

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ БИОЛОГИИ ОПЫЛЕНИЯ И ОПОЛОДОТВОРЕНИЯ ВИДОВ И ФОРМ РОЗЫ ЭФИРОМАСЛИЧНОЙ

Аннотация.

Актуальность и цели. Более полное представление о прогамной фазе оплодотворения розы эфиромасличной будет способствовать решению ряда вопросов теоретического и прикладного значения. Детально исследованы VIII–IX этапы органогенеза, связанные с цветением и опылением видов и форм розы.

Материалы и методы. Объектами изучения служили 11 видов и 11 гибридных форм розы эфиромасличной. Микроскопический анализ проводили люминесцентным методом после окраски 0,005 %-м водным раствором анилинового голубого.

Результаты. У ряда сортов и гибридов имеют место частичная редукция генеративных органов, варьирование морфологической структуры цветков и явление протандрии. Эти морфофизиологические особенности цветков эфиромасличной розы особенно сказываются на результатах естественного опыления, так как предотвращают или существенно ограничивают попадание пыльцы на рыльце и, как следствие, в большинстве случаев не обеспечивается завязывание семян. У некоторых видов (Белая, Казанлыкская, Одесская, Карликовая) наблюдается прорастание пыльцевых зерен в закрытом бутоне при условии сухой и жаркой погоды, что необходимо учитывать при проведении гибридизации.

Выводы. Проведенный анализ протекания прогамной фазы оплодотворения не выявил физиологических барьеров несовместимости. Однако темпы роста пыльцевых трубок были неодинаковы для различных гибридных комбинаций. При скрещивании видов пыльцевые трубки характеризовались большей скоростью роста, чем при использовании в качестве родительских форм гибридов. При этом характер прорастания пыльцевых зерен в значительной мере определялся сортом-опылителем, что свидетельствует о последующем влиянии количества и качества попадаемой на рыльце пестика пыльцы на процессы оплодотворения и завязывания семян.

Ключевые слова: биология опыления, прогамная фаза оплодотворения, виды и формы розы, люминесцентная микроскопия, физиологическая несовместимость, онтогенез, фенофазы.

E. F. Semenova, E. V. Presnyakova

COMPARATIVE RESEARCH OF BIOLOGY OF POLLINATION AND FERTILIZATION OF SPECIES AND FORMS OF ESSENTIAL OIL ROSE

Abstract.

Background. Better understanding of the progam phase of fertilization of the essential oil rose will help to solve some of problems of theoretical and practical importance. The authors studied in detail the VIII–IX organogenesis stages associated with flowering and pollination types and forms of roses.

Materials and methods. 11 species and 11 hybrids of the essential oil Rose were explored in detail. Microscopic analysis was performed by the fluorescent method after staining with 0,005 % aqueous solution of aniline blue.

Results. There is partial reduction of the generative organs, varying in morphological structure of the flowers and the phenomenon of protandry in the group of varieties and hybrids. These morphological and physiological features of essential oil rose flowers particularly affect the results of natural pollination because they prevent or substantially limit the ingress of pollen on the stigma. As a result, in most cases, seed production is not guaranteed. Germination of pollen in the closed bud in some species (White, Kazanluk, Odessa, Dwarf) was observed in conditions of dry and hot weather. During the hybridization this must be considered.

Conclusions. Analysis of the progam phase of fertilization revealed no physiological barriers of incompatibility. Nevertheless, growth of pollen tubes is different for different hybrid combinations. In crossbreeding of species pollen tubes were characterized by a greater growth rate than in case of being used as the parental form hybrids. The character of pollen germination was largely determined by a variety-pollinator. This indicates the subsequent influence of quantity and quality of pollen falls on the stigma on fertilization and seed setting processes.

Key words: biology of pollination, progam phase of fertilization, species and forms of rose, luminescence microscopy, physiological incompatibility, ontogenesis, phenological stages.

Введение

Согласно современным воззрениям исследование процессов опыления и оплодотворения у видов и форм розы эфиромасличной позволит составить более полное представление о прогамной фазе оплодотворения, что будет способствовать не только целенаправленному вмешательству в эти процессы при решении ряда вопросов прикладного значения, но и выявлению закономерностей онтогенетической и филогенетической дифференциации новых форм, решению проблем несовместимости при прорастании пыльцы и прохождению пыльцевых трубок по тканям пестика (на уровне рыльца, столбика и завязи).

Материалы и методы

Объектами изучения служили 11 видов и 11 гибридных форм розы эфиромасличной (табл. 1).

