

УДК 582.842.3:581.332

РАЗНООБРАЗИЕ ФОРМ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ И ГИБРИДОВ КРЫЖОВНИКОВЫХ

О. А. Гаврилова¹, О. А. Тихонова²

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

²Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова Россельхозакадемии

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучена пыльца 16 образцов 4 видов и 2 тетраплоидных гибридов из семейства крыжовниковых. Описаны и проиллюстрированы 2 морфологических типа пыльцы: первый – 4-5-бороздно-8-10-поровый и второй – 6-10-порово-оровый, а также переходные формы пыльцевых зерен, обнаруженные у видов и гибридов. Увеличения размеров пыльцы у тетраплоидов не наблюдалось, но наряду с нормальными пыльцевыми зернами были обнаружены мелкоразмерные. У гибридов встречаются все переходные формы апертурных типов пыльцы от меридионально-бороздных (у крыжовников) к глобально-поровым (у смородины). Палиноморфологически подтверждается выделение семейства *Grossulariaceae* DC и разделение родов *Ribes* L. и *Grossularia* Hill внутри семейства.

Ключевые слова: пыльца; апертуры; экзина; морфологический тип; гибрид; *Grossulariaceae*; *Ribes*.

О. А. Gavrilova, O. A. Tikhonova. DIVERSITY OF POLLEN GRAIN SHAPES, AND THEIR DISTRIBUTION ACROSS SOME *GROSSULARIACEAE* SPECIES AND HYBRIDS

Pollen grains of 16 samples of 4 species and 2 tetraploid hybrids of the *Grossulariaceae* family were studied by light and scanning electron microscopy. Two morphological types of pollen were described and illustrated: 1st – 4-5-colpo-8-10-porate in genus *Grossularia*, and 2nd – 6-10-porate in genus *Ribes*, as well as transitional forms of pollen grains found in species and hybrids. No increase in the pollen size was detected in tetraploid hybrids, but small-sized grains were present alongside with normal grains. All transitional pollen aperture forms from meridionocolporate (gooseberry) to pantoporate (currants) were present in hybrids. Palynomorphological data support the isolation of the family *Grossulariaceae* DC and the subdivision of the genera *Ribes* L. and *Grossularia* Hill within the family.

Key words: pollen; apertures; exine; morphological type; hybrid; *Grossulariaceae*; *Ribes*.

Введение

Семейство крыжовниковых состоит из 150–200 видов, включаемых разными авторами в один род *Ribes* L. [Janczewski, 1907; Rehder, 1954; Weigend, 2007] или два рода – *Ribes* и *Grossularia* Hill [Berger, 1924; Пояркова, 1939]. Представители *Grossulariaceae* DC – кустарники, распространены в холодных и умеренных зонах Европы, Азии, в Северной Америке, Северной Африке и горных районах Южной Америки. В настоящей работе виды семейства представлены по системе Berger [1924].

Смородина и крыжовник являются распространенными ягодными растениями, широко культивируемыми в нашей стране и за рубежом. В формировании современного сортимента черной смородины, насчитывающего более 1200 сортов, в той или иной степени принимали участие лишь 10 видов рода *Ribes*. Подавляющее же большинство сортов получено на основе 2–3 таксонов. Современные сорта крыжовника получены с участием *G. reclinata* Mill. и нескольких американских диких видов.

Все виды рода *Ribes* диплоидны ($2n = 16$). Естественные межвидовые гибриды встречаются только у видов, входящих в одну секцию, гибридов на межсекционном, а тем более межподродовом уровне в природе не выявлено [Помология, 2009]. В селекции методом отдаленной гибридизации получены гибриды черной смородины с 26 видами из разных секций и подродов, в том числе тетраплоидные гибриды смородины с крыжовником, которые были созданы в середине XX века в Германии, Швеции и Венгрии. В настоящее время предложено рассматривать эти сорта в ранге новой ягодной культуры, присвоив ей название рибелярия или латинское название *R. nigrolaria*.

Сорта *Jošta* и *Kroma* являются отдаленными межродовыми гибридами смородины и крыжовника ($2n = 32$), стерильность которых была преодолена с помощью методов экспериментальной полиплоидии.

Основной целью создания данных гибридов стала попытка решения частных проблем селекции этих культур: выведение бесшипного крыжовника и получение устойчивых к почковому клещу сортов черной смородины путем привнесения в геном последних гена *Se*, контролирующего это свойство.

Сорт *Jošta* был выведен Р. Бауэром в Германии, в Институте им. Макса Планка, от скрещивания (*R. nigrum* × *R. grossularia*) × (*R. nigrum* × *R. divaricatum*). Название его происходит от слияния первых букв немецкого названия смородины (*Johannisbeere*) и крыжовника (*Stachelbeere*).

Сорт *Kroma* получен Ф. Нильсоном на сельскохозяйственной станции в Альнарпе (Швеция). Исходными формами служили (*R. nigrum* × *Grossularia*) × (*R. nigrum* × *R. niveum*).

Оба гибрида самоплодны и удачно сочетают преимущества родительских форм – крупноплодность и бесшипность с устойчивостью к американской мучнистой росе и листовым пятнистостям, а также почковому клещу и переносимому им опасному микоплазменному заболеванию – реверсии (махровости). Их успешно выращивают в мягких климатических условиях Западной Европы. В нашей стране эти сорта не получили промышленного распространения и используются исключительно для целей селекции.

Наиболее полно пыльца крыжовниковых была изучена Агабабяном [1963], Huang Pu-hwa, Ye Wan-hui [1989] и Гавриловой [2009, 2010]. Сведения о морфологии пыльцы некоторых представителей семейства имеются в работах Куприяновой, Алешиной [1972], Verbeek-Reuvers [1977] и Hesse et al. [2009]. В указанных работах описаны и обсуждаются пыльцевые зерна конкретных видов, пыльцевые зерна некоторых межвидовых гибридов описаны в работе Тихоновой [2000], Бурменко и др. [2009]. Данных по межродовым гибридам нами не обнаружено.

В связи с этим целью нашего исследования явилось изучение пыльцы смородинно-крыжовниковых гибридов *Jošta* и *Kroma*, а также видов, принимавших участие в их создании. Были поставлены следующие задачи: детально описать пыльцевые зерна, дать их характеристику и выявить диагностические признаки пыльцы исследованных таксонов для целей систематики и филогении, спорово-пыльцевого анализа, а также проанализировать строение пыльцевых зерен гибридов и «родительских видов», описать разнообразие обнаруженных форм пыльцевых зерен для целей общей морфологии растений.

