

СООБЩЕНИЯ

**ОСОБЕННОСТИ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У ВИДОВ
RIBES И *GROSSULARIA* (GROSSULARIACEAE)
В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ (Г. САНКТ-ПЕТЕРБУРГ)**

© 2024 г. Н. К. Степанова^{1, *}, Л. Ф. Яндовка^{1, **},
И. И. Шамров^{1, 2, ***}, Г. С. Вебер^{3, ****}

¹Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена
Наб. р. Мойки, 48, С.-Петербург, 191186, Россия

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

³ФГБУ РНЦРХТ им. ак. А. М. Гранова МЗ РФ
ул. Ленинградская, 70, Санкт-Петербург, пос. Песочный, 197758, Россия

*e-mail: pitastep@yandex.ru

**e-mail: yandovkaTGU@mail.ru

***e-mail: shamrov52@mail.ru

****e-mail: med.st.veber@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2882-4733>

Поступила в редакцию 22.09.2024 г.

Получена после доработки 29.10.2024 г.

Принята к публикации 19.11.2024 г.

Изучены процессы микроспоро- и микрогаметогенеза, имеющие большое значение для оценки фертильности пыльцы, у 8 видов *Ribes* и 2 видов *Grossularia* (Grossulariaceae), произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого (БИН им. В.Л. Комарова РАН). Результаты показали, что мейоз у них проходит с отклонениями. Характер нарушений мейоза у всех видов сходный: на начальных стадиях I и II делений мейоза наблюдаются выбросы хромосом за пределы веретена деления, задержка хромосом на экваторе, отставание или их забегание вперед, хромосомные мосты, цитомиксис (единично). В конце делений мейоза выявляются микроядра (1–2 у местных видов, до 6 у интродуцентов). На стадии образования тетрад могут формироваться микроядра, диады, триады и линейные тетрады. Частота нарушений в начале мейоза у местных видов *Ribes* ниже по сравнению с интродуцентами и составляет 12–25%; у *Grossularia* частота нарушений в конце первого деления мейоза выше по сравнению с *Ribes* и составляет 20–31%, при этом к стадии телофазы II частота нарушений у крыжовников снижается, более всего – у *G. divaricata*. У интродуцированных видов частота нарушений мейоза различается. Менее всего клеток с нарушениями на всех, особенно заключительных, стадиях мейоза у *R. mandshuricum* и *R. spicatum*. Установлено, что частота нарушений при образовании тетрад микроспор в основном коррелирует с фертильностью пыльцы. Особенно это коррелирует у *R. maximowiczianum*, *R. alpinum*, *R. hispidulum*, *R. nigrum*, *R. saxatile* и *R. spicatum*. Максимальная фертильность пыльцевых зерен (79.6–89.5%) имеется у местных для г. Санкт-Петербурга видов *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*. Интродуцированные растения характеризуются меньшими значениями количества морфологически сформированной пыльцы, при этом средний процент фертильной пыльцы, достаточный для процессов опыления и оплодотворения, у *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. spicatum*.

Ключевые слова: *Grossularia*, *Ribes*, мейоз во время микроспорогенеза, фертильность пыльцы

DOI: 10.31857/S0006813624120052, **EDN:** NNVBYA

Смородина и крыжовник – ягодные культуры, широко используемые человеком. Их современные сорта созданы на основе гибридизации 1–3 видов. Залогом высокой урожайности при получении новых форм растений является формирование фертильной пыльцы. Этому предшествуют процессы микроспоро- и микрогаметогенеза. Наиболее важным является микроспорогенез, и особенно мейоз – одна из критических стадий в развитии пыльника.

В литературе имеются сведения по общей структуре пыльника у представителей сем. Grossulariaceae. Для них характерен 4-гнездный, 2-тековый пыльник. Стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, эндотеция, двух средних слоев и тапетума. Эндотеций образован крупными клетками. Перед созреванием пыльника в них образуются фиброзные утолщения. Два средних слоя эфемерны. Их дегенерация совпадает с лизисом тапетума. Экспериментально эти данные подтверждены для *Ribes alpinum* L. и *Grossularia reclinata* (L.) Mill. (Mandrik, 1969). Тапетум у крыжовниковых секреторного типа, представлен многоядерными клетками, расположенными в один слой. У некоторых видов смородины тапетум становится нерегулярно двухслойным из-за дополнительных периклиальных делений. После распада тетрад микроспор начинается лизис тапетума. Спорогенная ткань располагается в несколько рядов. Начальные стадии формирования пыльников у *Grossularia* завершаются в центральной России в ноябре. В начале марта спорогенная ткань в пыльнике представлена микроспороцитами, которые постепенно увеличиваются в размерах и вступают в профазу мейоза I. Это событие совпадает с делением ядер клеток тапетума. Разрушается тапетум во время стадии вакуолизации микроспор. В первой половине апреля уже наблюдается стадия тетрад (Porova, 1966, 1970; Mandrik et al., 1969; Mirgorodskaya, 2018).

Мейоз у представителей сем. Grossulariaceae протекает по стандартной схеме. В метафазе I четко видны 8 пар гомологичных хромосом. После анафазы и телофазы образуется 2-ядерная клетка. В метафазе мейоза II веретена деления располагаются под углом друг относительно друга, что приводит к возникновению тетраэдральной формы тетрад (Mandrik et al., 1969; Jacobson, 1974; Sladkov, 1989).

В пределах одного пыльника у некоторых видов стадии мейоза синхронизированы (*Ribes nigrum* L.) (Mirgorodskaya, 2018), у других они асинхронны даже в одном пыльнике (*R. alpinum* L., *Grossularia divaricata* L.). В пределах одного соцветия в нижних цветках наблюдаются более поздние стадии мейоза по сравнению с верхними цветками (Mirgorodskaya, 2018).

Темпы развития микроспор изучены на примере *Ribes pallidum* Otto et Dietr. У этого вида археспорий закладывается зимой, тетрады обра-

зуются в марте, а зрелая пыльца формируется в конце апреля (Schnarf, 1929). У смородины альпийской и крыжовника отклоненного в условиях Закарпатья все фазы микроспорогенеза протекают за 110 дней, значительные нарушения не наблюдаются (Schnarf, 1929). Котеева и др. (Koteeva et al., 2015) отмечают, что виды смородин вступают в микроспорогенез в разные сроки.

Нарушения в процессе мейоза приводят к стерильности пыльцы, ее разнокачественности и снижению репродуктивного успеха растений (Dubrovsky et al., 2013). Бученков (Buchenkov, 2009), Дубровский (Dubrovskiy, 2010), Дубровский с соавторами (Dubrovsky et al., 2011) указывают, что во II делении мейоза нарушения мейоза во время микроспорогенеза случаются значительно реже. Итогом микроспорогенеза являются сформированные тетрады. Однако вместо тетрад могут возникать полиады из-за наличия микроядер. Также внешне нормальная тетрада может оказаться стерильной из-за неполноценности генома, вызванной неравномерным распределением хромосом (Jacobson, 1974).

