

УДК 633.854.78:575

DOI: 10.25230/2412-608X-2021-2-186-10-17

## Пыльцевой анализ растений различных генотипов подсолнечника

**Я.Н. Демури́н,**

зав. отд., гл. науч. сотр., д-р биол. наук, профессор

**О.А. Рубанова,**

млад. науч. сотрудник

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

Тел.: (861) 274-55-94

E-mail: genetic@vniimk.ru

*Для цитирования:* Демури́н Я.Н., Рубанова О.А. Пыльцевой анализ растений различных генотипов подсолнечника // Масличные культуры. – 2021. – Вып. 2 (186). – С. 10–17.

**Ключевые слова:** подсолнечник, пыльцевое зерно, фертильность, морфологическая однородность, завязываемость семян.

Пыльцевой анализ позволяет определить репродуктивный потенциал растений подсолнечника по морфологическим особенностям пыльцевых зёрен с целью селекции на повышение урожайности. Исследования проводили в 2019–2020 гг. во ВНИИМК. Объектом исследования были растения культурного подсолнечника *Helianthus annuus* L.: четыре гибрида – Фактор, Тайфун, Окси и НК Брио, кондитерский сорт Джинн, две родительские линии гибрида Окси – ВК 876 Б и ВК 195, а также многолетний дикорастущий гексаплоидный вид *H. tuberosus* L. Пыльцу окрашивали ацетоорсеином и просматривали под бинокулярным микроскопом Микрос МС 20. Диаметр пыльцевых зёрен у гибридов Фактор, НК Брио, Тайфун, Окси, линии ВК195 и сорта Джинн варьировал от 34 до 31 мкм. Линия ВК 876 Б и *H. tuberosus* характеризовались наименьшими значениями этого признака – 29 и 27 мкм соответственно. Для линии ВК 876 Б и гибрида Окси наблюдали значительную морфологическую гетерогенность пыльцы, что выражалось в соответствующей высокой доле аномальных пыльцевых зёрен – 34 и 26 %. При этом происходило двухпиковое распределение значений диаметра пыльцевых зёрен. Морфологическая гетерогенность пыльцевых зёрен гибрида Окси связана с доминантной передачей этого признака от материнской ЦМС-формы ВК 876 А, по-

скольку отцовская линия ВК 195 обладает нормальной характеристикой пыльцевых зёрен. Пыльца гибрида НК Брио показала достоверно большую (на 25 %) завязываемость семян в скрещивании с ЦМС-тестером, чем у гибрида Окси, что подтверждает предположение о наличии связи повышенной доли аномальных пыльцевых зёрен с пониженной фертильностью пыльцы.

UDC 633.854.78:575

## Pollen plant analysis of different sunflower genotypes.

**Ya.N. Demurin**, head of the lab., chief-researcher, doctor of biology, professor

**O.A. Rubanova**, researcher

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops

17 Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

Tel.: (861) 274-55-94

E-mail: genetic@vniimk.ru

**Key words:** sunflower, pollen grain, fertility, morphological homogeneity, seed setting.

Pollen analysis makes it possible to determine the reproductive potential of sunflower plants by the morphological characteristics of pollen grains with the aim of breeding to increase yields. The research was carried out in 2019–2020 at V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, Krasnodar. The objects of the research were plants of cultivated sunflower *Helianthus annuus* L.: four hybrids – Factor, Typhoon, Oxy and NK Brio, confectionery variety Djinn, two parental lines of the hybrid Oxy – VK876 B and VK195, as well as a perennial wild-growing hexaploid species *H. tuberosus* L. Pollen was stained with acetoorcein and viewed under a microscope Micros MS 20. The diameter of pollen grains in the hybrids Factor, NK Brio, Typhoon, Oxy, the line VK195 and the cultivar Djinn varied from 34 to 31  $\mu\text{m}$ . The line VK876 B and *H. tuberosus* were characterized by the lowest values of this trait – 29 and 27  $\mu\text{m}$ , respectively. For the line VK876 B and the hybrid Oxy, significant morphological heterogeneity of pollen was observed, which was expressed in a correspondingly high proportion of abnormal pollen grains – 34 and 26%. At the same time, there was a two-peak distribution of the values of the diameter of pollen grains. The morphological heterogeneity of the pollen grains of the hybrid Oxy is associated with the dominant inheritance of this trait from the maternal CMS-form VK876 A, since the paternal line VK195 has a normal characteristic of pollen grains. The pollen of the hybrid NK Brio showed a significantly higher (by 25%) seed setting in crossing with the CMS tester than that of the hybrid Oxy, which confirms the assumption that there is a relation between an increased proportion of abnormal pollen grains and reduced pollen fertility.