Материалы и методы

В работе использован палинологический материал из гербария и коллекций открытого грунта Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, генофонда черной смородины и крыжовника ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова, а также личные сборы авторов. Исследованы следующие образцы:

Grossularia reclinata (L.) Miller: 1) Новгородская обл., Хвойнинский р-н, п/о Кабожа, Гаврилова О. А., 10.05.2008; 2) Новгородская обл., Хвойнинский р-н, дер. Савкино, Гаврилова О. А., 09.05.2009; 3) коллекция открытого грунта Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Гаврилова О. А., 05.2008;

Grossularia divaricata (Dougl.) Cov. et Britt.: 4) Brith. Columbia, Canada, Vancouver Island, J. A. Calder, K. T. MacKay, N 29122, 15 V 1961; 5) 1 отд. Гл. бот. сада, А. Смирнова, Т 635/1633, 21 V 1924; 6) Павловская опытная станция ВИР (г. Павловск Ленинградской обл.), Пупкова Н. А. 22.05. 2012;

Grossularia nivea Spach: 7) посадки СПб бот. сада; 8) Павловская опытная станция ВИР (г. Павловск Ленинградской обл.), Гаврилова О. А., 22.05.2012;

Ribes. nigrum L.: 9) Новгородская обл., Хвойнинский р-н, дер. Савкино, Гаврилова О. А. 10.05.2008; 10) посадки Новосибирск. бот. сада; 11) subsp. *europaeum* Jancz. Павловская опытная станция ВИР (г. Павловск Ленинградской обл.), Тихонова О. А. 05.1994; 12) subsp. *sibiricum* Wolf E. Павловская опытная станция ВИР (г. Павловск Ленинградской обл.), Тихонова О. А. 05.1994;

Ribes x Grossularia: Jošta – 13) Павловская опытная станция ВИР (г. Павловск Ленинградской обл.), Тихонова О. А. 05.1994; 14) Павловская опытная станция ВИР (г. Павловск Ленинградской обл.), 22.05. 2012; *Kroma* – 15) Павловская опытная станция ВИР (г. Павловск Ленинградской обл.), Тихонова О. А. 05. 1994; 16) Павловская опытная станция ВИР (г. Павловск Ленинградской обл.), 22.05.2012.

Для изучения с помощью светового микроскопа (СМ) пыльцевые зерна обрабатывались по стандартному ацетолитному методу [Erdtman, 1952]. Пыльцевые зерна фотографировались при 1000-кратном увеличении фотокамерой Canon 5D. Также использовалась оптика Номарского. Для составления описаний пыльцы были измерены не менее 20 зерен из каждого образца.

Исследования на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JEOL JSM-6390 проводились в Центре коллективного пользования научным оборудованием БИН РАН.

Результаты

Для пыльцевых зерен исследуемых гибридов и родительских видов представлена характеристика их морфологического типа, структуры поверхности и размеров.

G. reclinata (рис. 1: 1–4; рис. 2: 1–2). Пыльцевые зерна бороздно-поровые, сфероидальные, реже эллипсоидальные, в очертании с полюса округлые или округло-4-5-лопастные, с экватора округлые, реже овальные, полярная ось 25–39 мкм, экваториальный диаметр 20–35 мкм. Борозды в количестве 4–5, обычно широкие, шириной

в среднем 5 (от 3 до 7) мкм, меридионально направленные, закругленные на концах, в центре (по экватору) иногда сужающиеся, с нечеткими, рваными краями. Количество пор от 8 до 10. Обычно борозды параллельны друг другу, две поры расположены по концам борозды, ближе к полюсам. Мембрана борозд гранулярная. Поры округлые, в среднем 3 (от 2 до 5) мкм в диаметре, с четкими краями. Экзина толщиной 0,9–1,9 мкм, скульптура мезокольпима неясная, гладкая или шероховатая.

При исследовании в СЭМ наблюдается почти гладкая, редко микроперфорированная поверхность мезокольпима, обнаруживаются микроперфорации около 0,1 мкм в диаметре, иногда микроперфорации соединяются, располагаются в неглубоких складках, образуя извилистый рельеф поверхности. Борозды обычно широкие, погруженные, закругленные на концах, редко более или менее узкие. Мембрана борозд гранулярная, гранулы округлой или угловатой формы, 0,1–0,2 мкм в диаметре, располагаются на шероховатой поверхности борозды на расстоянии 0,1–0,9 мкм друг от друга. Края борозд неровные, извилистые или рваные. Поры округлые, края пор ровные.

Примечание: в образце № 2 обнаруживаются пыльцевые зерна с более узкими, шириной до 2 мкм, бороздами, часто расположенными под небольшим углом друг к другу. Количество пор внутри борозд от 1 до 3, поры размещены неравномерно.

G. divaricata (рис. 1: 13–14; рис. 3: 1–4). Пыльцевые зерна бороздно-поровые или слитнобороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса округло-4-5-лопастные, с экватора округлые, в среднем 25 (от 18 до 31) мкм в диаметре. Борозды в количестве 4–5, широкие, шириной в среднем 5 (от 3,3 до 7,5) мкм, в основном меридионально направленные, слабо закругленные на концах, с нечеткими, рваными краями. Количество пор от 8 до 10. Борозды расположены параллельно друг другу, с двумя порами почти на концах борозды, ближе к полюсам. Часто встречаются пыльцевые зерна с бороздами, расположенными под углом друг к другу, иногда сливающимися попарно вблизи полюсов, поры в количестве от 1 до 4 размещены неравномерно внутри борозды. Мембрана борозд гранулярная. Поры округлые, в среднем 4 (от 3 до 6) мкм в диаметре, с четкими краями. Экзина толщиной 0,9–1,8 мкм, скульптура мезокольпима неясная, гладкая или шероховатая.