Для изучения элементов репродуктивной биологии использовали различные типы и способы опыления: свободное опыление без изоляции, групповая изоляция, естественное самоопыление при индивидуальной изоляции, искусственное самоопыление при индивидуальной изоляции, включая доопыление [1]. Искусственную гибридизацию выполняли путем предварительной кастрации материнских бутонов (за 1–2 дня до раскрытия цветка), их изоляции с последующим нанесением отцовской пыльцы методом аллогамии (гейтеногамии и ксеногамии). В качестве материала для изоляторов использовали полупергаментную бумагу, двухслойную марлю, «спондбонд».

Механическое сепарирование пыльцы осуществляли в выносящем воздушном потоке, создаваемом вентилятором с электроприводом. Фракции собирали и проводили контролируемые опыления.

Исследования проводились в основном на растениях коллекционного участка (поселок Крымская Роза Белогорского района Республики Крым), расположенного в северной предгорной части Крымского полуострова. Также изучали образцы, выращенные в условиях Ботанического сада им. И. И. Спрыгина (г. Пенза).

Основные виды и формы, используемые в селекции
розы эфиромасличной [4–6]

Название	Происхождение
Белая	<i>Rosa alba</i> L.
Лань	<i>Rosa alba</i> L. x (<i>R. damascena</i> Mill. x <i>R. gallica</i> L.)
Мичуринка	<i>R. damascena</i> Mill. x <i>R. gallica</i> L.
Украина	<i>R. damascena</i> Mill. x <i>R. gallica</i> L.
Фестивальная	<i>R. damascena</i> Mill. x <i>R. gallica</i> L.
Кооператорка	<i>R. damascena</i> Mill. x <i>R. gallica</i> L.
Казанлыкская	<i>R. damascena</i> f. <i>trigintipetala</i> (Dieck.) R. Keller
Крымская Красная	<i>R. gallica</i> L.
Весна	<i>R. damascena</i> Mill. x <i>R. gallica</i> subsp. <i>Eriosila</i> Kell. var. <i>Austriaca</i> Br.
Радуга	<i>R. gallica</i> subsp. <i>Eriosila</i> Kell. var. <i>Austriaca</i> Br. x <i>R. gallica</i> L.
Гибрид 7806	<i>R. gallica</i> subsp. <i>Eriosila</i> Kell. var. <i>Austriaca</i> Br. x <i>R. gallica</i> L.
Таврида	<i>R. damascena</i> Mill. x неизвестная форма
Кавказская Красная	<i>R. gibrida</i>
Гибрид М-215	<i>R. gibrida</i>
Роза Желтая	<i>R. lutea</i> Mill. (<i>R. foetida</i> Herrm.)
Роза Моховая	<i>R. centifolia</i> L. f. <i>muscosa</i>
Прима Красная	<i>R. rugosa</i> Thunb.
Шиповник морщинистый	<i>R. rugosa</i> Thunb.
Шиповник коричный (Ш. майский)	<i>R. cinnamomea</i> L. (<i>R. majalis</i> Herrm.)
Шиповник собачий	<i>R. canina</i> L.
Роза Одесская	<i>R. odessiana</i> Hort.
Роза Карликовая	<i>R. pygmaea</i> Vieb.

Прорастание пыльцы на рыльце пестика в различных стадиях его готовности («молодое» – за 1–2 дня до раскрытия цветка; «зрелое» – через 1–2 дня; «старое» – через 3–4 дня после раскрытия цветка) по 46 комбинациям скрещивания и самоопыления исследовали в динамике роста пыльцевых трубок, окрашивая пестики в лактофеноле [2], или анализировали люминесцентным методом после окраски 0,005 %-м водным раствором анилинового голубого [3]. Для возбуждения света люминесценции использовали люминесцентные осветители ОИ-28 и ОИ-18А, оценку проводили визуально. Фотографирование осуществляли на МБС-9 с фотокамерой «Зоркий-4» или препараты исследовали на микроскопах МББ-1А, МБИ-15 с фотонасадкой МФНЭ-1 и камерой ФКМ-1. Фотографирование микро- и макрообъектов проводили также цифровыми фотокамерами Nikon Coolpix 2500, Nikon Coolpix 6300, Panasonic DMC-FX100 с объективом Lumix 12 mega pixels.

