnyak, 2008) и гексаплоидной пшеницы с тетраплоидными видами *Aegilops* – *A. cylindrica*, *A. triastata* Willd., *A. triuncialis* (Kozhakhmetov, 2009), причем в значительном количестве и приводящие к снижению уровня фертильности пыльцы. Так, у пшенично-эгилопсных гибридов, полученных от скрещиваний гексаплоидной пшеницы с тетраплоидными видами *Aegilops*, процент стерильной пыльцы в F₁ был очень высоким (82–98%) вследствие отсутствия спаривания и расхождения хромосом в мейозе (Kozhakhmetov, 2009). Наблюдаемые же аномалии развития у исследуемых эгилопсно-пшеничных гибридов встречались лишь в отдельных пыльниках, а их пыльцевые зерна являлись преимущественно выполненными, хотя и в несколько меньшей степени у линии 9. Это позволяет полагать, что качество их пыльцы более сопоставимо с таковым у диких видов злаков, например у *Bromus riparius* (Rehmann) Holub, *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth и др. из Саратовской обл., с уровнем ее стерильности не выше 10–15% (Kaibeleva, 2022).

Заключение

Развитие пыльника и пыльцевого зерна у двух исследованных линий спонтанных естественных эгилопсно-пшеничных гибридов (*Aegilops biuncialis* × *Triticum* sp.) осуществляется сходно с таковым у *Triticum*. Исключение составляют образование у эгилопсно-пшеничных гибридов не только изобилатеральных, но и линейных, Т-образных и зигзагообразных тетрад микроспор, отсутствие в них каллозных гребней, ориентированных к центру гнезда пыльника и, возможно, меньшие размеры спермиев. Эти специфические признаки, вероятно, унаследованы ими от *A. biuncialis* (материнской формы исследуемых гибридов), в связи с чем актуален анализ развития пыльника и пыльцевого зерна у этого и других видов *Aegilops* – эмбриологически не изученных таксонов. Выявленные аномалии развития у исследуемых гибридов существенно не влияют на качество их пыльцы, возможно, сопоставимое со многими дикими видами злаков, что, однако, нуждается в проверке с количественной оценкой уровня ее фертильности. В целом же полученные данные указывают на достаточно высокий репродуктивный потенциал пыльников исследуемых линий эгилопсно-пшеничных гибридов и возможность их использования в генетико-селекционном процессе.