**Введение.** Завязываемость семян и продуктивность гибридов подсолнечника в значительной степени зависят от качества и количества пыльцы [15]. Мужская фертильность подсолнечника – это важный селекционный признак, поэтому необходимо проводить цитологические исследования пыльцы для повышения продуктивности растений [1]. Андроцей подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus* L.) представлен пятью тычинками со сросшимися в виде трубки пыльника и свободными нитями, окружающими столбик пестика. Пыльники четырёхгнездные, объединены попарно в две теки [6]. Пыльцевые зёрна у *H. annuus* трёхклеточные, трёхбороздно-поровые, имеют сферическую форму и достаточно толстую оболочку [2; 9]. Экзина образует равномерно расположенные крупные шипы до 5 мкм в длину. Окраска пыльцы подсолнечника жёлтая [3]. Средний диаметр пыльцевых зёрен у *H. annuus* составляет 28–32 мкм [1].

В норме у подсолнечника фертильность пыльцы достигает 90–100 %. Однако цитологические исследования показали, что некоторые генотипы подсолнечника имели наряду с нормально сформированными пыльниками неоднородную по качеству пыльцу. В частности, растения имели до 50 % пыльцевых зёрен с отклонениями: по размеру (микро- и макропыльцевые зёрна) и окраске цитоплазмы [2]. Из литературных данных известно, что морфологическая гетерогенность может приводить к снижению фертильности пыльцы [1]. На качество пыльцы оказывают влияние также способ размножения (особенно апомиксис), неустойчивость кариотипа, наличие хромосомных отклонений [10]. Фертильные зрелые пыльцевые зёрна характеризуются нормальной морфологией и способны к оплодотворению. Морфологические особенности и внутреннее строение пыльцы определяются генетически для конкретного семейства растений [13]. Факторы внешней среды (температура, влажность

воздуха, засуха, антропогенное воздействие) также могут значительно воздействовать на мужскую генеративную сферу растений [14].

Фертильность пыльцевых зёрен определяют специальными методами окрашивания: ацетокарминовым, ацетоорсеиновым, йодным и др. Фертильные зрелые трёхклеточные пыльцевые зёрна после окрашивания ацетокармином или ацетоорсеином приобретают тёмно-красный цвет. Стерильные пыльцевые зёрна почти не окрашиваются или окрашиваются неравномерно. Спермиев в таких пыльцевых зёрнах нет [11].

В работах многих исследователей установлено отрицательное влияние гербицидов на процессы микроспорогенеза, в результате чего снижается фертильность и жизнеспособность пыльцевых зёрен. Однако сельскохозяйственные культуры имеют разную чувствительность к гербицидам [12]. После обработки линий имидазолиноно-устойчивого подсолнечника гербицидом Евро-Лайтнинг фертильность пыльцы была в пределах нормы [5]. С другой стороны, обработка гетерозиготных растений подсолнечника Евро-Лайтнингом в фазе закладки генеративных органов во время бутонизации позволила получить мужски стерильные особи. В данном случае гербицид проявил гаметоцидную активность, которая, однако, не наблюдалась у доминантных гомозигот по гену гербицидоустойчивости [4]. У других видов растений отмечено изменение доли основного типа пыльцевых зёрен после обработки гербицидом, т.е. выделялись крупные и мелкие пыльцевые зёрна, а также слипшиеся [16].

Пыльцевой анализ позволяет определить репродуктивный потенциал растений по морфологическим особенностям пыльцевых зёрен: размеру, рисунку экзины пыльцевого зерна, а также его фертильности и жизнеспособности [7; 8]. Все эти биологические признаки пыльцы важны при селекции на повышение уро-

жайности подсолнечника. Их изучению посвящена настоящая работа.