Результаты и обсуждение

Важным в познании закономерностей жизненных процессов многолетних растений розы является выяснение хода развития генеративного побега. Мы более детально исследовали VIII–IX этапы органогенеза, связанные с цветением и опылением видов и форм розы. Схематически фазы онтогенеза

и периоды вегетации розы по методике Н. М. Макрушина [7] можно представить в виде диаграммы (рис. 1).

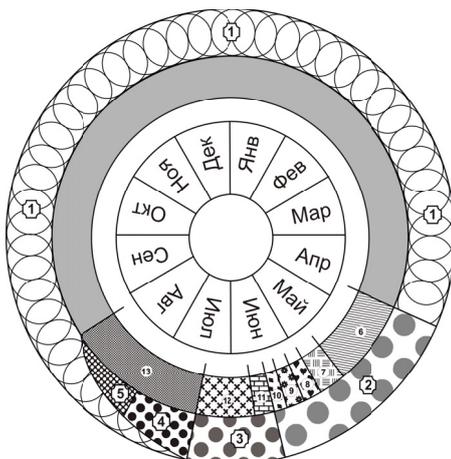


Рис. 1. Сравнительная схема возрастных и вегетационного периодов розы
 Онтогенез: 1 – эмбриональный период; 2 – ювенильный период;
 3 – фаза половой зрелости; 4 – фаза размножения; 5 – сенильный период.
 Вегетационный период (в скобках – этап органогенеза): 6 – распускание листьев (V–VI); 7 – бутонизация (VII–VIII); 8 – начало цветения (VIII–IX); 9 – массовое цветение (IX); 10 – отцветание (IX–X); 11 – начало плодообразования (X); 12 – массовое плодообразование – формирование семян (XI); 13 – созревание плодов и семян (XII)

Цветение, опыление и последующее оплодотворение (рис. 2), или девятый этап, наступают в конце мая в Крыму (в июне – в Среднем Поволжье). В связи с махровостью цветков у изученных видов и форм наблюдаются частичная редукция и деформация генеративных органов – гинецея и андроцея, что может приводить к нарушению процессов опыления.

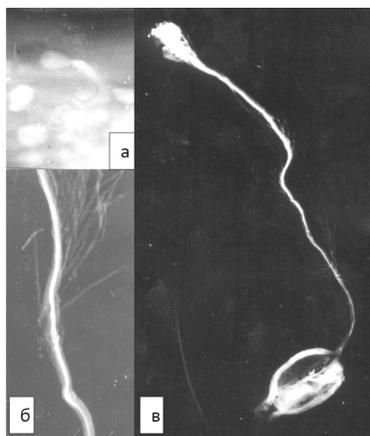


Рис. 2. Прорастание пыльцы на рыльце пестика (а), рост пыльцевых трубок по тканям пестика (б), проникновение их в семяпочку (в) при различных комбинациях скрещивания:
 а – роза Одесская х роза Одесская; б – роза Одесская х Мичуринка;
 в – Белая х Мичуринка (люминесцентная микроскопия)

У сортов Кавказская Красная и Украина в центральных цветках андроец редуцирован практически полностью, тогда как в цветках последующих порядков может формироваться небольшое число тычинок. Кроме того, у гибрида 7806, сортов Украина, Кавказская Красная наблюдается пролификация (израстание) значительной части гинецея (20–40 %). У ряда сортов (Мичуринка, Кавказская Красная, Фестивальная, Украина, Таврида, Лань) и гибридов (7806, Н-1050) наблюдаются большая неоднородность структуры цветков: варьирует количество пестиков, тычинок (коэффициент вариации достигает 22,1 и 50,6 % соответственно), степень прикрытия тычинок лепестками. Внутренние лепестки венчика у сортов Мичуринка, Фестивальная, Таврида и гибридов 7806, Н-1050 иногда прикрывают часть гинецея, что препятствует попаданию пыльцы на рыльце пестиков при естественном опылении и уменьшает вероятность осуществления процессов оплодотворения. Пестики у роз покрыты волосками, но их количество варьирует у разных сортов. Очень сильно опушен гинецей у сорта Прима Красная. Рыльца пестиков образуют неровную куполообразную поверхность, к моменту раскрытия цветка достигающую уровня пыльников или расположенную ниже его. Вскрытие пыльников латрозное, пыльца высыпается из боковой стороны пыльника. Последние вскрываются все одновременно или чаще вскрываются пыльники наружных тычинок. Внутренние тычинки с еще закрытыми пыльниками постепенно раздвигаются по мере увеличения диаметра цветка и освобождают созревающие рыльца. Как правило, вскрытие пыльников происходит в день раскрытия цветка, обычно в первой половине дня. При этом рыльца еще не достигли физиологической зрелости. О наступлении «готовности» можно судить по появлению капли стигматической жидкости (через 1–2 дня после раскрытия цветка). Цветки эфиромасличных роз обладают функциональной раздельнополостью (дихогамией). Она вызвана разновременным созреванием и экспонированием пыльцы и рыльца в цветках. Наиболее характерной формой ее проявления является протандрия (более раннее созревание пыльцы), особенно четко она выражена у Примы Красной. Это явление следует рассматривать как приспособление к перекрестному опылению и как средство предотвращения или ограничения самоопыления.