Мейотический этап микроспорогенеза проходит у разных видов *Grossularia* в разное время в зависимости от периода цветения, в среднем за 4–5 недель до цветения (Koteeva et al., 2015). Под действием различных стрессовых факторов (избыток или недостаток влаги, крайне высокая или слишком низкая температура окружающей среды, недостаточное или слишком сильное освещение) во время мейоза происходят структурные и физиологические нарушения, оказывающие сильное влияние на формирование гамет и последующее развитие зародыша и эндосперма (Skazkin, 1971; Spitsyn, 1994). У *Cerasus vulgaris* под воздействием водного стресса (особенно в случае водного дефицита) увеличивается частота нарушений в процессе мейоза и снижается фертильность пыльцы. Нарушения особенно выражены у гибридов (Yandovka, 2004; Yandovka, Shamrov, 2011).

Следует подчеркнуть, что мейоз у представителей *Grossularia* изучен фрагментарно и у небольшого числа видов. Получение более урожайных форм требует вовлечение в селекционный процесс новых геноисточников, что послужило основанием для нашего исследования – изучения мейоза во время микроспорогенеза и проведения скрининга видов *Ribes* и *Grossularia*, проходящих

мейоз с минимальными нарушениями в условиях г. Санкт-Петербурга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования использовались растения сем. Grossulariaceae. Среди них 8 видов *Ribes* L. (*R. hispidulum* (Jancz.) Pojark., *R. mandshuricum* (Maxim.) Kom., *R. alpinum* L., *R. saxatile* Pall., *R. spicatum* E. Robson, *R. maximosiczianum* Batalin, *R. aureum* Pursh., *R. nigrum* L.) и 2 вида *Grossularia* L. (*G. acicularis* (Smith) Spach., *G. divaricata* (*Ribes uva-crispa* L.)), произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого (БИН им. В.Л. Комарова РАН). Местными для флоры г. С.-Петербурга являются *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*, *G. acicularis*.

Сбор генеративных почек для изучения мейоза проводили темпорально, ежедневно в марте-апреле. Материалы фиксировали раствором Карнуа (3 части этилового спирта: 1 часть ледяной уксусной кислоты) (Romanova et al., 1988). Из генеративных почек выделяли зачатки бутонов с пыльниками, проводили через серию растворов (дистиллированная вода, 1N HCl, 50% HCl, дистиллированная вода, 45% уксусная кислота), затем окрашивали ацетогематоксилином (Torilskaya et al., 1975). После окрашивания готовили давленные временные микропрепараты. Окрашенные пыльники погружали в хлоралгидрат для просветления на 1–2 мин, отмывали дистиллированной водой, помещали на предметное стекло и давили покровным стеклом. Полученные микропрепараты сканировали на PANNORAMIC 250 Flash II, обрабатывали в программе 3DHistech SlideViewer и производили подсчет клеток вручную в системе облачного хранения OneCell.

Определение фертильности пыльцы проводили окрашиванием ацетокармином (Romanova et al., 1988). Для этого в начале цветения производили сбор полужакрытых бутонов, затем выделяли пыльники, сушили пыльцу, окрашивали ацетокармином и производили подсчет окрашенных (фертильных) и неокрашенных (стерильных) пыльцевых зерен.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хромосомные числа изученных видов *Ribes* и *Grossularia* – $2n = 16$.

Мейоз материнских клеток микроспор у смородиновых имеет стандартную схему, состоит из двух последовательных делений. В профазе I (PI) происходит кроссинговер и многоступенчатая подготовка к делению. У видов *Ribes* каждая из стадий профазы при микроскопировании хорошо видна. В диакинезе хромосомы спирализуются, при этом становится четко видно 8 пар хромосом (Meurman, 2010). В метафазе I (MI) биваленты выстраиваются в метафазную пластинку, образуя плотное скопление хромосом. В анафазе I (AI) нити веретена деления одновременно разъединяют биваленты и направляют их к полюсам. Хромосомы к полюсам движутся плотными группами. В телофазе I (TI) образуются два ядра без последующего цитокинеза (у *Ribes* симультанный тип образования тетрад) (Golubovskaya, 1994). В TI образуется либо дида клеток, либо двуждерная клетка, вступающая в мейоз II (Shamrov, 2019). У исследуемых нами представителей *Ribes* имеет место второй вариант. В телофазе I (TI) образуются два ядра без последующего цитокинеза, образуется двуждерная клетка, вступающая в мейоз II.

Второе деление мейоза идет по типу митоза и протекает быстрее. Профаза II короткая по времени, у многих видов она протекает очень быстро и ее трудно зарегистрировать. После нее следует метафаза II (MII), в которой хромосомы, представленные двумя хроматидами, образуют две метафазные пластинки, расположенные взаимно перпендикулярно (согласно нашим исследованиям – редко) или параллельно в разных плоскостях (Meurman, 2010). Новообразованное веретено деления инициирует расхождение хроматид к полюсам в анафазе II (AII). Вокруг групп хромосом формируются четыре ядра (TII). Происходит цитокинез. Тетрада гаплоидных микроспор располагается тетраэдрально под общей каллозной оболочкой, что согласуется с представлениями Т.Б. Батыгиной (Golubovskaya, 1994).

Установлено, что деление материнских клеток микроспор в пределах одного цветка у крыжовниковых может происходить асинхронно, что согласуется с представлениями, имеющимися в литературе по сем. Rosaceae (Yandovka, Shamrov, 2011).

Обычно мейоз у видов *Ribes* проходит за 4–5 недель до начала цветения (Koteeva et al., 2015). Проведенные нами исследования показывают,

что время прохождения мейоза у представителей *Ribes* и *Grossularia* в условиях Санкт-Петербурга зависит от температуры окружающей среды. При достаточно высокой среднесуточной температуре крыжовниковые быстро зацветают (в среднем через две недели после мейоза).

Выявлено, что у *Ribes* и *Grossularia* на разных стадиях мейоза могут происходить отклонения от нормы — нарушения нормального хода мейоза. Частота различных нарушений на одинаковой стадии (касается всех стадий мейоза) у разных видов существенно различается (табл. 1, 2). В связи с этим изученные виды были разделены на 3 группы: виды с низким процентом нарушений (0–30%), средним процентом нарушений (30–50%) и высоким процентом (50–100%). К первой группе отнесли *R. alpinum*, *R. nigrum* и *G. divaricata*; ко второй — *R. aureum*, *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. spicatum*; третьей — *R. maximowiczianum*, *R. saxatile* и *G. acicularis*.