**Материалы и методы.** Исследования проводили в 2019–2020 гг. на центральной экспериментальной базе (ЦЭБ) ВНИИМК, г. Краснодар и в ОСХ «Березанское», посёлок Новоберезанский. Объектом исследования были растения культурного подсолнечника *H. annuus*: четыре гибрида – Фактор, Тайфун, Окси и НК Брио, кондитерский сорт Джинн, две родительские линии гибрида Окси – ВК 876 Б (закрепитель стерильности) и ВК 195 (отцовская Rf-линия). Использовали также многолетний дикорастущий гексаплоидный вид *H. tuberosus* L. (топинамбур), произрастающий на физиологической площадке ЦЭБ.

Растения гибридов на ЦЭБ ВНИИМК выращивали на 4-рядных делянках при схеме посева 70 × 23 см (60 тыс. шт./га), сорта – 70 × 35 см (40 тыс. шт./га) на селекционном поле в посеве конкурсного сортоиспытания лаборатории селекции гибридного подсолнечника. Растения родительских линий выращивали на одно-рядных делянках при схеме посева 70 × 35 см (40 тыс. шт./га) в полевом питомнике лаборатории генетики. Растения гибридов на демонстрационном посеве в ОСХ «Березанское» выращивали на 8-рядных делянках при схеме посева 70 × 23 см.

Пыльцевой анализ проводили в лаборатории генетики. Для определения фертильности пыльцу собирали с пяти растений на генотип. Исследуемую пыльцу помещали на предметное стекло, затем с помощью пипетки наносили на неё каплю ацетоорсеина и размешивали иглой так, чтобы все пыльцевые зёрна были в растворе. Выдерживали препарат в таком виде в течение десяти минут, после этого накрывали каплю покровным стеклом и рассматривали препарат под микроскопом при различном увеличении (10х, 40х, 100х). Препарат просматривали под бинокулярным микроскопом Микрос МС 20. В 20 полях зрения подсчитывали количество окрашенных в тёмно-красный

цвет, т.е. фертильных, пыльцевых зёрен [5]. Диаметр пыльцевых зёрен, в количестве 200 шт. на генотип, определяли с помощью камеры Горяева по стороне малого квадрата, который имеет длину одной стороны  $0,05 \pm 0,004$  мм.

Для прямого метода определения оплодотворяющей способности пыльцы на разделённые вертикально пополам корзинки ЦМС гибрида Кубанский 93 (тестер) четвёртого дня цветения наносили пыльцу разных генотипов, т.е. использовали т.н. метод сплит-опыления. На одну часть наносили пыльцу гибрида Окси, на вторую – гибрида НК Брио. После созревания корзинок их срезали и в лабораторных условиях обмолачивали индивидуально каждую половину. Завязываемость семян определяли как отношение количества выполненных семян в изучаемой половине корзинки к общему числу семян в этой половине корзинки (выполненных и не выполненных). Всего по типу сплит-опыления изучено девять корзинок подсолнечника.

**Результаты и обсуждение.** В 2019 г. все изученные генотипы: Фактор, НК Брио, Тайфун, ВК 195, Окси, Джинн, ВК 876 Б и *H. tuberosus*, показали 100%-ную окрашиваемость пыльцевых зёрен ацетоорсеином.

Для изучения фертильности пыльцы важным является не только определение степени окрашиваемости пыльцевых зёрен, но и оценка их морфологической гетерогенности, включая ранжирование по диаметру. Средние значения диаметра пыльцевых зёрен у изученных генотипов варьировали от 35 у гибридов Фактор и НК Брио до 27 мкм у многолетнего дикорастущего вида *H. tuberosus* при среднем значении 33 мкм. Гибриды НК Брио, Фактор, Тайфун и отцовская линия ВК 195 имели невысокие значения коэффициента вариации (CV), а доля аномальных пыльцевых зёрен в данных образцах не превышала 6 %. Коэффициент вариации и доля аномальных пыльцевых зёрен у кондитерского сорта Джинн были на уровне

7 %. У топинамбура коэффициент вариации составил 10 %, а доля аномальных пыльцевых зёрен – 9 %. Для двух генотипов культурного подсолнечника наблюдали морфологическую гетерогенность пыльцы, что выражалось в высоких значениях размаха варьирования (R) для линии ВК 876 Б и гибрида Окси – 30 и 18 мкм, коэффициента вариации – 14 и 11 %, а также в высокой доле аномальных зёрен – 30 и 17 % соответственно (табл. 1).