Однако у некоторых форм самоопыление может происходить еще в закрытом бутоне. Проведенное изучение прорастания пыльцы на пестиках разных фаз развития бутонов у ряда коллекционных образцов (Белая, Весна, Радуга, Крымская Красная, Казанлыкская, Прима Красная, Кооператорка, гибрид М-215, роза Карликовая, роза Одесская) показало, что морфологическая структура их цветков не исключает возможности самоопыления в закрытом бутоне. В частности, при условии жаркой сухой погоды у сортов Белая, Казанлыкская, розы Одесской, розы Карликовой к моменту раскрытия цветка единичные пыльцевые трубки достигают нижней трети столбика или завязи. Это необходимо учитывать при оценке получаемого гибридного материала.

При искусственном опылении на рыльце пестика попадает несколько десятков пыльцевых зерен. Пыльцевое зерно, как правило, набухает и прорастает в течение первого часа через одну пору путем выпячивания интины. Образующиеся пыльцевые трубки (рис. 3) внедряются в ткань рыльца в последующие 3 ч и продолжают расти в центральной части столбика, по проводниковой ткани. Через сутки единичные из них достигают завязи (рис. 2,б).

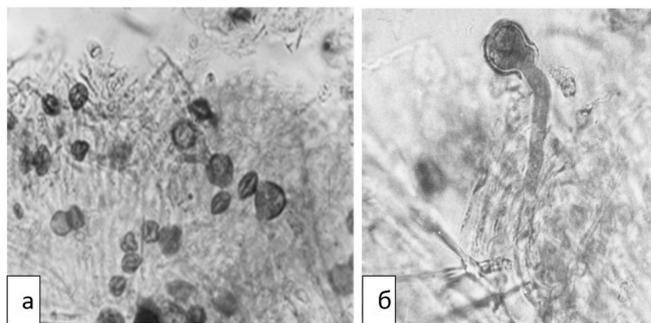


Рис. 3. Набухание и прорастание на рыльце пестика в комбинации Белая x Мичуринка:
 а – морфологически различающихся ПЗ, 1 ч после опыления;
 б – морфологически нормального ПЗ, 4 ч после опыления

Наряду с нормальным взаимодействием споро- и гаметофита у розы наблюдаются различные отклонения на разных его этапах:

- пыльца плохо прикрепляется к поверхности рыльца;
- на поверхности рыльца наблюдается замедленный и неправильный рост пыльцевых трубок (булавовидные вздутия, извилистость, ветвление и др.), сопровождающийся накоплением каллозы в пыльцевом зерне и пыльцевой трубке;
- в тканях столбика имеются вздутия пыльцевых трубок, в которых наблюдается отложение каллозы;
- наблюдается асинхронный и замедленный рост пыльцевых трубок в тканях столбика.

Выраженность этих аномалий зависит от генотипов материнского и отцовского растений. Аномальное поведение пыльцы на рыльце пестика характерно для сортов и гибридов, имеющих неоднородную пыльцу. Крупные пыльцевые зерна образуют булавовидные вздутия и в столбик не проникают. Поэтому более точную характеристику совместимости изученных комбинаций может дать рост пыльцевых трубок по тканям столбика.

Более или менее правильный рост пыльцевых трубок в столбике с последующим проникновением в завязь в течение первых двух суток наблюдается при самоопылении почти всех изученных видов и форм, исключение составляет Прима Красная. У сорта Кавказская Красная и гибрида 7806, имеющих частично «изросшие» пестики, пыльцевые трубки способны преодолевать барьер рыльца и достигать в течение суток только нижней трети столбика. Проникновения пыльцевых трубок в завязь не наблюдалось.