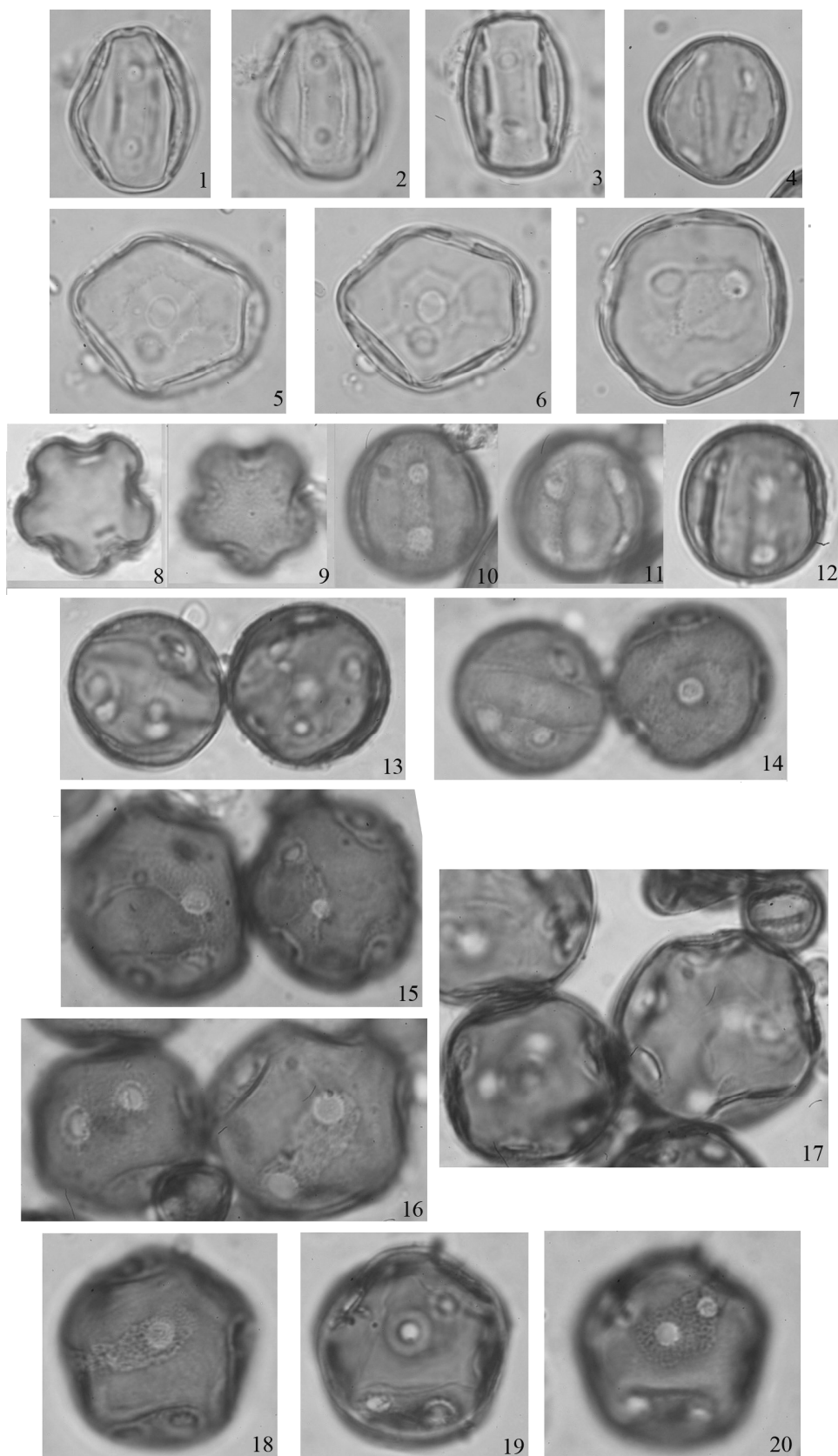


Рис. 1. Общий вид пыльцевых зерен крыжовниковых (СМ). 1-4 – *G. reclinata*; 5-7 – *R. nigrum*; 8-12 – *G. nivea*; 13-14 – *G. divaricata*; 15-17 – *Jošta*; 18-20 – *Kroma*; 8-9 – вид с полюса, 1-4 – вид с экватора, 10-12 – общий вид пыльцевых зерен. Масштабная линейка: –10 мкм