References / Литература

- Batygina T.B. Cereal grain: atlas (Khlebnoye zerno: atlas). Leningrad: Nauka; 1987. [in Russian] (Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Ленинград: Наука; 1987).
- Batygina T.B. Wheat embryology (Embriologiya pshenitsy). Leningrad: Kolos; 1974. [in Russian] (Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Ленинград: Колос; 1974).
- Batygina T.B., Kruglova N.N., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Seldimirova O.A. From microspore to cultivar (Ot mikrospory k sortu). Moscow: Nauka; 2010. [in Russian] (Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А. От микроспоры к сорту. Москва: Наука; 2010).
- Batygina T.B., Yakovlev M.S. The Poaceae family (Semeystvo Poaceae). In: T.B. Batygina, M.S. Yakovlev (eds). *Comparative Embryology of Flowering Plants. Monocotyledons (Butomaceae – Lemnaceae) (Svaynitelnaya embriologiya tsvetkovykh. Odnodolnye [Butomaceae – Lemnaceae])*. Leningrad: Nauka; 1990. p.217-234. [in Russian] (Батыгина Т.Б., Яковлев М.С. Семейство Поасеае. В кн.: *Сравнительная эмбриология цветковых. Однодольные (Butomaceae – Lemnaceae)* / под ред. Т.Б. Батыгиной, М.С. Яковлева. Ленинград: Наука; 1990. С.217-234).
- Berland-Kozhevnikov V.M., Boguslavskii R.L. Spontaneous hybridization in species of the genus *Aegilops* L. (Spontanaya gibrizatsiya u vidov roda *Aegilops* L.). *VIR Bulletin*. 1978;(84):65-68. [in Russian] (Берлянд-Кожевников В.М., Богуславский Р.Л. Спонтанная гибридизация у видов рода *Aegilops* L. *Бюллетень ВИР*. 1978;(84):65-68).
- Boguslavskii R.L. Flowering, pollination and spontaneous hybridization in the genus *Aegilops* L. (Tsveteniyе, opyleniye i spontannaya gibrizatsiya v rode *Aegilops* L.) [dissertation]. Leningrad: VIR; 1980. [in Russian] (Богуславский Р.Л. Цветение, опыление и спонтанная гибридизация в роде *Aegilops* L.: дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: ВИР; 1980).
- Boguslavskii R.L., Golik O.V. *Aegilops*–wheat amphidiploids (Egilsopsno-pshenichnye amfidiploidy). In: R.L. Boguslavskii, O.V. Golik (eds). The genus *Aegilops* L. as a genetic resource for breeding (Rod *Aegilops* L. kak geneticheskii resurs selektsii). Kharkov; V.Ya. Yuryev Institute of Plant Production; 2004. p.172-182. [in Russian] (Богуславский Р.Л., Голик О.В. Эгилосно-пшеничные амфидиплоиды. В кн.: Род *Aegilops* L. как генетический ресурс селекции / под ред. Р.Л. Богуславского, О.В. Голик. Харьков: Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева; 2004. С.172-182).
- Gavrilova V.A. Morphobiological aspects of the reproduction system in wild wheat species and *Aegilops* (Morfobiologicheskiye aspekty sistemy razmnzheniya vidov dikorashtushchey pshenitsy i egilopsa) [dissertation]. Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] (Гаврилова В.А. Морфобиологические аспекты системы размножения видов дикорастущей пшеницы и эгилоса: дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: ВИР; 1985).
- Glavatskaya T.P. Comparative cytoembryological study of microsporogenesis and development of the male gametophyte of wheat, wheatgrass, and wheat–wheatgrass hybrids (Svaynitelnoye tsitoembriologicheskoye issledovaniye mikrosporogeneza i razvitiya muzhskogo gametofita pshenitsy, pyureya i pshenichno-pyurenyukh gibridov) [dissertation]. Sverdlovsk; 1967. [in Russian] (Главацкая Т.П. Сравнительное цитоэмбриологическое исследование микроспорогенеза и развития мужского гаметофита пшеницы, пырея и пшенично-пырейных гибридов): дис. ... канд. биол. наук. Свердловск; 1967).
- Kaibeleva E.I. Wild cereals of the Lower Volga region: methods of seed reproduction and phytocenotic role (Dikorastushchiye zlaki Nizhnego Povolzhya: sposoby semennoy reproduktsii i fitotsenoticheskaya rol) [dissertation]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of the RAS; 2002. [in Russian] (Кайбелева Э.И. Дикорастущие злаки Нижнего Поволжья: способы семенной репродукции и фитоценотическая роль: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: БИН РАН; 2022).
- Kamelina O.P. Systematic embryology of flowering plants. Monocotyledons (Sistematicheskaya embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Odnodolnye). Barnaul; 2011. [in Russian] (Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Однодольные. Барнаул; 2011).
- Kozhakhmetov K.K. Some cytological features of *Triticum* × *Aegilops* interspecific hybrids (Nekotorye tsitologicheskiye osobennosti mezhdvidovykh gibridov *Triticum Aegilops*). *Soil Science and Agrochemistry*. 2009;(4):45-48. [in Russian] (Кожухметов К.К. Некоторые цитологические особенности межвидовых гибридов *Triticum Aegilops*. *Почвоведение и агрохимия*. 2009;(4):45-48).
- Panajiotidis S., Athanasiadis N., Symeonidis L., Karataglis S. Pollen morphology in relation to the taxonomy and phylogeny of some native Greek *Aegilops* species. *Grana*. 2000;39(2-3):126-132. DOI: 10.1080/001731300300045265
- Pausheva Z.P. Workshop on plant cytology (Praktikum po tsitologii rasteniy). Moscow: Kolos; 1980. [in Russian] (Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. Москва: Колос; 1980).
- Romanov I.D. Features of the development of cereal pollen and their significance for some genetic studies. *Russian Journal of Genetics*. 1970;6(10):11-25. [in Russian] (Романов И.Д. Особенности развития пыльцы злаков и их значение для некоторых генетических исследований. *Генетика*. 1970;6(10):11-25).
- Schnarf K. Studien über den Bau der Pollenkörner der Angiospermen. *Planta*. 1937;27(4):450-465. [in German]
- Sichnyak O.L. Peculiarities of microsporogenesis during hybridization of wheat and *Aegilops triuncialis* L. *Odesa National University Herald*. 2008;13(14):88-94. [in Ukrainian] (Січняк О.Л. Особливості мікроспорогенезу за гібридизації пшениці і *Aegilops triuncialis* L. *Вісник Одеського національного університету*. 2008;13(14):88-94).
- Simonyan E.G. On cytological studies of wheat *Tr. timopheevii*. *Proceedings of the Academy of Sciences of the Armenian SSR*. 1964;17(3):45-48. [in Russian] (Симонян Е.Г. О цитологических исследованиях пшеницы *Tr. timopheevii*. *Известия Академии наук Армянской ССР*. 1964;17(3):45-48).
- Sorokina O.N. Hybridization of *Aegilops* with wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1934;2(6):7-37. [in Russian] (Сорокина О.Н. Гибридизация эгилосов с пшеницей. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1934;2(6):7-37).
- Tatintseva S.S. Formation and development of sperm in some angiosperms. I. Poaceae (Gramineae); II. Asteraceae (Compositae). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1975;60(12):1707-1720. [in Russian] (Татинцева С.С. Образование и развитие спермиев у некоторых покрытосеменных. I. Поасеае (Gramineae); II. Asteraceae (Compositae). *Ботанический журнал*. 1975;60(12):1707-1720).
- Ukhinova E.P., Pylnev V.V., Rubets V.S. Cytogenetic analysis of soft wheat hybrids (*Triticum aestivum* L.) with Timofeev wheat (*Triticum timopheevii* Zhuk.) (Tsitogeneticheskii