Анализ прорастания пыльцевых зерен и роста пыльцевых трубок при различных комбинациях скрещивания не выявил существенных отличий в поведении пыльцевых трубок по сравнению с самоопылением данных образцов. В обоих случаях наблюдались рост пыльцевых трубок в тканях столбика и проникновение их в завязь. У сорта Кавказская Красная и гибрида 7806 в разных комбинациях скрещивания и при самоопылении пыльцевые трубки в течение суток не дорастают до основания завязи, что обусловлено, по-видимому, израстанием пестиков. У сорта Прима Красная изоляция кастрированных и нормальных цветков приводит к засыханию завязи.

Как уже отмечалось, темпы роста пыльцевых трубок неодинаковы в различных гибридных комбинациях. Обычно проникновение их в семяпочку и зародышевый мешок наблюдается на вторые-третьи сутки. Низкой скоростью роста пыльцевых трубок характеризуются сорта Мичуринка и Белая в некоторых комбинациях скрещивания (Лань х Мичуринка, Мичуринка х Мичуринка, Мичуринка х Белая, Кавказская Красная х Мичуринка). Спустя трое суток основная масса пыльцевых трубок достигает лишь нижней трети столбика. Это может быть обусловлено как особенностями опылителя, так и взаимодействием мужского и женского гаметофитов.

Вместе с тем проведенный анализ выявил сходное поведение пыльцы ряда сортов как при самоопылении, так и при различных вариантах скрещивания. Наиболее дружно и без существенных отклонений прорастает пыльца сортов Весна и Казанлыкская, которая характеризуется наибольшей однородностью. Большие нарушения при прорастании пыльцы на рыльце наблюдаются у сортов Мичуринка, Белая и Крымская Красная. У двух последних сортов они отмечены и в столбике, независимо от генотипа материнского растения. Пыльца этих сортов наименее выровнена (рис. 4) и имеет значительную фракцию крупных пыльцевых зерен, которые, как было описано выше, прорастают с большими нарушениями. Пыльца сортов Белая и Мичуринка плохо удерживается на рыльце, однако этот показатель частично зависит от материнского растения.

Проведенные опыты, с разделением пыльцевых зерен на фракции и последующим нанесением каждой на рыльца пестиков в комбинациях скрещивания Лань х Белая, Радуга х Лань, показали, что опыление фракцией, содержащей самые мелкие пыльцевые зерна и микроспоры, не приводит к завязыванию семян вследствие непрорастания пыльцы. Наилучшие результаты наблюдались при использовании пыльцы, содержащей основные размерные группы зрелых пыльцевых зерен. Следует полагать, что пыльцевые зерна, различающиеся по величине и числу хромосом совместно создают на рыльце условия, благоприятные для развития пыльцевых трубок. Созданию таких условий способствует и обильное нанесение пыльцы на рыльце (одно- или многократное). Дополнительное в случае самоопыления и повторное (спустя двое-трое суток) при гибридизации опыление приводит к увеличению завязываемости семян, что связано с неравномерностью созревания семяпочек и зародышевых мешков в них (табл. 2).

В частности, проведенное трехкратное опыление с интервалом двое суток позволило получить семян в среднем на опыленный цветок 29 штук в комбинации скрещивания Кавказская Красная х Казанлыкская и 2,1 штуки – Кавказская Красная х Мичуринка (обычно в селекционной практике плоды и семена в этих комбинациях скрещивания не образуются). Следовательно, практически все, нормально сформировавшиеся к моменту опыления зародышевые мешки были оплодотворены, т.е. реальная завязываемость семян оказалась весьма близкой к потенциальной. Проведение дву- и более кратного опыления может быть эффективно для тех образцов, у которых в раскрывшихся цветках имеется определенное количество морфологически нормальных, но еще недифференцированных зародышевых мешков (Фестивальная, Кооператорка, Казанлыкская, Весна, Таврида, Белая, Лань, М-215). Например, в комбинации скрещивания Весна х Крымская Красная повторное

опыление (спустя трое суток) увеличило количество завязавшихся семян (с 10,4 до 12,3 семян в расчете на опыленный цветок).