Из табл. 1 видно, что в первом делении мейоза частота нарушений увеличивается к AI (у *R. nigrum* и *R. saxatile* частота нарушений не изменяется). Более всего нарушений при расхождении хромосом — у *R. saxatile* (71.4%) и *G. acicularis* (45%). К концу первого деления

(TI) многие хромосомы подтягиваются к своим группам, поэтому количество клеток с нарушениями по сравнению с AI снижается (у *Ribes* — на 13.7%, *R. hispidulum* — 86.1%, *R. alpinum*, видов *Grossularia* — на 32.4–49.8%).

Во втором делении мейоза, как и в первом, у всех видов в процессе расхождения хромосом к полюсам увеличивается процент клеток с нарушениями по сравнению с MII. Более всего частота нарушений при переходе от MII к AII увеличивается у *R. mandshuricum* (на 51.3%), *R. maximowiczianum* (на 53.5%), *R. saxatile* (54.4%), *R. alpinum* (61.6%), *R. hispidulum* (на 63.2%), *G. divaricata* (64.7%).

При переходе к телофазе II выброшенные за пределы веретена деления или отставшие хромосомы в основном подтягиваются к полюсам, поэтому процент клеток с нарушениями в TII значительно ниже по сравнению с AII.

При образовании тетрад микроспор происходит образование ядер, что может сопровождаться неправильным распределением ядерного материала. На стадии образования тетрад частота нарушений в основном увеличивается (см. табл. 2). К указанным нарушениям добавляются мелкие

Таблица 1. Частота нарушений мейоза I во время микроспорогенеза у видов *Ribes* и *Grossularia*

Table 1. Frequency of meiosis I disorders during microsporogenesis in *Ribes* and *Grossularia* species

| Виды Species | Просмотрено клеток на разных стадиях мейоза Examined cells at different stages of meiosis | | | | | | | | | | | |
|------------------------|--|---------------------------------|-----------|---------------|---------------------------------|------------|---------------|---------------------------------|------------|---------------|---------------------------------|------------|
| | PI | | | MI | | | AI | | | TI | | |
| | всего, шт. | с нарушениями with disorders | | всего, шт. | с нарушениями with disorders | | всего, шт. | с нарушениями with disorders | | всего, шт. | с нарушениями with disorders | |
| | total, pcs | шт. pcs | % ± m | total, pcs | шт. pcs | % ± m | total, pcs | шт. pcs | % ± m | total, pcs | шт. pcs | % ± m |
| <i>R. alpinum</i> | 100 | 0 | 0 | 104 | 4 | 3.8 ± 1.8 | 134 | 26 | 19.4 ± 3.4 | 146 | 4 | 2.7 ± 1.3 |
| <i>R. aureum</i> | 150 | 0 | 0 | 138 | 18 | 13.0 ± 3.4 | 168 | 26 | 15.4 ± 2.7 | 162 | 16 | 9.8 ± 2.3 |
| <i>R. hispidulum</i> | 150 | 2 | 1.3 ± 0.9 | 159 | 57 | 35.8 ± 3.8 | 152 | 53 | 38.8 ± 3.9 | 149 | 50 | 33.5 ± 3.8 |
| <i>R. mandshuricum</i> | 150 | 0 | 0 | 144 | 24 | 16.6 ± 3.1 | 99 | 24 | 24.2 ± 4.3 | 579 | 63 | 10.8 ± 1.2 |
| <i>R. maximowiczii</i> | 100 | 0 | 0 | 144 | 28 | 19.4 ± 3.2 | 144 | 48 | 33.3 ± 3.9 | 153 | 27 | 17.6 ± 3.0 |
| <i>R. nigrum</i> | 150 | 0 | 0 | 148 | 14 | 9.4 ± 2.3 | 156 | 14 | 8.9 ± 2.2 | 120 | 11 | 9.1 ± 2.6 |
| <i>R. saxatile</i> | 150 | 0 | 0 | 99 | 75 | 75.7 ± 4.3 | 112 | 80 | 71.4 ± 4.2 | 234 | 174 | 74.3 ± 2.8 |
| <i>R. spicatum</i> | 100 | 0 | 0 | 88 | 8 | 9.0 ± 3.0 | 80 | 20 | 25.0 ± 4.8 | 207 | 39 | 18.8 ± 2.7 |
| <i>G. aciculare</i> | 100 | 0 | 0 | 120 | 24 | 2.0 ± 1.2 | 132 | 60 | 45.4 ± 4.3 | 156 | 48 | 30.7 ± 3.6 |
| <i>G. divaricata</i> | 150 | 0 | 0 | 150 | 22 | 14.6 ± 2.8 | 172 | 69 | 40.0 ± 3.7 | 208 | 42 | 20.1 ± 2.7 |

Таблица 2. Частота нарушений мейоза II во время микроспорогенеза у видов *Ribes* и *Grossularia*
Table 2. Frequency of meiosis II disorders during microsporogenesis in *Ribes* and *Grossularia* species

| Виды Species | Просмотрено клеток на разных стадиях мейоза Examined cells at different stages of meiosis | | | | | | | | | | | |
|------------------------|--|---------------------------------|------------|--------------------------------|---------------------------------|------------|--------------------------------|---------------------------------|------------|--|----------------|------------|
| | МII | | | АII | | | ТII | | | стадия образования тетрад stage of tetrad formation | | |
| | всего, шт. total, pcs | с нарушениями with disorders | | всего, шт. total, pcs | с нарушениями with disorders | | всего, шт. total, pcs | с нарушениями with disorders | | всего, шт. total, pcs | with disorders | |
| | | шт. pcs | % ± m | | pcs | % ± m | | шт. pcs | % ± m | | шт. pcs | % ± m |
| <i>R. alpinum</i> | 189 | 21 | 11.1 ± 2.2 | 114 | 33 | 28.9 ± 4.2 | 270 | 18 | 6.6 ± 1.5 | 162 | 30 | 18.5 ± 3.0 |
| <i>R. aureum</i> | 80 | 20 | 25.0 ± 4.8 | 185 | 55 | 29.7 ± 3.3 | 145 | 35 | 24.1 ± 3.5 | 205 | 66 | 32.1 ± 3.2 |
| <i>R. hispidulum</i> | 114 | 18 | 15.7 ± 3.4 | 108 | 46 | 42.6 ± 4.7 | 182 | 79 | 43.4 ± 3.6 | 212 | 98 | 46.2 ± 3.4 |
| <i>R. mandshuricum</i> | 215 | 40 | 18.6 ± 2.6 | 141 | 54 | 38.2 ± 4.0 | 166 | 54 | 32.5 ± 3.6 | 134 | 49 | 36.5 ± 4.1 |
| <i>R. maximowiczii</i> | 120 | 30 | 25.0 ± 3.9 | 162 | 87 | 53.7 ± 3.9 | 143 | 86 | 60.0 ± 4.0 | 205 | 169 | 82.4 ± 2.6 |
| <i>R. nigrum</i> | 146 | 16 | 10.9 ± 2.5 | 130 | 20 | 15.3 ± 3.1 | 87 | 11 | 12.6 ± 3.5 | 133 | 16 | 12.0 ± 2.8 |
| <i>R. saxatile</i> | 110 | 35 | 31.8 ± 4.4 | 172 | 120 | 69.7 ± 3.5 | 137 | 93 | 67.8 ± 3.9 | 226 | 184 | 81.4 ± 2.5 |
| <i>R. spicatum</i> | 170 | 45 | 26.4 ± 3.3 | 215 | 86 | 40.0 ± 3.3 | 108 | 48 | 44.4 ± 4.7 | 184 | 86 | 46.7 ± 3.6 |
| <i>G. aciculare</i> | 130 | 34 | 26.1 ± 3.8 | 194 | 84 | 43.2 ± 3.5 | 179 | 48 | 26.8 ± 3.3 | 196 | 132 | 67.3 ± 3.3 |
| <i>G. divaricata</i> | 145 | 20 | 13.7 ± 2.8 | 152 | 59 | 38.8 ± 3.9 | 108 | 15 | 13.8 ± 3.3 | 189 | 51 | 26.9 ± 4.7 |