analiz gibridov myagkoj pshenitsy [*Triticum aestivum* L.] s pshenitsej Timofeyeva [*Triticum timopheevii* Zhuk.]. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2009;(2):131-138. [in Russian] (Ухинова Е.П., Пыльнев В.В., Рубец В.С. Цитогенетический анализ гибридов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с пшеницей Тимофеева (*Triticum timopheevii* Zhuk.). *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2009;(2):131-138).

Zueva G.V. Features of the formation of the ear and male game-

tophyte of a wheat-rye amphiploid grown on coal ash (Osobennosti formirovaniya kolosa i muzhskogo gametofita pshenichno-rzhanogo amfiploida, vyrashchennogo na kamennougolnoy zole). *Scientific Notes of the Ural State University*. 1969;5(94):216-222. [in Russian] (Зуева Г.В. Особенности формирования колоса и мужского гаметофита пшенично-ржаного амфиплоида, выращенного на каменноугольной золе. *Ученые записки Уральского государственного университета*. 1969;5(94):216-222).

Информация об авторах

Алла Анатольевна Торшилова, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, phoenix62@binran.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3727-6046>

Жанна Викторовна Ивашенко, старший лаборант, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, ZIvashenko@binran.ru, <http://orcid.org/0000-0002-8183-4132>

Галина Евгеньевна Титова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, заведующая лабораторией, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, GTitova@binran.ru, <http://orcid.org/0000-0002-6159-3087>

Надежда Николаевна Чикида, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.chikida@vir.nw.ru, <http://orcid.org/0000-0002-9698-263X>

Information about the authors

Alla A. Torshilova, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197022, Russia, phoenix62@binran.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3727-6046>

Zhanna V. Ivashenko, Senior Laboratory Assistant, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197022, Russia, ZIvashenko@binran.ru, <http://orcid.org/0000-0002-8183-4132>

Galina E. Titova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Head of a Laboratory, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197022, Russia, GTitova@binran.ru, <http://orcid.org/0000-0002-6159-3087>

Nadejda N. Chikida, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.chikida@vir.nw.ru, <http://orcid.org/0000-0002-9698-263X>

Вклад авторов: Торшилова А. А. – исследование и анализ постоянных препаратов с использованием световой микроскопии; интерпретация полученных данных. Ивашенко Ж. В. – подготовка и частичный анализ постоянных препаратов. Титова Г. Е. – исследование и анализ постоянных препаратов с использованием световой микроскопии; интерпретация полученных данных; внесение некоторых дополнений. Чикида Н. Н. – формулировка общей идеи исследования; отбор растительного материала.

Contribution of the authors: Torshilova A. A. – research and analysis of permanent slides using light microscopy; interpretation of the obtained data. Ivashenko Zh. V. – preparation and partial analysis of permanent slides. Titova G. E. – research and analysis of permanent slides using light microscopy; interpretation of the obtained data; some supplementary revisions. Chikida N. N. – formulation of the general research concept; selection of plant material.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 21.11.2025; одобрена после рецензирования 01.01.2026; принята к публикации 30.01.2026. The article was submitted on 21.11.2025; approved after reviewing on 01.01.2026; accepted for publication on 30.01.2026.