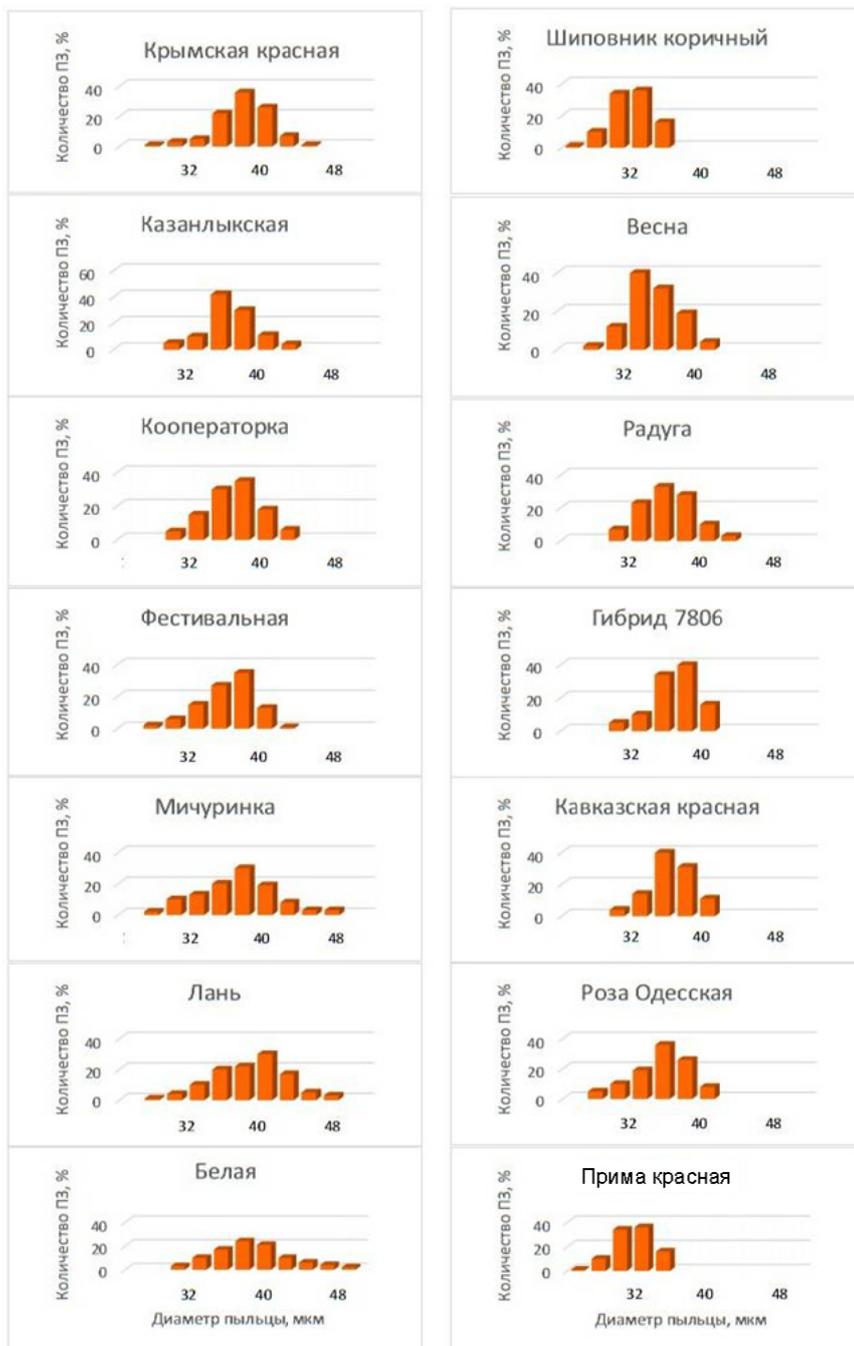


Рис. 4. Вариабельность размеров пыльцевых зерен образцов розы

В процессе роста пыльцевой трубки по тканям столбика генеративная клетка делится и образует две мужские гаметы – спермии. Рост пыльцевой трубки завершается проникновением через микропиле и чаще через одну из

синергид в зародышевый мешок, в котором один из спермиев движется к яйцеклетке, второй – к центральной клетке. Картин двойного оплодотворения мы не наблюдали. Об оплодотворении судили по косвенным признакам: входу пыльцевых трубок в зародышевый мешок, разрушению одной из синергид, выделению дополнительного ядрышка в яйцеклетке. Процесс оплодотворения происходит у видов, сортов и гибридов эфиромасличной розы на вторые-четвертые сутки после опыления, причем у гибридных форм оплодотворение осуществляется в более поздние сроки, чем у видов и исходных сортов – компонентов скрещивания.