выбросы свободного хроматина в цитоплазме, которые на начальных стадиях остались в цитоплазме в виде свободных унивалентов и бивалентов, а на стадии тетрад они превратились в микроядра.

Таким образом, критическими стадиями, когда происходит увеличение нарушений в распределении хроматина в клетках, для представителей сем. Grossulariaceae являются анафаза I, II и стадия образования тетрад.

Следует отметить, что у видов *Ribes* и *Grossularia*, произрастающих в г. С.-Петербурге длительное время и являющихся видами местной флоры, частота нарушений мейоза ниже по сравнению с видами-интродуцентами. У местных видов *Ribes* в первом делении мейоза частота нарушений на начальных стадиях невысокая, а к стадии ТI она еще более снижается (см. табл. 1). В конце второго деления мейоза частота нарушений у местных видов выше (на 12–32%) по сравнению с первым делением, но гораздо ниже по сравнению с таковой у растений-интродуцентов (см. табл. 1, 2).

У растений *Grossularia* частота нарушений в конце первого деления мейоза выше по срав-

нению с *Ribes* и составляет 20–31%. Но к концу второго деления (в ТII) частота нарушений у крыжовников снижается, при этом более всего — у *G. divaricata*.

Интродуцированные виды *Ribes* показывают разную частоту нарушений мейоза во время микроспорогенеза. Менее всего клеток с нарушениями на всех, особенно заключительных, стадиях мейоза у *R. mandshuricum* и *R. spicatum*.

Характер нарушений мейоза у всех видов сем. Grossulariaceae сходный, независимо от того, являются растения местными или интродуцированными видами. В MI и MII наблюдали выбросы хромосом за пределы веретена деления (рис. 1e). В AI и AII встречается задержка хромосом на экваторе, отставание или забегание хромосом вперед, выбросы хромосом, хромосомные мосты (рис. 1a, c), асимметричное расположение групп хромосом в метафазе (рис. 1d). В TI и TII наиболее часты микроядра в числе 1–2 у видов третьей по частоте нарушений группы (*R. maximowiczianum*, *R. saxatile* и *G. acicularis*). Следует отметить, что число микроядер в одной клетке может достигать до 6 (рис. 1f, i, l, o).