Таблица 1

**Диаметр пыльцевых зёрен у генотипов подсолнечника**

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

Генотип	d, мкм				CV, %	Доля аномальных пыльцевых зёрен, %
	среднее	min	max	R		
Фактор	35	28	40	12	6	4
НК Брио (st)	35	30	38	8	5	1
Фактор*	34	30	40	10	6	7
Тайфун*	34	28	40	12	7	5
ВК195	33	28	38	10	6	5
Окси*	33	24	38	14	11	15
Окси	33	24	42	18	11	17
Джинн (st)	32	26	38	12	7	7
ВК876 Б	31	8	38	30	14	30
<i>H. tuberosus</i>	27	20	32	12	10	9

НСР<sub>05</sub> 2

\* – пыльца с растений в опытном хозяйстве «Березанское»

Типичные нормальные пыльцевые зёрна имели округлую форму и диаметр около 33 мкм. Аномальные пыльцевые зёрна можно классифицировать по размерам на два вида: среднеразмерные пыльцевые зёрна, часто деформированные (диаметр 28–29 мкм) и самые маленькие микропыльцевые зёрна (16–17 мкм) у линии ВК 876 Б (рис. 1). При этом гетерогенность пыльцы гибрида Окси вызывается очевидно именно его материнской ЦМС-формой ВК 876 А, поскольку отцовская линия ВК 195 обладает гомогенной пыльцой, т.е. признак морфологической гетерогенности является доминантным.

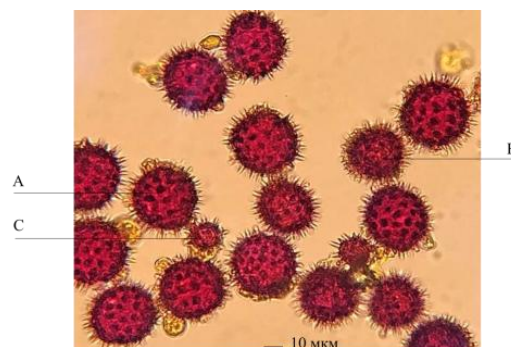


Рисунок 1 – Пыльцевые зёрна подсолнечника линии ВК 876 Б, окрашенные ацетоорсеином (А – нормальное пыльцевое зерно; В – среднеразмерное зерно; С – микропыльцевое зерно)

У гибридов НК Брио, Тайфун и линии ВК 195 на графике вариационной кривой отмечен один пик для диаметра 34–35 мкм. У гибрида Фактор на графике виден также один пик на уровне 36–37 мкм. Для кондитерского сорта Джинн модальный фенотипический класс составил 32–33 мкм (рис. 2).

Для гибрида Окси и его материнской линии ВК 876 Б выявлена гетерогенность по диаметру пыльцевых зёрен, что приводит к явному двухпиковому распределению значений признака. В частности, наблюдали основной пик крупных пыльцевых зёрен (36–37 мкм) и пик средних пыльцевых зёрен с диаметром 30–31 мкм. При этом основной пик у этих генотипов соответствовал таковому для других изученных образцов. График варьирования диаметра у дикорастущего многолетнего вида *H. tuberosus* также характеризовался двухпиковым распределением, однако с левосторонним смещением всех классов за счёт более мелких размеров пыльцевых зёрен. При этом основной пик приходился на 28–29 мкм, а дополнительный – на 24–25 мкм их диаметра (рис. 2).