Таблица 2
Морфологическая характеристика зародышевых мешков
к моменту раскрытия цветка розы

Название образца	Количество зародышевых мешков, lim в %			
	Зрелые	Более ранние стадии развития	Аномальные	Дегенерирующие
Белая	27,3–36,3	0,0–10,7	0,0–12,8	46,9–72,7
Лань	16,0–25,0	6,3–28,6	0,0–16,7	29,3–68,7
Мичуринка	3,6–5,0	0,0–6,4	0,0–25,5	63,1–96,4
Фестивальная	20,0–24,0	16,0–16,3	0,0–7,0	56,7–60,0
Кооператорка	25,0–27,7	0,0–19,4	0,0–16,7	38,9–72,3
Казанлыкская	24,2–36,8	10,3–19,3	0,0–5,3	51,2–52,9
Крымская Красная	14,3–19,0	0,0–3,7	0,–7,0	70,3–85,7
Весна	21,4–41,7	8,3–22,9	8,3–33,2	22,2–42,7
Радуга	40,5–43,5	7,7–13,2	0,0–15,1	28,2–51,5
Гибрид 7806	16,7–22,0	0,0–12,3	14,0–16,7	57,0–61,3
Кавказская Красная	12,5–14,3	0,0–18,2	0,0–13,6	56,7–85,7
Роза Одесская	41,9–55,0	3,6–17,3	0,0–7,4	33,4–42,8
Прима Красная	19,6–22,0	0,0–4,0	0,0–8,0	68,4–73,0

В результате двойного оплодотворения взаимное слияние ядер яйцеклетки и спермия, а также их плазмы, ведет к образованию зиготы – первой клетки спорофита, будущего растения розы. Слияние второго спермия с ядром центральной клетки приводит к возникновению триплоидной клетки эндосперма. Содержимое других пыльцевых трубок, доросших до зародышевого мешка, по-видимому, также рано или поздно ассимилируется зародышевым мешком. После оплодотворения рыльца со столбиками пестиков подсыхают, а рост завязей усиливается. Критерием эффективности опыления считается завязывание плодов, т.е. увеличение размеров завязи после отцветания, которое стимулируется и происходит не у всех плодолистиков, имеющих в цветке розы эфиромасличной. Стимуляция роста завязи зависит от обилия прорастающей пыльцы и наличия нормально сформированного женского гаметофита, взаимодействие которых в пестике носит характер взаимной активации.

Заключение

Полученные результаты исследований позволяют обобщить особенности биологии опыления и оплодотворения изученных видов и форм розы. Анализ морфологической структуры цветка розы показал, что, несмотря на редукцию репродуктивных структур, определяемую генотипом и расположе-

нием цветка на растении, все исследованные виды, сорта и гибриды имеют развитый гинецей и андроцей, что может обеспечить регулярность полового процесса. Однако у некоторых сортов с повышенной махровостью морфологическая структура цветка существенно затрудняет естественное самоопыление. Это связано с отсутствием андроеца (центральные цветки Кавказской Красной и Украины), прикрытием тычинок лепестками (Лань, Мичуринка, Фестивальная, Украина, Таврида, Кавказская Красная, гибриды Н-1050, 7806), а также некоторых пестиков (Мичуринка, Фестивальная, Таврида, гибриды 7806, Н-1050). Наиболее характерной формой проявления функциональной раздельнополости у роз является протандрия. Указанные морфофизиологические особенности эфиромасличной розы могут приводить к нарушению процесса оплодотворения в связи с ограниченным попаданием пыльцы на рыльце цветка. Кроме того, у ряда видов розы (Казанлыкская, Белая, Одесская, Карликовая) отмечено прорастание пыльцы в закрытом бутоне, что может искажать результаты гибридизации. Во избежание последнего кастрацию бутонов для скрещиваний следует проводить в более ранние, чем это принято, сроки (за три-четыре дня до раскрытия цветка).

Полученные экспериментальные данные показывают, что механизмы само- и перекрестной несовместимости, проявляющиеся в прогамной фазе оплодотворения, т.е. при прорастании пыльцевых зерен на рыльце и росте пыльцевых трубок по тканям столбика, у изученных коллекционных образцов отсутствуют. Наблюдающиеся отклонения относятся к отличающимся по размерам пыльцевым зернам (преимущественно крупным или самым мелким) и не могут оказывать существенного влияния на завязывание семян, поскольку у всех образцов присутствует фракция пыльцевых зерен, способная преодолеть барьер рыльца и расти по тканям столбика вплоть до завязи. Результаты исследования свидетельствуют, что темпы роста пыльцевых трубок неодинаковы для различных гибридных комбинаций. Максимальной скоростью роста характеризовались пыльцевые трубки в вариантах, где в качестве родительских компонентов выступали разные виды розы эфиромасличной; более низкая скорость роста наблюдалась при участии гибридов.