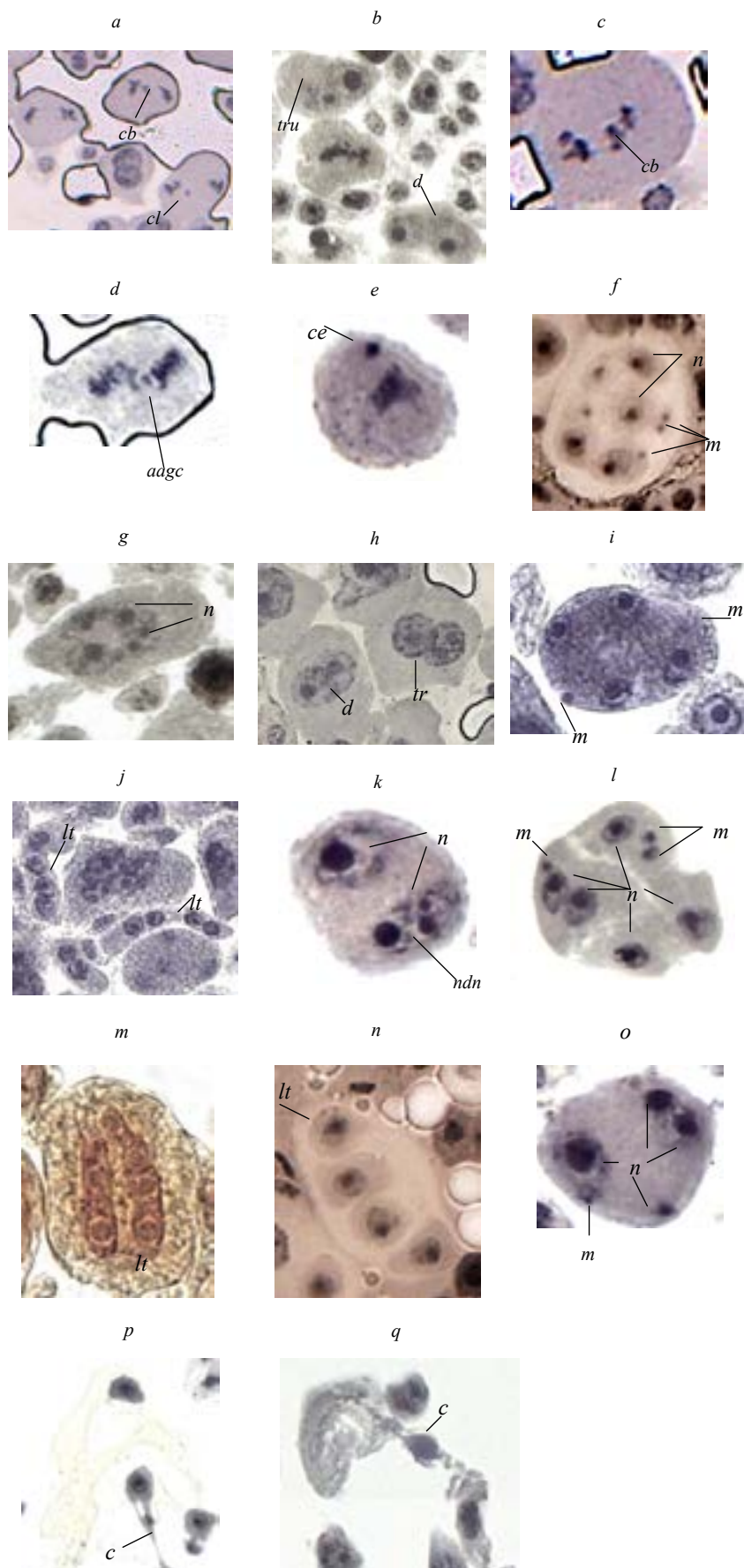


Рис. 1. Нарушения мейоза во время микроспорогенеза у видов *Ribes* и *Grossularia*: *a* – AI; *b* – стадия образования тетрад микроспор; *c* – AI; *d* – MII; *e* – MI; *f*–*o* – стадия образования тетрад микроспор (*f* – гексада; *g* – гептада, неравная величина ядер; *h* – триада и диада; *i* – выбросы микроядер; *j* – линейные тетрады; *k* – нерасхождение ядер (три ядра вместе); *l* – пентада; *m* – две линейные тетрады под общей каллозной оболочкой; *n* – линейная тетрада; *o* – неравная величина ядер, микроядро в полости ядра); *p* – цитомиксис, переход бивалента из одной клетки в другую в ПІ; *q* – цитомиксис, переход целого ядра из одной клетки в другую в ПІ;

cb – хромосомные мосты; *cl* – отставание хромосом; *tru* – триада, неравная величина ядер; *d* – диада; *tr* – триада; *aagc* – асимметричное расположение групп хромосом; *ce* – выброс хромосом; *m* – микроядро; *n* – ядро; *lt* – линейные тетрады; *ndn* – нерасхождение ядер; *cc* – цитомиктический канал.

Fig. 1. Meiotic disorders during microsporogenesis in *Ribes* and *Grossularia* species: *a* – AI; *b* – stage of microspore tetrad formation; *c* – AI; *d* – MII; *e* – MI; *f*–*o* – stage of microspore tetrad formation (*f* – hexad; *g* – heptad, unequal size of nuclei; *h* – triad and dyad; *i* – micronuclei emissions; *j* – linear tetrads; *k* – non-disjunction of nuclei (three nuclei together); *l* – pentad; *m* – two linear tetrads under a common callose membrane; *n* – linear tetrad; *o* – unequal size of nuclei, micronucleus in the cavity of the nucleus); *p* – cytomicxis, transition of a bivalent from one cell to another in PI; *q* – cytomicxis, transition of a whole nucleus from one cell to another in PI;

cb – chromosome bridges; *cl* – chromosome lag; *tru* – triad, unequal size of nuclei; *d* – dyad; *tr* – triad; *aagc* – asymmetric arrangement of groups of chromosomes; *ce* – chromosome ejection; *m* – micronucleus; *n* – nucleus; *lt* – linear tetrads; *ndn* – non-disjunction of nuclei; *cc* – cytomictic channel.

На стадии образования тетрад у всех видов были зафиксированы диады (рис. 1*h*) вместо тетрад, за исключением *R. alpinum* и *R. nigrum*. У 5 видов (*R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. saxatile*, *R. maximowiczianum*, *G. acicularis*) наблюдали триады (рис. 1*b*). Следует особо обратить внимание на такое нарушение, как не тетраэдральное, а линейное расположение ядер в тетрадах (рис. 1*j, m, n*), которое редко упоминается в литературе, когда дается характеристика мейоза. Линейные тетрады единично были отмечены у *R. nigrum*, *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. saxatile*, *R. maximowiczianum*, *G. acicularis*, *G. divaricata*. У представителей рода *Grossularia* их было несколько больше. В достаточно большом числе встречаются пентады, гексады, гептады вместо тетрад (рис. 1*f, g, k, l*), неравная величина ядер в клетке (рис. 1*b, g, k, o*) и нерасхождение ядер в телофазе II (рис. 1*k*).

Некоторые исследователи, изучавшие мейоз, отмечали явление цитомиксиса (перемещение части цитоплазмы с ядром или фрагментами хромосом из одной клетки в соседнюю клетку или несколько соседних). Большинство авторов отмечали цитомиксис на начальных стадиях мейоза у представителей разных семейств (Golubovskaya, Shkutina, 1967; Shkutina, 1969; Romanov, Orlova, 1971; Kozlovskaya, Chvostova, 1972; Turovtseva, Luchnikova, 1999, 2001; Kravets, 2013 и др.). Л. Ф. Яндовка (Yandovka, 2004) у видов сем. Rosaceae обнаружила цитомиксис не только в первом, но и втором делениях мейоза. У исследуемых нами видов цитомиксис был отмечен только у *R. hispidulum* на стадии ПII (рис. 1*p, q*), у остальных представителей цитомиксис не выявлен.

Частота нарушений при образовании тетрад микроспор в основном коррелирует с фертильностью пыльцы, оцениваемой окрашиванием ацетокармином (окрашенная ацетокармином пыльца считается морфологически сформированной) (табл. 3). Эти корреляции достаточно выражены у *R. maximowiczianum*, *R. alpinum*, *R. hispidulum*, *R. nigrum*, *R. saxatile*, *R. spicatum*. У видов *R. aureum*, *R. mandshuricum*, *G. divaricata* при переходе от стадии образования тетрад к стадии образования пыльцы процент нарушений в распределении хроматина снижается. По-видимому, это объясняется большей стабильностью генома этих видов. У них выброшенный за пределы веретена

о́за у представителей разных семейств (Golubovskaya, Shkutina, 1967; Shkutina, 1969; Romanov, Orlova, 1971; Kozlovskaya, Chvostova, 1972; Turovtseva, Luchnikova, 1999, 2001; Kravets, 2013 и др.). Л. Ф. Яндовка (Yandovka, 2004) у видов сем. Rosaceae обнаружила цитомиксис не только в первом, но и втором делениях мейоза. У исследуемых нами видов цитомиксис был отмечен только у *R. hispidulum* на стадии ПII (рис. 1*p, q*), у остальных представителей цитомиксис не выявлен.