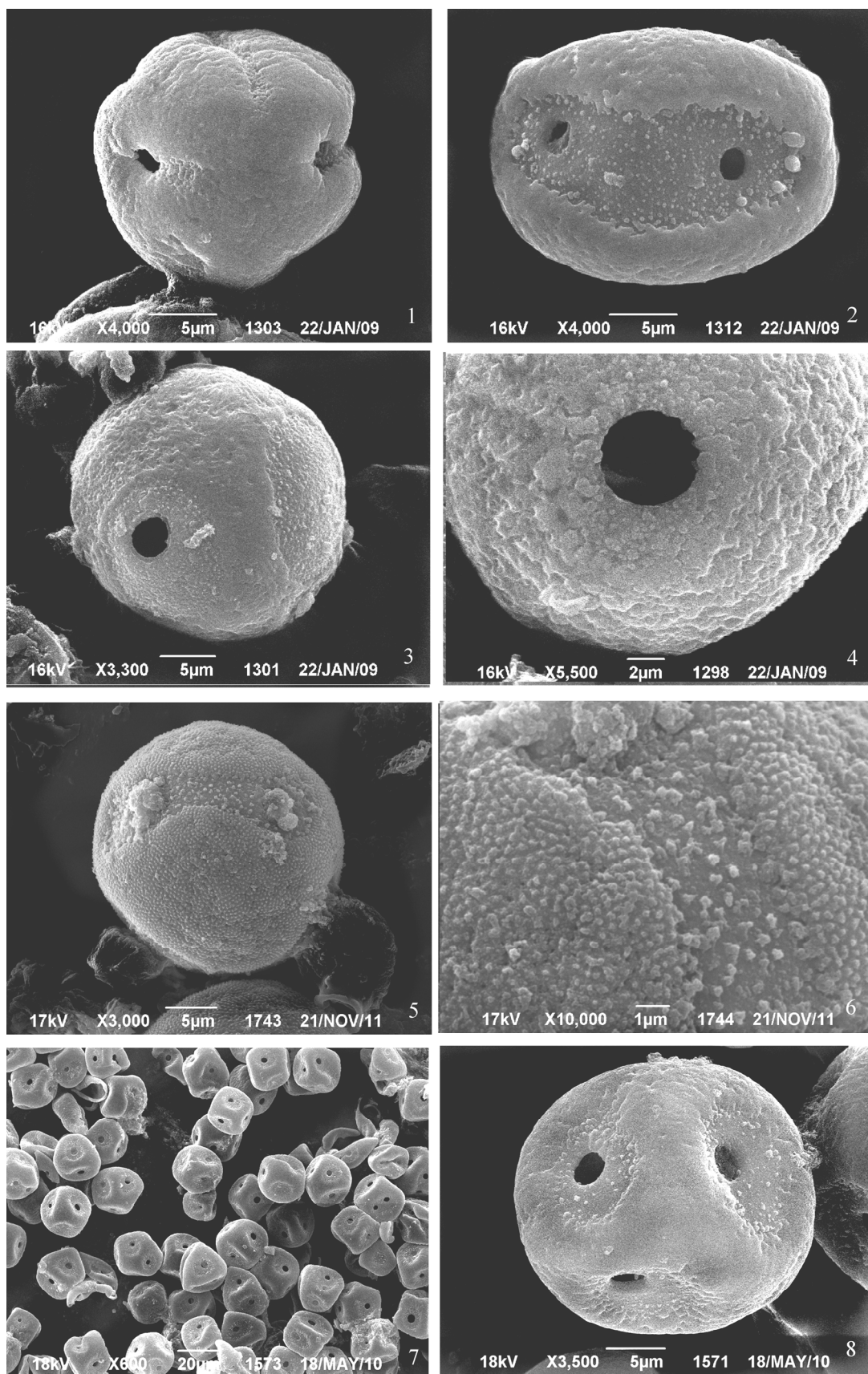


Рис. 2. Пыльцевые зерна крыжовниковых (СЭМ). 1–2 – *G. reclinata*; 3–4 – *R. nigrum*; 5–6 – *G. nivea*; 7–8 – *Kroma*; 1 – вид с полюса; 2, 5 – вид с экватора; 3, 8 – общий вид; 4, 6 – элементы поверхности; 7 – скопление пыльцевых зерен

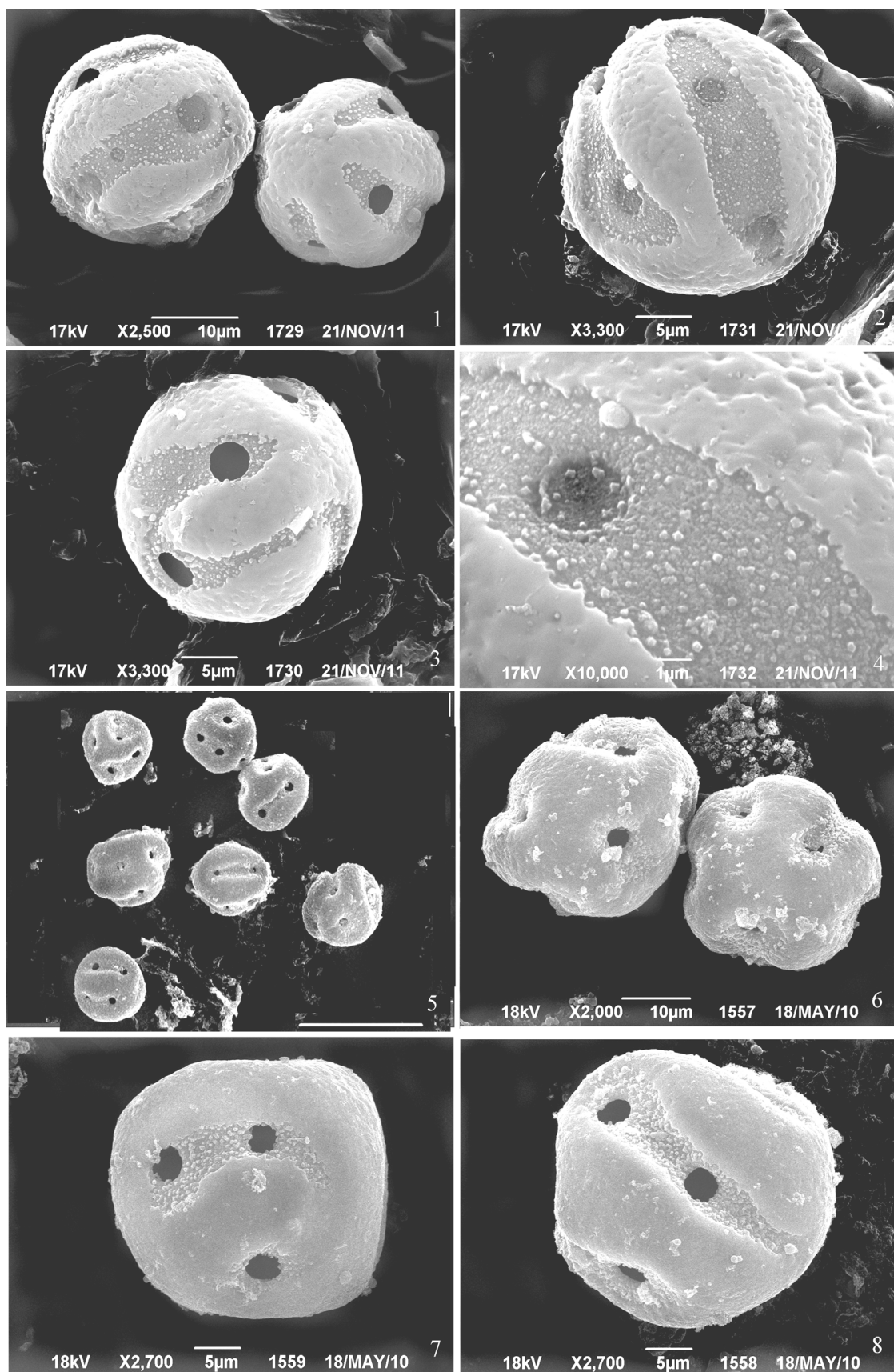


Рис. 3. Пыльцевые зерна крыжовниковых (СЭМ). 1–4 – *G. divaricata*; 5–8 – *Jošta*; 2, 3, 7, 8 – общий вид пыльцевого зерна ; 4 – элементы поверхности; 1, 5, 6 – несколько пыльцевых зерен

При исследовании в СЭМ наблюдается почти гладкая или микроперфорированная поверхность мезокольпиума, обнаруживаются микроперфорации около 0,1 мкм в диаметре, иногда микроперфорации сливаются, образуя извилистый рельеф поверхности. Борозды обычно широкие, погруженные, слегка закругленные на концах. Мембрана борозд гранулярная, гранулы округлой формы, 0,1–0,2 мкм в диаметре, располагаются на шероховатой поверхности борозды более или менее плотно, на расстоянии 0,1–0,7 мкм друг от друга. Края борозд неровные, извилистые или рваные. Поры округлые, края пор ровные.