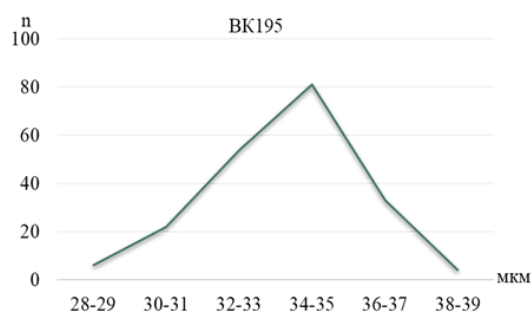
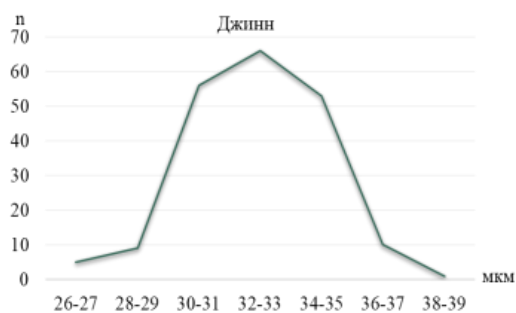
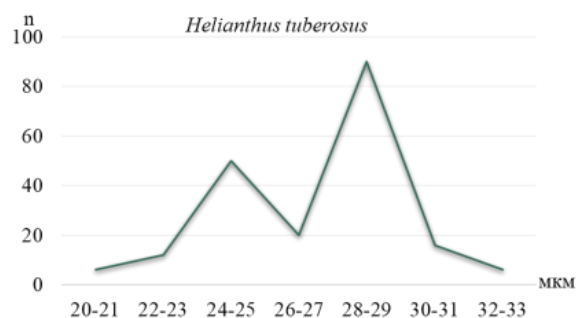
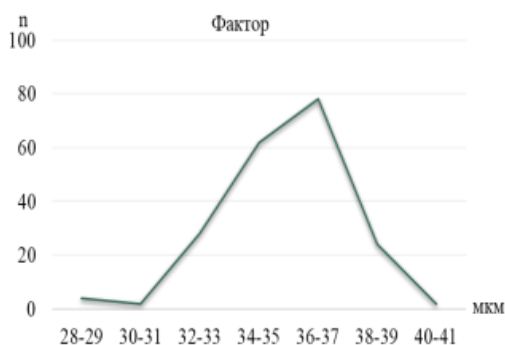
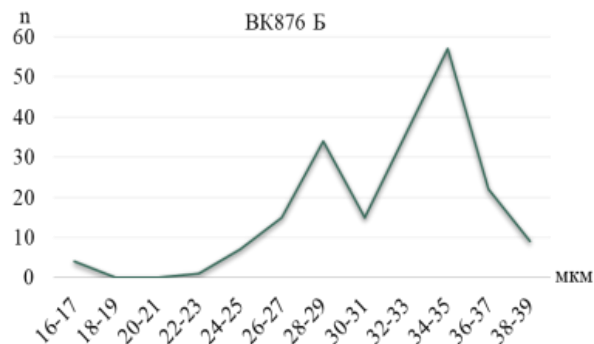
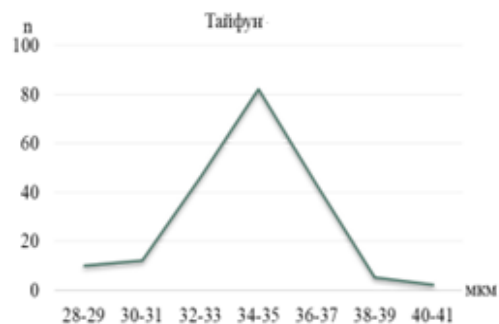
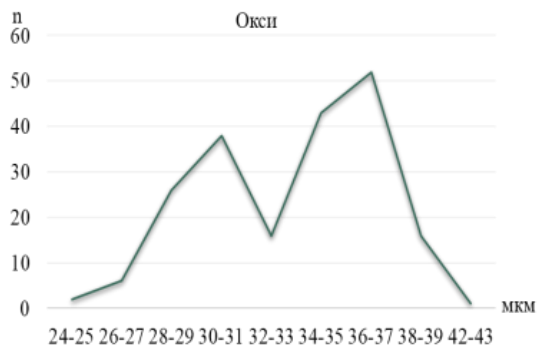
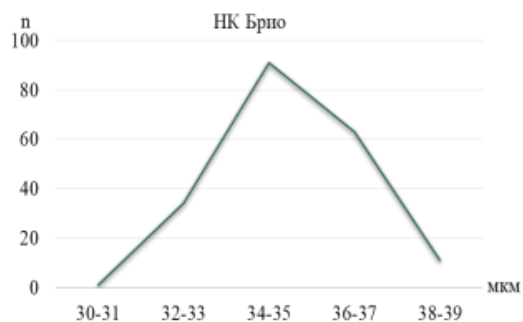


Рисунок 2 – Вариационная кривая по диаметру пыльцевых зёрен у подсолнечника (n = 200), 2019 г.

При прямой оценке истинной фертильности пыльцы, т.е. её оплодотворяющей способности, в 2019 г. получены данные о существенных различиях между двумя изучаемыми гибридами. В этом опыте среднее число завязавшихся семян  $F_1$  на разделённую ЦМС-корзинку тестера составило 839 шт., что в целом указывает на хороший уровень гибридизации. Для Окси среднее число нормально сформированных семян составило 316, а для НК Брио – 523 шт. при  $НСР_{05} = 35$  шт. Следовательно, пыльца НК Брио

привела к большей завязываемости семян на 25 % в F<sub>1</sub>, чем у Окси со значениями 69 и 44 % соответственно при НСР<sub>05</sub> = 12 %.