Частота нарушений при образовании тетрад микроспор в основном коррелирует с фертильностью пыльцы, оцениваемой окрашиванием ацетокармином (окрашенная ацетокармином пыльца считается морфологически сформированной) (табл. 3). Эти корреляции достаточно выражены у *R. maximowiczianum*, *R. alpinum*, *R. hispidulum*, *R. nigrum*, *R. saxatile*, *R. spicatum*. У видов *R. aureum*, *R. mandshuricum*, *G. divaricata* при переходе от стадии образования тетрад к стадии образования пыльцы процент нарушений в распределении хроматина снижается. По-видимому, это объясняется большей стабильностью генома этих видов. У них выброшенный за пределы веретена

Таблица 3. Частота нарушений при образовании тетрад микроспор и фертильность пыльцы у видов *Ribes* и *Grossularia*

Table 3. Frequency of disorders in the formation of microspore tetrads and pollen fertility in *Ribes* and *Grossularia* species

| Виды Species | Пыльцевые зерна Pollen grains | | | % тетрад с нарушениями % tetrad with disorders |
|------------------------|--|---|--------------|---|
| | всего просмотрено, шт. total examined, pcs. | не окрашенных ацетокармином (стерильных) not stained with acetocarmine (sterile) | | |
| | | шт. pcs. | % ± <i>m</i> | |
| <i>R. alpinum</i> | 512 | 66 | 15.4 ± 1.5 | 18.5 |
| <i>R. aureum</i> | 628 | 73 | 11.7 ± 1.2 | 32.1 |
| <i>R. hispidulum</i> | 322 | 176 | 54.7 ± 2.7 | 46.2 |
| <i>R. mandshuricum</i> | 483 | 54 | 11.2 ± 1.4 | 36.5 |
| <i>R. maximowiczii</i> | 215 | 186 | 86.6 ± 2.3 | 82.4 |
| <i>R. nigrum</i> | 525 | 58 | 11.0 ± 1.3 | 12.0 |
| <i>R. saxatile</i> | 567 | 491 | 86.6 ± 1.4 | 81.4 |
| <i>R. spicatum</i> | 505 | 218 | 43.2 ± 2.8 | 46.7 |
| <i>G. aciculare</i> | 482 | 277 | 57.5 ± 2.2 | 67.3 |
| <i>G. divaricata</i> | 627 | 66 | 10.5 ± 1.2 | 26.9 |

деления хроматин или подтягивается к стадии пыльцы, или такие микроспоры элиминируют.

ВЫВОДЫ

1. Мейоз во время микроспорогенеза у видов *Ribes* и *Grossularia* проходит с отклонениями. Характер нарушений мейоза у всех видов сходный, независимо от того, относятся растения к местной флоре или они являются интродуцированными видами. На начальных стадиях I и II делений мейоза наиболее часто наблюдаются выбросы хромосом за пределы веретена деления, задержка хромосом на экваторе, отставание или забегание хромосом вперед, хромосомные мосты. Единично встречаются клетки, в которых происходит цитомиксис. В конце I и II делений наиболее часто выявляются микроядра в числе 1–2 (у местных видов), у видов-интродуцентов число микроядер в одной клетке — до 6. На стадии образования тетрад могут формироваться микроядра, диады, триады и линейные тетрады.

2. Частота нарушений мейоза у местных видов *Ribes* и *Grossularia* ниже по сравнению с видами-интродуцентами и составляет 12–25%. У местных видов *Ribes* в первом делении мейоза частота нарушений на начальных стадиях невысокая и к ТI она еще более снижается. В конце второго деления мейоза частота нарушений у видов местной флоры выше (на 12–32%) по сравнению с первым делением, но гораздо ниже по сравнению с таковой у растений-интродуцентов. У *Grossularia* частота нарушений в конце первого деления мейоза выше по сравнению с *Ribes* и составляет 20–31%. Но к ТII частота нарушений у крыжовников снижается, причем более всего — у *G. divaricata*. Интродуцированные виды *Ribes* показывают разную частоту нарушений микроспорогенеза. Менее всего клеток с нарушениями на всех, особенно заключительных, стадиях мейоза у *R. mandshuricum* и *R. spicatum*.

3. Критическими стадиями, при переходе на которые увеличивается частота нарушений, у всех исследуемых видов *Ribes* и *Grossularia* являются AI, AII и стадия образования тетрад микроспор.

4. Фертильность пыльцы, выраженная в процентах, коррелирует с частотой нарушений в микроспорогенезе. Максимальная фертильность пыльцевых зерен (79.6–89.5%) имеется у мест-

ных для г. С.-Петербурга видов *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*. Интродуцированные растения характеризуются меньшими значениями количества морфологически сформированной пыльцы, при этом средний процент фертильной пыльцы достаточный для процессов опыления и оплодотворения у *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. spicatum*. Остальные взятые в эксперимент интродуцированные виды менее адаптированы к условиям г. Санкт-Петербурга.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность директору Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова Д.В. Гельтману, старшему научному сотруднику, куратору дендрологической коллекции БИН РАН Г.А. Фирсову за предоставленную возможность работать с материалами коллекции рода *Ribes*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Buchenkov] Бученков И.Э. 2009. Особенности плодообразования, процессов макро- и микроспорогенеза у диплоидов и автотетраплоидов *Ribes nigrum*. — Весці БДПУ. Серыя 3. Фізіка. Матэматыка. Інфарматыка. Біялогія. Геаграфія. 1(59): 25–31.
- [Dubrovsky] Дубровский М.Л. 2010. Изучение микроспорогенеза у растений смородины красной разного уровня плоидности. — Современное садоводство. 1(1): 93–95.
- [Dubrovsky M.L. et al.] Дубровский М.Л., Лыжин А.С., Ван-Ункан Н.Ю. 2013. Морфологическая разноразличность пыльцы как следствие нарушений микроспорогенеза. — Плодоводство и ягодоводство России. 37(1): 98–103.
- [Dubrovsky et al.] Дубровский М.Л., Папихин Р.В., Брюхина С.А. 2011. Цитологические особенности формирования мужского гаметофита у отдаленных гибридов *Pyrus*×*Malus* и *Ribes*×*Grossularia*. — Вестник ТГУ. 16(2): 633–636.
- [Golubovskaya et al.] Голубовская И.Н., Шкутина Ф.М., Хвостова В.В. 1967. Нестабильность числа хромосом, обнаруженная в мейозе у пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов. — Генетика. 25(1): 6–8.
- [Golubovskaya] Голубовская И.И. 1994. Мейоз. В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Двудольные. СПб.: Мир и семья. С. 70–75.
- [Kozlovskaya, Khvostova] Козловская В.Ф., Хвостова В.В. 1972. Цитогенетический анализ мутантов