Примечание: в образце № 6 диаметр пыльцевых зерен в среднем больше на 6 мкм, чем в образцах №№ 4 и 5. Диаметр пор и ширина борозд больше в среднем на 0,5–1 мкм.

G. nivea (рис. 1: 8–12; рис. 2: 5–6). Пыльцевые зерна бороздно-поровые, в очертании с полюса округлые или округло-4-5-лопастные, с экватора округлые, в диаметре в среднем 27 (от 22 до 31) мкм. Борозды в количестве 4 (очень редко 5), широкие, шириной в среднем 4 (от 3 до 5,5) мкм, меридионально направленные, закругленные на концах, с нечеткими, рваными краями. Количество пор обычно 8 (очень редко 10). Борозды параллельны друг другу, две поры расположены на концах борозд ближе к полюсам. Мембрана борозд гранулярная. Поры округлые, в среднем 4,2 (от 3,1 до 5,3) мкм в диаметре, с четкими краями. Мембрана пор почти гладкая. Экзина толщиной 0,9–1,8 мкм, скульптура мезокольпиума неясная, шероховатая.

При исследовании в СЭМ наблюдается микрошиповатая поверхность мезокольпиума, редко обнаруживаются микроперфорации около 0,1 мкм в диаметре, микрошипики 0,1–0,2 мкм по высоте и в диаметре, довольно плотно и регулярно расположены на расстоянии 0,1–0,3 мкм друг от друга. Борозды обычно широкие, погруженные, закругленные на концах. Мембрана борозд гранулярная, гранулы угловатой формы, 0,1–0,3 мкм в диаметре, располагаются на шероховатой поверхности борозды на расстоянии 0,2–0,9 мкм друг от друга. Края борозд неровные, извилистые или рваные. Поры округлые, края пор ровные.

Ribes nigrum (рис. 1: 5–7; рис. 2: 3–4). Пыльцевые зерна орово-поровые, сфероидальные, в очертании округлые или округло-угловатые, в среднем 34 (от 29 до 40) мкм в диаметре. Поры в количестве 6–10, округлые, глобально расположенные, в среднем 4,8 (от 2,9 до 6) мкм в диаметре, с четкими краями. Поры окружены эктоапертурной областью округлой, удлиненной, угловатой или неправильной формы с нечеткими,

рваными краями, 5–12 мкм в диаметре, редко эктоапертурная область охватывает две поры. Мембрана эктоапертуры гранулярная. Экзина толщиной 1,1–1,7 мкм, скульптура мезопориума неясная, шероховатая.

При исследовании в СЭМ наблюдается почти гладкая или микроперфорированная поверхность мезопориума, обнаруживаются микроперфорации около 0,1 мкм в диаметре, часто микроперфорации сливаются, образуя извилистый рельеф поверхности. Эктоапертурная область главным образом округлой формы, погруженная. Мембрана эктоапертуры гранулярная, гранулы округлой формы, около 0,1 мкм в диаметре, располагаются плотно или на расстоянии 0,1–0,4 мкм друг от друга. Часто пора расположена в центре эктоапертурной области. Очень редко эктоапертурные области охватывают пору лишь по краям. Иногда встречается эктоапертурная область без поры. Края эктоапертур неровные, извилистые или рваные. Поры округлые, края пор более или менее ровные.

Примечание: пыльцевые зерна *subsp. sibiricum* (образец № 12) крупнее пыльцы из других образцов в среднем на 2–3 мкм.

Kroma (рис. 1: 18–20; рис. 2: 7–8). Пыльцевые зерна главным образом порово-оровые или слитнобороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса и с экватора округлые, в среднем 32 (от 26 до 45) мкм в диаметре. Поры в количестве от 6 до 12 расположены более или менее равномерно по всему пыльцевому зерну, окружены эктоапертурной областью округлой, угловатой или бороздовидной формы, ширина бороздовидных областей около 5 мкм (иногда до 13 мкм). Эктоапертурные области с нечеткими, извилистыми, рваными краями, охватывают от 1 до 4 пор, располагаются как параллельно, так и под углом до 90° друг к другу. Поры внутри эктоапертур также неравномерно размещены. Мембрана борозд гранулярная. Поры округлые, с четкими краями, в среднем 4,5 (от 2,6 до 6,2) мкм в диаметре. Экзина толщиной 1,1–2,0 мкм, скульптура мезокольпиума неясная, гладкая или шероховатая.

При исследовании в СЭМ наблюдается почти гладкая или слабо микроперфорированная поверхность мезопориума, обнаруживаются микроперфорации около 0,1 мкм в диаметре, иногда микроперфорации сливаются, образуя извилистый рельеф поверхности. Эктоапертурная область округлой, удлиненной, неправильной, угловатой или бороздовидной формы, 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. Края эктоапертур

неровные, извилистые или рваные. Поры округлые, края пор более или менее ровные.

Примечание: в образцах встречаются мелкие пыльцевые зерна от 11 до 28 мкм в диаметре с мелкими, около 2 мкм в диаметре, порами.

Jošta (рис. 1: 15–17; рис. 3: 5–8). Пыльцевые зерна главным образом слитнобороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса и с экватора округлые, в среднем 35 (от 30 до 45) мкм в диаметре. Поры в количестве от 6 до 12 расположены в бороздах по всему пыльцевому зерну, окружены эктоапертурными областями, чаще всего бороздovidной формы, ширина бороздovidных областей 7 мкм (от 5 до 13 мкм). Эктоапертурные области разной формы, с нечеткими, извилистыми, рваными краями, охватывают от 2 до 4 пор, могут располагаться под углом до 90° друг к другу, часто сливаясь между собой. Поры внутри эктоапертур расположены неравномерно. Мембрана борозд гранулярная. Поры округлые, с четкими краями, в среднем 4,5 (от 2,7 до 5,7) мкм в диаметре. Экзина толщиной 1,1–2,1 мкм, скульптура мезокольпиума неясная, шероховатая.