В 2020 г. средние значения диаметра пыльцевых зёрен у изученных генотипов варьировали от 32 у гибридов НК Брио и Фактор до 26 мкм у *H. tuberosus* при среднем значении 30 мкм. Генотипы НК Брио, Фактор, Тайфун, ВК 195 и Джинн имели невысокие значения коэффициента вариации и доли аномальных пыльцевых зёрен, не превышающие 8 %. У топинамбура коэффициент вариации составил 12 %, доля аномальных пыльцевых зёрен – 9 %. Для двух генотипов культурного подсолнечника, как и в 2019 г., также наблюдали морфологическую гетерогенность пыльцы, что выражалось в высоких значениях размаха варьирования для линии ВК 876 Б и гибрида Окси – 24 и 15 мкм, коэффициента вариации – 15 и 10 %, а также доли аномальных зёрен – 37 и 34 % соответственно (табл. 2). Высокий процент аномальных пыльцевых зёрен у гибрида Окси также наследовался от материнской ЦМС-формы ВК 876 А. Характер распределения значений диаметра пыльцевых зёрен в 2020 г. у всех генотипов был аналогичен 2019 г.

Таблица 2

**Диаметр пыльцевых зёрен у генотипов подсолнечника**

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.

Генотип	d, мкм				CV, %	Доля аномальных пыльцевых зёрен, %
	среднее	min	max	R		
НК Брио (st)	32	27	37	10	6	4
Фактор	32	26	38	12	6	8
Тайфун	31	26	35	9	7	8
Джинн (st)	30	25	35	10	7	8
ВК195	30	25	36	11	7	6
Окси	29	20	35	15	10	34
ВК876 Б	27	9	33	24	15	37
<i>H. tuberosus</i>	26	18	30	12	12	9

НСР<sub>05</sub> 1

В целом за два года исследования диаметр пыльцевых зёрен у генотипов культурного подсолнечника варьировал от 34 у гибридов Фактор и НК Брио до 29 мкм

у линии ВК 876 Б. Дикорастущий *H. tuberosus* обладал самой мелкокоразмерной пылью со средним диаметром 27 мкм (рис. 3).

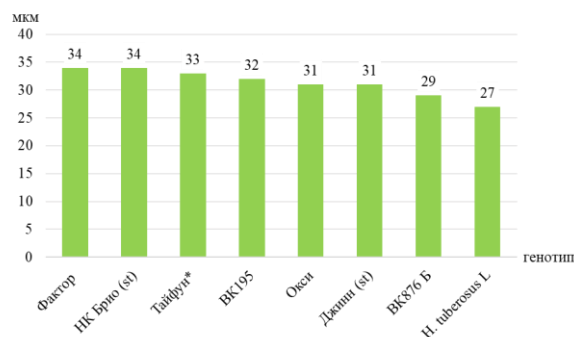


Рисунок 3 – Диаметр пыльцевых зёрен у генотипов подсолнечника, 2019–2020 гг.

Минимальное значение доли аномальных зёрен было у гибрида НК Брио – 3 %, максимальное – у гибрида Окси и его материнской линии ВК 876 Б – 26 и 34 % соответственно (рис. 4). Остальные генотипы показали долю аномальных пыльцевых зёрен в интервале от 6 до 9 %.

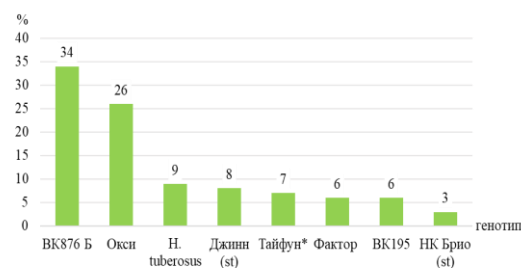


Рисунок 4 – Доля аномальных пыльцевых зёрен у генотипов подсолнечника, 2019–2020 гг.