- 56-хромосомных *Triticale*. Сообщение 1. Анализ изменчивости 56-хромосомных *Triticale* в контроле и после облучения. — Генетика. 8(4, 5): 18–23.
- [Koteeva et al.] Котеева Р.Л., Миргородская О.И., Булышева М.М., Мирославов Е.А. 2015. Формирование пыльцы *Ribes nigrum* Grossulariaceae) при низких температурах. — Бот. журнал. 100(10): 1001–1014. DOI: 10.1134/S0006813615100014.
- [Kravets] Кравец Е.А. 2013. Цитомиксис и его роль в регуляции фертильности растений. — Онтогенез. 44(3): 147–165. DOI: 10.1134/S1062360413030028.
- [Mandrik, Andrusyak] Мандрик В.Ю., Андрусак М.А. 1969. Цитоэмбриологическое исследование микроспорогенеза крыжовника *Grossularia reclinata* Mill. и смородины *Ribes alpinum* L. — Бот. журнал. 54(9): 1388–1396.
- Meurman O. 2010. Cytological studies in the genus *Ribes* L. — Hereditas. 11(2-3): 289–356. DOI:10.1111/j.1601-5223.1928.tb02491.x.
- [Mirgorodskaya] Миргородская О.Е. 2018. Развитие мужского гаметофита некоторых древесных покрытосеменных растений в условиях умеренного климата : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 03.02.01 “Ботаника”. СПб.: Ботан. ин-т им. Комарова РАН. 168 с.
- [Porova] Попова А.Ф. 1966. Закладання та розвиток генеративних органів у смородини чорної. — Укр. бот. журнал. 22(6): 83–89.
- [Porova] Попова А.Ф. 1970. Сравнительное цитоэмбриологическое изучение представителей родов *Ribes* и *Grossularia* в связи с гибридизацией: автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук: 03.104 “Цитология”. Киев: Ин-т ботаники. 24 с.
- [Romanov, Orlova] Романов И.Д., Орлова И.Н. 1971. Цитомиксис и его последствия в микроспороцитах *Triticale*. — Генетика. 7(3). № 13: 1168–1175.
- [Romanova et al.] Романова Н.П., Шелаботин Г.П., Леонченко В.Г., Ханина Н.П. 1988. Методические рекомендации по применению цитологических методов в плодоводстве. М., 1988. 52 с.
- [Skazkin] Сказкин Ф.Д. 1971. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Науч. совет по проблемам физиологии и биохимии растений. Л.: Наука. 120 с.
- [Sladkov] Сладков А.Н. 1989. О типах тетрад микроспор покрытосеменных растений. — Бюллетень МОИП. Отд. биол. 94(6): 48–52.
- Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. — Berlin: Verlag von Gebruder Borntraeger: 690 p.
- [Spitsyn] Спицын И.П. 1994. Генетика, цитология, эмбриология вишни. Экология. Тамбов: ТПО “Дело”. 107 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2019. Современные проблемы ботаники. СПб.: РГПУ им. А.И. Герцена. 215 с.
- [Shkutina] Шкутина О.М. 1969. Цитогенетическое исследование пшенично-ржаных амфидиплоидов: Дис. ...канд. биол. наук. Новосибирск. 21 с.
- [Jacobson] Якобсон Л.Я. 1974. Исследование мейоза у некоторых видов и гибридов *Ribes* L. — Цитология и генетика. 8(1): 61–65.
- [Topilskaya et al.] Топильская Л.А., Лучникова С.В., Чувашина Н.П. 1975. Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацето-гематоксилиновых давленных препаратах. — Бюллетень ЦГЛ им. И.В. Мичурина. 22: 58–61.
- [Turovtseva, Luchnikova] Туровцева Н.М., Лучникова С.В. 1999. Использование гетероплоидных гамет в селекции косточковых культур. — XIX Мичуринские чтения. Мат-лы межд. научн. конф. Мичуринск: ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина. С. 50–52.
- [Turovtseva, Luchnikova] Туровцева Н.М., Лучникова С.В. 2001. Нередукция гамет и ее использование в селекции косточковых культур. — VIII Межд. семинар-совещ. фитофизиологов: Тез. докл. Тамбов: ТГУ. С. 129–131.
- [Yandovka] Яндовка Л.Ф. 2004. Цитологический анализ процесса микроспорогенеза у *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) в связи с водным режимом. — Бот. журнал. 89(6): 924–935.
- [Yandovka, Shamrov] Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. 2011. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Cerasus* и *Amygdalus* (Rosaceae). — Бот. журнал. 96(1): 62–75.

PECULIARITIES OF MICROSPOROGENESIS IN *RIBES* AND *GROSSULARIA* (GROSSULARIACEAE) SPECIES UNDER INTRODUCTION CONDITIONS (ST. PETERSBURG)

N. K. Stepanova^{1,*}, L. F. Yandovka^{1,**}, I. I. Shamrov^{1,2,***}, G. S. Veber^{3,****}

¹Herzen State Pedagogical University of Russia
Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

²Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

³Federal State Budgetary Institution, Russian Research Center of Radiology and Surgical Technologies
named after academician A.M. Granov of the Ministry of Health of the Russian Federation
Leningradskaya Str., 70, Pesochny settlement, St. Petersburg, 197758, Russia

*e-mail: pitastep@yandex.ru

**e-mail: yandovkaTGU@mail.ru

***e-mail: shamrov52@mail.ru

****e-mail: med.st.veber@gmail.com

Currants and gooseberries are berry crops widely used by humans. The key to high yields when obtaining new plant forms is the formation of fertile pollen. This is preceded by the processes of microsporogenesis and microgametogenesis. The most important is microsporogenesis, and especially meiosis – one of the critical stages in the development of the anther. References contain information on the general structure of the anther in representatives of the Grossulariaceae family, however, meiosis in representatives of Grossulariaceae has been studied fragmentarily, that served as the basis for our study – studying meiosis during microsporogenesis and screening *Ribes* L. and *Grossularia* L., species that undergo meiosis with minimal disorders in the conditions of St. Petersburg. The objects of the study were plants of the Grossulariaceae family. Among them, there were 8 species of *Ribes* and 2 species of *Grossularia* growing in the territory of the Peter the Great Botanical Garden (Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences). *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*, and *G. acicularis* are local to the flora of St. Petersburg. The study of meiosis was carried out according to the method of Topilskaya, Luchnikova, Chuvashina (1975) by preparing crushed temporary micropreparations. The results showed that meiosis in *Ribes* and *Grossularia* species occurs with deviations. The nature of meiosis disorders in all species of the Grossulariaceae family is similar: at the initial stages of the first and second meiotic divisions, chromosomes are thrown out beyond the spindle of division, delayed at the equator, lagging behind or running forward, chromosome bridges, cytomixis (single). At the end of meiotic divisions, micronuclei are detected (1–2 in local species, up to 6 in introduced species). At the stage of tetrad formation, micronuclei, dyads, triads and linear tetrads can be formed. The frequency of disorders at the beginning of meiosis in local species is lower compared to introduced ones and amounts to 12–25%; in *Grossularia* the frequency of disorders at the end of the first meiotic division is higher compared to *Ribes* and amounts to 20–31%, by TII the frequency of disorders in gooseberries decreases, most of all – in *G. divaricata*. The frequency of meiotic disorders varies in introduced species. The least numbers of cells with disorders at all, especially final stages of meiosis are in *R. mandshuricum* and *R. spicatum*. It was established that the frequency of disorders during the formation of microspore tetrads mainly correlates with pollen fertility, which was assessed by staining with acetocarmine according to the method of Romanova et al. (1988) (pollen stained with acetocarmine is considered morphologically formed). These correlations are quite pronounced in *R. maximowiczianum*, *R. alpinum*, *R. hispidulum*, *R. nigrum*, *R. saxatile*, *R. spicatum*. The maximum fertility of pollen grains (79.6–89.5%) is found in the local species: *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*. Introduced plants are characterized by lower values of the amount of morphologically formed pollen, while the average percentage of fertile pollen, sufficient for pollination and fertilization processes, is found in *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. spicatum*.