При исследовании в СЭМ наблюдается почти гладкая или микроперфорированная поверхность мезопориума, обнаруживаются микроперфорации около 0,1 мкм в диаметре. Эктоапертурная область главным образом бороздovidной формы, погруженная. Мембрана эктоапертуры гранулярная, гранулы округлой формы, около 0,2 мкм в диаметре, плотно расположенные. Края эктоапертур неровные, извилистые или рваные. Поры округлые, края пор более или менее ровные.

Примечание: в образцах встречаются мелкие пыльцевые зерна от 13 до 28 мкм в диаметре с мелкими, около 2 мкм в диаметре, порами.

Таким образом, у исследованных представителей обнаружены два морфологических типа пыльцевых зерен: бороздно-поровый (*Grossularia*) и порово-оровый (*Ribes*). Прослеживаются все переходные формы от меридионально-бороздных к глобально-поровым. У большинства изученных таксонов в каждом образце обнаруживаются разные формы пыльцевых зерен, которые мы условно объединили в следующие пять групп:

1) Бороздно-поровые. Борозды меридионально направлены и параллельны друг другу, в бороздах по 2 поры (рис. 1: 1–3, 8–12; рис. 2: 2, 5).

2) Отклонения бороздно-поровых. Борозды в основном меридионально направлены, часто не параллельны, а расположены под углом друг к другу, борозды часто сливаются, 1-2-3 поры в борозде (рис. 1: 4, 13–14; рис. 2: 1; рис. 3: 1–3, 8).

3) Отклонения бороздно-поровых и порово-оровых. Эктоапертурные области одновременно округлой, угловатой, неправильной или бороздovidной формы, охватывают от 1 до 4 пор, располагаются как параллельно, так и под углом до 90° друг к другу. Поры внутри эктоапертур также неравномерно размещены. У пыльцевого зерна присутствует по крайней мере одна борозда (рис. 1: 15–17; рис. 3: 6–7).

4) Отклонения порово-оровых. Эктоапертурные области округлой, угловатой, удлиненной, неправильной формы, охватывают от 1 до 3 пор, расположение пор неравномерное (рис. 1: 7, 18–20).

5) Порово-оровые. Одна пора в центре эктоапертурной области, расположение пор глобальное, равномерно по всему пыльцевому зерну (рис. 1: 5–6; рис. 2: 3, 8).

Распределение форм пыльцы у исследованных таксонов представлено в таблице.

Обсуждение

В соответствии с общепринятой палинологической терминологией борозда – это вытянутая апертура, соотношение длины которой к ширине больше 2 [Токарев, 2002], у поры указанное соотношение меньше 2. У пыльцевых зерен представителей крыжовниковых обнаружены сложные апертуры, состоящие из эктоапертуры и эндоапертуры [Гаврилова, 2009]. Части сложной апертуры классифицируются Токаревым [2002] следующим образом: борозда – это эктоапертура, т. е. апертура в эктэксине, ора – эндоапертура, превышающая по своим размерам эктоапертуру, порой может называться как эктоапертура, так и эндоапертура. В нашем случае эндоапертуры (поры) всегда меньше эктоапертур (борозд или пор), таким образом, сложные типы апертур крыжовниковых мы называем бороздно-поровыми, в соответствии с терминологией Токарева [2002] и порово-оровыми, отмечая при этом, что апертуры сложные. Последний тип сложных апертур встречается редко, и у Токарева [2002] нет подходящего термина для его обозначения. Мы приводим перевод термина Эрдтмана [Erdtman, 1952], впоследствии используемого Punt et al. [2007], pororate – порово-оровый – тип сложной апертуры, чаще всего округлой формы, у которой очертания эндопоры и эктопоры не соответствуют друг другу. Часто такие апертурные типы цветковых называют просто поровыми, упуская при этом сложность апертур [Punt et al., 2007]. Так, при описании пыльцы всех крыжовниковых морфологический тип поровые или рассеянно-многопоровые использовали Агабабян [1963],

Куприянова, Алешина [1972], Hesse et al. [2009], Бурменко и др. [2009]. Ряд исследователей [Verbeek-Reuvers, 1977; Huang Pu-hwa, Ye Wan-hui, 1989] разделяли тип *Grossularia* и тип *Ribes*, обращая внимание на равномерность расположения борозд и пор внутри борозд, тип *Grossularia* авторы называли зональнобороздным.

Нами описаны два морфологических типа пыльцевых зерен у родов *Grossularia* и *Ribes*. По палиноморфологическим данным подтверждается выделение этих родов в отдельное семейство и правомерность подразделения родов внутри семейства [Гаврилова, 2009, 2010]. В настоящей работе впервые исследованы пыльцевые зерна еще двух видов крыжовников, их пыльца также относится к бороздно-поровому типу *Grossularia* (табл.). Выявлены диагностические характеристики пыльцы этих видов: у пыльцевых зерен *G. divaricata* борозды часто сливаются между собой вблизи полюсов, поры неравномерно расположены внутри борозд (рис. 1: 13–14; рис. 3: 1–4), у пыльцевых зерен *G. nivea* впервые для крыжовниковых обнаружена микрошиповатая поверхность мезокольпиума (рис. 2: 5–6).

По размерам пыльцевые зерна всех исследованных таксонов варьируют от 25 до 45 мкм в диаметре и относятся к пыльцевым зернам среднего размера [Токарев, 2002]. Пыльца смородины и тетраплоидных гибридов (от 26 до 45 мкм в диаметре) в среднем чуть больше, чем пыльца крыжовников (от 18 до 39 мкм в диаметре). Hossain et al. [1990] описали увеличение размеров пыльцевых зерен и пор у амфидиплоидных гибридов рода *Brassica* по сравнению с диплоидными родительскими видами. Увеличение размеров пыльцы тетраплоидных гибридов крыжовниковых (по сравнению с диплоидными «родительскими» формами) не наблюдается. Диаметр пор у гибридов крыжовниковых тоже не увеличивается и составляет в среднем 4–5 мкм в диаметре. Однако у гибридов обнаруживается большое число мелких (недоразвитых?) пыльцевых зерен около 11 мкм в диаметре, с мелкими эктоапертурами и порами около 2 мкм в диаметре (рис. 1: 17).