**Выводы.** В ходе двухлетних исследований установлено, что диаметр пыльцевых зёрен у гибридов Фактор, НК Брио, Тайфун, Окси, линии ВК 195 и сорта Джинн варьировал от 34 до 31 мкм. Линия ВК876 Б и топинамбур характеризовались наименьшими значениями этого признака – 29 и 27 мкм соответственно. Для двух генотипов культурного подсолнечника – линии ВК 876 Б и гибрида Окси – наблюдали значительную

морфологическую гетерогенность пыльцы, что выражалось в соответствующей высокой доле аномальных пыльцевых зёрен – 34 и 26 %. При этом происходило двухпиковое распределение значений диаметра пыльцевых зёрен – главный пик для нормальных зёрен и добавочный пик для аномальных зёрен, включая средне-размерную и микропыльцу. Морфологическая гетерогенность пыльцевых зёрен гибрида Оксис связана с доминантной передачей этого признака от материнской ЦМС-формы ВК 876 А, поскольку отцовская линия ВК 195 обладает нормальной характеристикой пыльцевых зёрен. Пыльца гибрида НК Брио показала достоверно большую (на 25 %) завязываемость семян в скрещивании с ЦМС-тестером, чем у гибрида Оксис, что подтверждает предположение о наличии связи повышенной доли аномальных пыльцевых зёрен с пониженной фертильностью пыльцы.

#### Список литературы

1. Воронова О.Н., Гаврилова В.А. Количественный и качественный анализ пыльцы подсолнечника (*Helianthus L.*) и его использование в селекционной работе // Труды по прикладной ботанике, генетики и селекции. – 2019. – Вып. 180 (1). – С. 95–104.
2. Воронова О.Н., Толстая Т.Т., Рожкова В.Т., Гаврилова В.А. Определение фертильности пыльцы у ряда диких многолетних видов и образцов подсолнечника коллекции, произрастающей на Кубанской станции ВИР // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2011. – Т. 167. – С. 145–158.
3. ГОСТ 31766-2012 Мёды монофлорные [Текст]. – Введ. с 01.07.2013. – М.: Стандартинформ, 2019. – 7 с.
4. Демуринов Я.Н., Пихтярёва А.А., Борисенко О.М. Гаметоцидный эффект имидазолинонов у гербицидоустойчивого подсолнечника // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2012. – Вып. 1 (150). – С. 31–34.
5. Звягина А.С. Особенности функционирования репродуктивной системы сельскохозяйственных растений при воздействии гербицидов: дис. ... канд. биол. наук: 06.01.05. / Анастасия Сергеевна Звягина. – Краснодар, 2015. – 129 с.
6. Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений // Двудольные. – Барнаул: АРТИКА, 2009. – 501 с.
7. Круглова Н.Н. Критические фазы развития спорогенной клетки пыльника: к постановке проблемы // Цитология. – 2001. – Т. 43. – № 3. – С. 86–87.
8. Круглова А.Е. Оценка качества пыльцевых зёрен в зрелых пыльниках остролодочника сходного в условиях интродукции // Вестник Удмуртского университета. – 2011. – Вып. 1. – С. 67–74.
9. Куприянова Л.А., Алёшина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. – Л.: Наука, 1972. – Т. 1. – 171 с.
10. Куприянов П.Г. Соотносительная роль факторов, вызывающих появление дефектных пыльцевых зёрен у растений в природе // Апомиксис и цитоэмбриология растений. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1983. – Вып. 5. – С. 3–33.
11. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1988. – 208 с.
12. Цаценко Л.В. Цитогенетическое воздействие различных систем земледелия на пшеницу // Вестник Российской академии с.-х. наук. – 2000. – № 3. – С. 51–53.
13. Френкель Р., Галун Э. Механизмы опыления, размножения и селекции растений. – М.: Колос, 1982. – 384 с.
14. Яндовка Я.Ф. Фертильность пыльцы у видов *Cerasus* и *Microcerasus* (Rosaceae) // Аграрный вестник Урала. – 2010. – № 6 (72). – С. 58–61.
15. Chamer A.M., Medan D., Mantese A., Bartoloni N. Impact of pollination on sunflower yield: Is pollen amount or pollen quality what matters? // Field Crops Research. – 2015. – Vol. 176. – P. 61–70. DOI: 10.1016/j.fcr.2015.02.001.
16. Fairchild J.F., Ruessler D.S., Heverland P.S., Carlson A.R. Comparative sensitivity of *Selenastrum capricornutum* and *Lemna minor* to Sixteen Herbicides // Arch. Environ. Contam. Toxicol. – 1997. – No 32. – P. 353–357.