Keywords: *Grossularia*, *Ribes*, meiosis during microsporogenesis, pollen fertility

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their deep gratitude to D.V. Geltman, Director of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, and G.A. Firsov, senior researcher and curator of the arboretum collection of the BIN RAS, for the opportunity to work with the materials of the *Ribes* collection.

REFERENCES

- Buchenkov I.E. 2009. Features of fruit formation, processes of macro- and microsporogenesis in diploids and autotetraploids *Ribes nigrum*. — Bulletin of BDPU. Gray 3. Physics. Mathematics. Information technology. Biology. Geography. 1(59): 25–31 (In Russ.).
- Dubrovsky M.L. 2010. Study of microsporogenesis in red currant plants of different ploidy levels. — Modern gardening. 1(1): 93–95 (In Russ.).
- Dubrovsky M.L., Lyzhin A.S., Van-Unkan N.Yu. 2013. Morphological heterogeneity of pollen as a consequence of microsporogenesis disorders. — Fruit and berry growing in Russia. 37(1): 98–103 (In Russ.).
- Dubrovsky M.L., Papikhin R.V., Bryukhina S.A. 2011. Cytological features of the formation of the male gametophyte in distant hybrids *Pyrus* × *Malus* and *Ribes* × *Grossularia*. — Bulletin of TSU. — 16(2): 633–636 (In Russ.).
- Golubovskaya I.N., Shkutina F.M., Khvostova V.V. 1967. Instability of chromosome number detected in meiosis in wheat-rye and incomplete wheat-wheatgrass amphidiploids. — Genetica. 25(1): 6–8 (In Russ.).
- Golubovskaya I.I. 1994. The meiosis. In books: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. T. 1. World and Family: 70–75 (In Russ.).
- Kozlovskaya V.F., Khvostova V.V. 1972. Cytogenetic analysis of mutants of 56-chromosomal *Triticale*. Report 1. Analysis of variability of 56-chromosomal *Triticale* in control and after irradiation. — Genetica. 8(4, 5): 18–23 (In Russ.).
- Koteeva N.K., Mirgorodskaya O.E., Bulysheva M.M., Miroslavov E.A. 2015. Formation of pollen in *Ribes nigrum* (Grossulariaceae) in connection with a period of low temperatures. — Bot. Zhurn. 100(10): 1001–1007 (In Russ.).
DOI: 10.1134/S0006813615100014.
- Kravets E.A. 2013. Cytomixis and its role in the regulation of plant fertility. — Ontogenesis. 44(3): 147–165 (In Russ.).
DOI: 10.1134/S1062360413030028.
- Mandrik V.Yu., Andrusyak M.A. 1969. Cytoembryological study of microsporogenesis of gooseberry *Grossularia reclinata* Mill. and currant *Ribes alpinum* L. — Bot. Zhurn. 54(9): 1388–1396 (In Russ.).
- Meurman O. 2010. Cytological studies in the genus *Ribes* L. — Hereditas. 11(2-3): 289–356.
DOI:10.1111/j.1601-5223.1928.tb02491.x.
- Mirgorodskaya O.E. 2018. Development of the male gametophyte of some woody angiosperms in temperate climate conditions: dissertation for the degree of candidate of biological sciences: 03.02.01 “Botany” — Botanical Institute named after Komarov, Russian Academy of Sciences: 168 p. (In Russ.).
- Popova A.F. 1966. Zakladannya ta rozvytok heneratyvnykh orhaniv u smorodyny chornoyi [Establishment and development of generative organs in blackcurrant]. — Ukr. bot. zhurnal.
- Popova A.F. 1970. Comparative cytoembryological study of representatives of the genera *Ribes* and *Grossularia* in connection with hybridization: author's abstract. diss. for the academic degree of candidate of biological sciences: 03.104 “Cytology”. — Academy of Sciences of the Ukrainian SSR. Institute of Botany: 24 p. (In Ukr.).
- Romanov I.D., Orlova I.N. 1971. Cytomixis and its consequences in *Triticale* microsporocytes. — Genetica. 7(3). № 13: 1168–1175 (In Russ.).
- Romanova N.P., Shelabotin G.P., Leonchenko V.G., Khanina N.P. 1988. Methodological recommendations for the use of cytological methods in fruit growing. M. 52 p. (In Russ.).
- Skazkin F.D. 1971. The critical period for plants in relation to the lack of water in the soil. Scientific Council on Problems of Plant Physiology and Biochemistry. L: Science. 120 p. (In Russ.).
- Sladkov A.N. 1989. On the types of microspore tetrads of angiosperms. — Bulletin of MOIP. Separatebiol. 94(6): 48–52 (In Russ.).
- Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. — Berlin: Verlag von Gebruder Borntraeger: 690 p.
- Spitsyn I.P. 1994. Genetics, cytology, embryology of cherry. Tambov. 107 p.
- Shamrov I.I. 2019. Modern problems of botany — Herzen State Pedagogical University: 44 (In Russ.).
- Shkutina O.M. 1969. Cytogenetic study of wheat-rye amphidiploids: Diss. ... Cand. of Biological Sciences: 21 p. (In Russ.).
- Jacobson L. Ya. 1974. Study of meiosis in some species and hybrids of *Ribes* L. — Cytology and Genetics. 8(1): 61–65 (In Russ.).
- Topilskaya L.A., Luchnikova S.V., Chuvashina N.P. 1975. Study of somatic and meiotic chromosomes of currant on acetohematoxylin crushed preparations — Bulletin of scientific information of the Central Clinical Laboratory named after I.V. Michurin. 22. 58–61 (In Russ.).
- Turovtseva N.M., Luchnikova S.V. 1999. The use of heteroploid gametes in the selection of stone fruit crops — XIX Michurin Readings. Materials int. scientific Conf.: 50–52 (In Russ.).

- Turovtseva N.M., Luchnikova S.V. 2001. Non-reduction of gametes and its use in breeding of stone fruit crops. — VIII Int. seminar-conference of phytophysiologists: Abstract of the report. S. 129–131 (In Russ.).
- Yandovka L.F. 2004. Cytological analysis of the process of microsporogenesis in *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) in connection with the water regime. — Bot. Zhurn. 89(6): 924–935 (In Russ.).
- Yandovka L.F., Shamrov I.I. 2011. Development of anther and pollen grain in *Cerasus* and *Amygdalus* (Rosaceae). — Bot. Zhurn. 96(1): 62–75. (In Russ.).