Количество пор у тетраплоидных гибридов в действительности чуть больше (до 12 у гибридов, у видов обычно не больше 10). Увеличение числа пор у тетраплоидов описано еще на примере пыльцы ржи [Попова, 1971]. Увеличение или уменьшение числа пор триплоидных гибридов берез показано в работе Karlsdottir et al. [2008]. При изучении пантопоратной пыльцы межвидовых гибридов и родительских форм амарантусов обнаружено, что количество пор у

пыльцы гибридов среднее между количеством пор у пыльцевых зерен родительских форм [Franssen et al., 2001].

Изучение морфологии пыльцы гибридов ранее проводили главным образом на образцах, родительские формы которых имели однотипные пыльцевые зерна [Olsson, 1974; Srivastava, 1978; Sorensen, 1989; Hossain et al., 1990; Franssen et al., 2001; Datta et al., 2006; Vafadar et al., 2010]. Поэтому авторы сравнивали в основном количественные характеристики пыльцы – размеры пыльцевых зерен, величину их полярной оси и экваториального диаметра, размер пор, размер ячеек на поверхности экзины. При изучении культиваров и их гибридов *Cajanus cajan* [Srivastava, 1978] существенных различий в размерах пыльцевых зерен не обнаружено, однако автор отмечает близость размеров пыльцевых зерен к мужскому родительскому культивару, по размерам ячеек экзины гибриды занимают промежуточное положение. На примере гибридов F_1 и F_2 рода *Linaria* отмечено небольшое уменьшение размеров пыльцевых зерен по сравнению с родительскими [Olsson, 1974]. Пыльцевые зерна пяти видов и гибридов первого и второго поколения рода *Pachyrhizus* были изучены Sorensen [1989]. Морфологические характеристики пыльцы, такие как размеры и симметрия зерен, длина борозд, – всегда средние у F_1 гибридов, сетчатость и размер ячеек на мезокольпиуме, сетчатость апокольпиума, особенности края борозд (т. е. характеристики тектума) сохраняются у F_2 гибридов. Автор предлагал использовать метод палиноморфологии для определения возможных родительских видов растения, указывая, что для этих целей качественные (текстурные) особенности пыльцы *Pachyrhizus* важнее, чем количественные.

При изучении пыльцы гибридов, родительские формы которых имели один апертурный тип, но разные структуры поверхностей, отмечен переходный тип поверхностей [Sorensen, 1989; Datta et al., 2006; Vafadar et al., 2010]. Имеются также данные и о том, что поверхность экзины может быть однотипной с одной из родительских форм [Datta et al., 2006; Гаврилова, Никитин, 2012].

Подробное исследование морфологии пыльцы гибрида *Mecopopsis* x *cookei*, у которого родительские формы имели разные апертурные типы и особенности поверхности экзины [Henderson, 1972], показало, что пыльца имеет апертурный тип одного из родителей (пыльцевые зерна родительских форм 3-бороздные и безапертурные, у гибрида – 3-бо-

роздные), а характеристики шиповатого текстура гибрида по размерам шипов являются промежуточными между родительскими формами. Размеры пыльцы гибрида – средние между родительскими видами.

В нашем случае у гибридов крыжовниковых выявлены ранее никем не отмеченные особенности: у гибридов представлены все переходные формы пыльцы от одного апертурного родительского типа к другому. Таким образом, гибриды – достаточно информативный и довольно удобный объект для изучения развития пыльцы с точки зрения детерминации апертур. Однако соотношение и распределение форм у двух изученных нами гибридов различно: у *Kroma* встречаются пыльцевые зерна типа смородин и все варианты отклонений (табл.: формы 2–5), а у *Jošta* формы крыжовникового типа, характерные для двух родительских видов, и их отклонения (табл.: формы 2–3).

Распределение форм пыльцевых зерен, обнаруженных у изученных видов и гибридов крыжовниковых

Группа	Формы	Таксон					
		<i>G. reclinata</i>	<i>R. nigrum</i>	<i>G. nivea</i>	<i>Kroma</i>	<i>G. divaricata</i>	<i>Jošta</i>
1	Бороздно-поровые	+		+			
2	Отклонения бороздно-поровых	+			+	+	+
3	Отклонения бороздно-поровых и порово-поровых				+		+
4	Отклонения порово-поровых		+		+		
5	Порово-поровые		+		+		

У видов, участвовавших в формировании гибрида *Jošta*, поверхности экзины мезокольпиума-мезопориума однотипны – шероховатые, микроперфорированные, соответственно, у гибрида тип поверхности такой же. В образовании гибрида *Kroma*, помимо видов с шероховатой, микроперфорированной поверхностью пыльцы, участвовал вид *G. nivea* с микрошиповатой поверхностью, однако эта особенность совсем не передалась гибриду.

Таким образом, в результате нашего исследования выявлены новые формы пыльцы крыжовниковых – спиральнобороздные и новый для семейства тип поверхности мезокольпиума – микрошиповатый. У пыльцы гибридов представлены все формы переходов апертурных типов от меридионально-бороздных к глобально-поровым. Многообразие форм пыльцевых зерен в каждом из образцов является дополнительной характеристикой гибридов.

У тетраплоидов не выявлено увеличения размера пыльцы, но отмечено наличие мелкозернистых пыльцевых зерен. Поверхность пыльцы гибридов не всегда отражает особенности экзины родительских форм. Подтверждается выделение семейства и разделение родов по палиноморфологическим признакам.

Авторы выражают благодарность научному сотруднику отдела ГР плодовых культур ВИР Н. А. Пупковой за предоставленный палинологический материал по роду *Grossularia* Hill из генофонда крыжовника Павловской опытной станции ВИР и ведущему сотруднику Центра коллективного пользования научным оборудованием БИН РАН Л. А. Карцевой за проведение работ на СЭМ.