Следует отметить, что дополнительное в случае самоопыления и повторное при гибридизации опыление приводит к повышению завязываемости семян до потенциального уровня. Это подтверждает высказанное ранее положение [8] о том, что ограничительным фактором завязывания семян является состояние женского гаметофита розы.

Список литературы

1. **Левина, Р. Е.** Репродуктивная биология семенных растений / Р. Е. Левина. – М. : Наука, 1981. – 96 с.
2. **Chandra, D. P.** Staining pollen tubes in the styles; cotton blue versus carmine for general use / D. P. Chandra, N. Anita // *Stain technol.* – 1967. – Vol. 42, № 2. – P. 81–85.
3. **Литвак, А. И.** Люминесцентная макро- и микроскопия в исследованиях плодовых культур и винограда / А. И. Литвак. – Кишинев : Штиинца, 1978. – 111 с.
4. **Назаренко, Л. Г.** Роза эфиромасличная (история, биологические особенности и селекция) / Л. Г. Назаренко. – Киев : Наукова думка, 1978. – 200 с.
5. **Назаренко, Л. Г.** Сорта эфиромасличных культур селекции Института эфиромасличных и лекарственных растений / Л. Г. Назаренко // *Науч. труды ИЭЛР.* – Симферополь, 2006. – Вып. 26. – С. 49–54.
6. **Назаренко, Л. Г.** Культура эфиромасличной розы / Л. Г. Назаренко, Б. П. Миньков, Г. И. Мустяцэ, А. В. Мурин. – Кишинев : Штиинца, 1983. – 187 с.

7. **Макрушин, Н. М.** Основы гетеросперматологии / Н. М. Макрушин. – М. : Агропромиздат, 1989. – 288 с.
8. **Семенова, Е. Ф.** Эмбриологические особенности розы эфиромасличной в связи с интенсификацией селекционного процесса : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Семенова Е. Ф. – Симферополь : ВНИИЭМК, 1987. – 23 с.

References

1. Levina R. E. *Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy* [Reproductive biology of spermaphytes]. Moscow: Nauka, 1981, 96 p.
2. Chandra D. P., Anita N. *Stain technol.* 1967, vol. 42, no. 2, pp. 81–85.
3. Litvak A. I. *Lyuminescentnaya makro- i mikroskopiya v issledovaniyakh plodovykh kul'tur i vinograda* [Fluorescent macro- and microscopy in research of orchard crops and grapes]. Kishinev: Shtiintsa, 1978, 111 p.
4. Nazarenko L. G. *Roza efiromaslichnaya (istoriya, biologicheskie osobennosti i selektsiya)* [Essential oil rose (history, biological features and breeding)]. Kiev: Naukova dumka, 1978, 200 p.
5. Nazarenko L. G. *Nauch. trudy IELR* [Proceedings of IELR]. Simferopol, 2006, iss. 26, pp. 49–54.
6. Nazarenko L. G., Min'kov B. P., Mustyatse G. I., Murin A. V. *Kul'tura efiromaslichnoy rozy* [Essential oil rose crops]. Kishinev: Shtiintsa, 1983, 187 p.
7. Makrushin N. M. *Osnovy geterospermatologii* [Basic heterospermatology]. Moscow: Agropromizdat, 1989, 288 p.
8. Semenova E. F. *Embriologicheskie osobennosti rozy efiromaslichnoy v svyazi s intensifikatsiyey selektsionnogo protsesssa: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Embryological features of essential oil rose and connection with breeding process intensification: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Simferopol: VNIIEMK, 1987, 23 p.

Семенова Елена Федоровна

кандидат биологических наук, доцент,
старший научный сотрудник, кафедра
общей и клинической фармакологии,
Пензенский государственный
университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: sef1957@mail.ru

Semenova Elena Fedorovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, senior staff scientist,
sub-department of general and clinical
pharmacology, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Преснякова Елена Викторовна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра медицинских информационных
систем и технологий, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: spl7@mail.ru

Presnyakova Elena Viktorovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of medical
information systems and technologies,
Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

УДК (58.01+581.3+581.4):582.734.4

Семенова, Е. Ф.

Сравнительное исследование биологии опыления и оплодотворения видов и форм розы эфиромасличной / Е. Ф. Семенова, Е. В. Преснякова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2014. – № 2 (6). – С. 18–28.