## References

1. Voronova O.N., Gavrilova V.A. Kolichestvennyy i kachestvennyy analiz pyl'tsy podsolnechnika (*Helianthus L.*) i ego ispol'zovanie v selektsionnoy rabote // Trudy po prikladnoy botanike, genetiki i selektsii. – 2019. – Vyp. 180 (1). – S. 95–104.
2. Voronova O.N., Tolstaya T.T., Rozhkova V.T., Gavrilova V.A. Opredelenie fertil'nosti pyl'tsy u ryada dikikh mnogoletnikh vidov i obraztsov podsolnechnika kolleksi, proizrastayushchey na Kubanskoj stantsii VIR // Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii. – 2011. – T. 167. – S. 145–158.
3. GOST 31766-2012 Medy monoflornye [Tekst]. – Vved. s 01.07.2013. – M.: Standartinform, 2019. – 7 s.
4. Demurin Ya.N., Pikhtyareva A.A., Borisenko O.M. Gametotsidnyy effekt imidazolinonov u gerbitsidoustoychivogo podsolnechnika // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2012. – Vyp. 1 (150). – S. 31–34.
5. Zvyagina A.S. Osobennosti funktsionirovaniya reproduktivnoy sistemy sel'skokhozyaystvennykh rasteniy pri vozdeystvii gerbitsidov: dis. ... kand. biol. nauk: 06.01.05. / Anastasiya Sergeevna Zvyagina. – Krasnodar, 2015. – 129 s.
6. Kamelina O.P. Sistemicheskaya embriologiya tsvetkovykh rasteniy // Dvudol'nye. – Barnaul: ARTIKA, 2009. – 501 s.
7. Kruglova N.N. Kriticheskie fazy razvitiya sporogennoy kletki pyl'nika: k postanovke problemy // Tsitologiya. – 2001. – T. 43. – № 3. – S. 86–87.
8. Kruglova A.E. Otsenka kachestva pyl'tsevykh zeren v zrelykh pyl'nikakh ostrolodochnika skhodnogo v usloviyakh introduktsii // Vestnik Udmurtskogo universiteta. – 2011. – Vyp. 1. – S. 67–74.
9. Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. Pyl'tsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR. – L.: Nauka, 1972. – T. 1. – 171 s.
10. Kupriyanov P.G. Sootnositel'naya rol' faktorov, vyzyvayushchikh poyavlenie defektnykh pyl'tsevykh zeren u rasteniy v prirode // Apomiksis i tsitoembriologiya rasteniy. – Saratov: Izd-vo Saratovskogo un-ta, 1983. – Vyp. 5. – S. 3–33.
11. Pausheva Z.P. Praktikum po tsitologii rasteniy. – M.: Agropromizdat, 1988. – 208 s.
12. Tsatsenko L.V. Tsitogeneticheskoe vozdeystvie razlichnykh sistem zemledeliya na pshenitsu // Vestnik Rossiyskoy akademii s.-kh. nauk. – 2000. – № 3. – C. 51–53.
13. Frenkel' R., Galun E. Mekhanizmy opyleniya, razmnozheniya i selektsii rasteniy. – M.: Kolos, 1982. – 384 s.
14. Yandovka Ya.F. Fertil'nost' pyl'tsy u vidov *Cerasus* i *Microcerasus* (Rosaceae) // Agrarnyy vestnik Urala. – 2010. – № 6 (72). – S. 58–61.
15. Chamer A.M., Medan D., Mantese A., Bartoloni N. Impact of pollination on sunflower yield: Is pollen amount or pollen quality what matters? // Field Crops Research. – 2015. – Vol. 176. – P. 61–70. DOI: 10.1016/j.fcr.2015.02.001.
16. Fairchild J.F., Ruessler D.S., Heverland P.S., Carlson A.R. Comparative sensitivity of *Selenastrum capricornutum* and *Lemna minor* to Sixteen Herbicides // Arch. Environ. Contam. Toxicol. – 1997. – No 32. – P. 353–357.

*Получено/Received*

14.04.2021

*Получено после рецензии/Manuscript peer-reviewed*

16.04.2021

*Получено после доработки/Manuscript revised*

16.04.2021

*Принято/Accepted*

13.05.2021

*Manuscript on-line*

02.07.2021