Литература

- Агабабян В. Ш. К палиноморфологии рода *Ribes* L. // Известия АН Арм. ССР. Сер. «Биол. науки». 1963. Т. 16, № 4. С. 93–98.
- Бурменко Ю. В., Сорокопудов В. Н., Колесников Б. А. и др. Дополнение к морфологии пыльцы сем. *Grossulariaceae* Dumort // Вестник КрасГАУ. 2009. № 1. С. 25–31.
- Гаврилова О. А. Морфология пыльцы представителей *Grossulariaceae* и некоторые вопросы систематики семейства // Проблемы эволюции и систематики культурных растений: материалы Междунар. науч. конф. к 120-летию со дня рождения Е. Н. Синской (СПб., 9–11 дек. 2009 г.). СПб., 2009. С. 164–168.
- Гаврилова О. А. Морфологические типы пыльцевых зерен *Grossulariaceae* как таксономический признак // Материалы XII Московского совещания по филогении растений, посвященного 250-летию со дня рождения Георга-Франца-Гофмана. М. 2010. С. 228–231.
- Гаврилова О. А., Никитин В. В. Палинологическая характеристика восточноевропейских представителей рода *Viola* (*Violaceae*) по данным сканирующей электронной микроскопии // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 8. С. 100–115.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР. Л.: Наука, 1972. С. 149–150.
- Пожидаев А. Е. Структура многообразия морфологического признака на примере расположения апертур пыльцы цветковых и естественная упорядоченность биологического многообразия, или Что такое многообразие (способы описания и интерпретации) // Тр. Зоол. института РАН. Приложение № 1. 2009. С. 150–182.
- Помология. Т. 4: Смородина. Крыжовник. Орел: Изд-во ВНИИСПК, 2009. С. 11–14.
- Попова И. С. Морфологические типы пыльцевых зерен у тетраплоидных форм озимой ржи // Изв. СО АН СССР. Сер. «Биол. науки». 1971. Вып. 3. С. 62–65.

Пояркова А. И. Подсем. Ribesioideae / Флора СССР / Ред. В. Л. Комаров. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 226–270.

Токарев П. И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М.: КМК, 2002. 51 с.

Тихонова О. А. Особенности биологии и селекционная ценность генофонда черной смородины в условиях Северо-Запада России: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 2000. 18 с.

Berger A. A taxonomic review of currant and gooseberries // Techn. Bull. State Agr. Exper. Stat. Geneva. 1924. N 109. 118 p.

Datta K., Chaturvedi M., Ram T. Pollen exine ornamentation in the F₂ generation of an interspecific hybrid of *Chorisia* (Bombacoideae, Malvaceae) in relation to inheritance pattern // Grana. 2006. Vol. 45, N 2. 2006. P. 109–114.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Franssen A. S., Skinner D. Z., Al-Khatib K., Horak M. I. Pollen morphology differences in *Amaranthus* species and interspecific hybrids // Weed Science, 2001. Vol. 49, N 6, P. 732–737.

Henderson D. M. The hybrid pollen of *Meconopsis* x *cookei*. // Grana. 1972. Vol. 12, N 1. P. 52–56

Hesse M., Halbritter H., Zetter R. et al. Pollen terminology. An illustrated handbook. Wien; New York: Springer, 2009. 261 p.

Hossain M. M., Inden H., Asahira T. Pollen morphology of interspecific hybrid of *Brassica oleracea* and *B. campestris* // Hort. Science. 1990. Vol. 25, N 1. P. 109–111.

Huang Pu-hwa, Ye Wan-hui. Pollen morphology of *Ribes* L. and its taxonomic significance // Acta Phytotaxonomica Sinica. 1989. Vol. 27, N 5. P. 378–385.

Janczewski E. Monographie des groseilliers *Ribes* L. // Mem. de la Soc. Phys. et d'hist. nat. de Geneva, 1907. Vol. 35, f. 3. P. 200–516.

Karlsdottir L., Hallsdottir M., Thorsson A. Th., Anamthawat-Jonsson K. Characteristics of pollen from natural triploid *Betula* hybrids // Grana. 2008. Vol. 47, N 1. P. 52–59.

Olsson U. A biometric study of the pollen morphology of *Linaria vulgaris* (L.) Miller and *L. repens* (L.) Miller (*Schrophulariaceae*) and their hybrid progeny in F₁ and F₂ generations // Grana. 1974. Vol. 14, Issue 2–3. P. 92–99.

Punt W., Hoen P. P., Blackmore S. et al. Glossary of pollen and spore terminology // Rev. Palaeobot. Palynol. 2007. Vol. 143, N 1–2. P. 1–81.

Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. Toronto: MacMillan and Co. 1954. 996 p.

Sorensen M. Pollen morphology of species and interspecific hybrids in *Pachyrhizus* Rich ex DC (*Fabaceae: Phaseoleae*) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1989. Vol. 61, N 1. P. 319–339

Srivastava V. Pollen morphology of *Cajanus cajan* (L.) Willd. (*Leguminosae*) cultivars and their hybrids // Grana. 1978. Vol. 17, N 2. P. 107–109.

Vafadar M., Attar F., Maroofi H., Mirtadzadini M. Pollen morphology of *Amygdalus* L. (*Rosaceae*) in Iran // Acta Soc. Bot. Poloniae, 2010. Vol. 79, N 1. P. 63–71.

Verbeek-Reuvers A. A. M. L. The Northwest European Pollen Flora, 12 *Grossulariaceae* // Rew. Palaeobot. Palynol. 1977. Vol. 24, N 3. P. 107–116.

Weigend M. *Grossulariaceae* DC // K. Kubitzki. The Families and Genera of Vascular Plants. Berlin: Springer, 2007, P. 168–176.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Гаврилова Ольга Анатольевна

научный сотрудник

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург,

Россия, 197376

эл. почта: olgabin@rambler.ru

тел.: (812) 2344512

Тихонова Ольга Анатольевна

ведущий научный сотрудник

ГНУ ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова

Россельхозакадемии

ул. Большая Морская, 42, Санкт-Петербург,

Россия, 190000

эл. почта: o.tikhonova@vir.nw.ru

тел.: (812) 2344512

Гаврилова, Olga

Komarov Botanical Institute of RAS

2, Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia

e-mail: olgabin@rambler.ru

tel.: (812) 2344512

Tikhonova, Olga

Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry,

Russian Academy of Agricultural Sciences

42 Bol'shaya Morskaya St.,

190000 St. Petersburg, Russia

e-mail: o.tikhonova@vir.nw.ru

tel.: (812) 2344512