



Пыльца представителей рода *Pterocarya* (Juglandaceae), произрастающих в естественных местообитаниях и в условиях Санкт-Петербурга

О. А. Гаврилова, Г. А. Фирсов, Д. А. Горнов, А. Н. Семенов, А. В. Волчанская

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

Автор, ответственный за переписку: Ольга Анатольевна Гаврилова, gavrilova@binran.ru

Актуальность. Сравнительно-палиноморфологическое исследование естественно произрастающих и интродуцированных представителей лапин позволит выявить таксономическое значение морфологических признаков пыльцы рода и особенности пыльцы культивируемых растений. Охарактеризованы качество пыльцевого материала и интродукционный потенциал растений из Ботанического сада БИН РАН.

Материалы и методы. Пыльцевые зерна изучены с помощью светового, конфокального лазерного сканирующего и сканирующего электронного микроскопов. Фертильность определяли стандартным ацетокарминовым методом.

Результаты. Впервые проведено сравнение морфологии пыльцы культивируемых и обитающих в естественных условиях растений этого рода. Фертильность пыльцевых зерен у всех изученных образцов, за исключением *Pterocarya fraxinifolia* (Lam.) Sprach, очень высокая, в основном более 90%. Фертильность зерен *P. fraxinifolia* в разные годы варьирует от 28 до 73%, что является низким или средним показателем качества пыльцы. В результате изучения 12 образцов выявлено, что пыльцевые зерна пяти таксонов сплюснутые, средних размеров, 21–45 мкм в диаметре, 4–8-порочные, поры расположены вблизи экватора. Скульптура микрошиповатая. У *P. fraxinifolia* обнаружены мелкие пыльцевые зерна, а также зерна с бугорчатой поверхностью, в нераспавшихся тетрадах и диадах. Приведены данные об интродукции рода в Санкт-Петербурге.

Заключение. Палиноморфологическая характеристика является диагностической для рода *Pterocarya* Kunth. Пыльца птерокарий хорошо отличима от других ветроопыляемых таксонов, однако точные определения видов по пыльце с целью спорово-пыльцевого анализа невозможны. Морфологически наиболее разнообразны зерна низкофертильного образца *P. fraxinifolia*. Ограниченная возможность семенного размножения *P. fraxinifolia*, вероятно, связана с низкой фертильностью пыльцы у интродуцированного экземпляра. Качество пыльцы произрастающих в культуре *P. rhoifolia* Siebold et Zucc. и *P. stenoptera* DC. высокое.

Ключевые слова: спородерма, фертильность, лапина, репродукция, интродукция

Благодарности: работа выполнена с использованием дендроколлекции Ботанического сада Петра Великого БИН РАН и на оборудовании ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках государственного задания № AAA-A18-118031690084-9 и № AAA-A18-118032890141-4 БИН РАН.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Гаврилова О.А., Фирсов Г.А., Горнов Д.А., Семенов А.Н., Волчанская А.В. Пыльца представителей рода *Pterocarya* (Juglandaceae), произрастающих в естественных местообитаниях и в условиях Санкт-Петербурга. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):188-198. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-188-198

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-188-198

Pollen of *Pterocarya* (Juglandaceae) representatives from natural habitats and St. Petersburg environments

Olga A. Gavrilova, Gennady A. Firsov, Daniil A. Gornov, Andrey N. Semenov, Alexandra V. Volchanskaya

*Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Olga A. Gavrilova, gavrilova@binran.ru

Background. Comparative palynomorphological studies of naturally occurring and introduced *Pterocarya* Kunth representatives reveal the taxonomic significance of pollen morphological features and pollen characters of cultivated plants. The quality of pollen material and the potential of the plants from the Botanical Garden of BIN RAS for introduction are characterized.

Materials and methods. Pollen grains were investigated using light, confocal laser scanning and scanning electron microscopes. Fertility was assessed using the standard acetocarmine method.

Results. Comparison of pollen morphology in cultivated and naturally growing plants of this genus was made for the first time. Pollen fertility of two cultivated species (*Pterocarya rhoifolia* Siebold et Zucc., and *P. stenoptera* DC.) was very high, generally over 90%. Fertility of *P. fraxinifolia* (Lam.) Spach grains varied from 28 to 73% in different years, which is a low or medium level of pollen quality.

Morphologically, pollen grains of all 12 specimens from five taxa are flattened, medium sized, 21–45 µm in diameter, with 4–8 pores; pores are located mainly at or near the equator. The pores are round or oval, with a limbus. Exine is three-layered, thickened near the pore. The sculpture is microechinate. The low-fertile *P. fraxinifolia* specimen contains small pollen grains, as well as grains in tetrads and dyads. The data on the introduction of the genus in St. Petersburg are presented.

Conclusion. The palynomorphological description is diagnostic for the genus *Pterocarya*. The *Pterocarya* pollen is well distinguishable from other wind-pollinated taxa; however, species identification by pollen for spore-pollen analysis is not practicable. Morphologically, the most diverse are the grains of the low fertile specimen *P. fraxinifolia*. The limited possibility of seed propagation of *P. fraxinifolia* is probably explained by low pollen fertility. The pollen quality of the introduced *P. rhoifolia* and *P. stenoptera* is high.

Keywords: sporoderm, fertility, reproduction, introduction

Acknowledgements: the study was carried out on the equipment of the Core Resource Center “Cellular and molecular technique for plant and fungi investigation” of BIN RAS, using the dendrocollection of the Botanical Garden of Peter the Great, BIN RAS, within the framework of State Task No. AAA-A18-118031690084-9 of the Komarov Botanical Institute of the RAS.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Gavrilova O.A., Firsov G.A., Gornov Д.А., Semenov A.N., Volchanskaya A.V. Pollen of *Pterocarya* (Juglandaceae) representatives from natural habitats and St. Petersburg environments. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):188-198. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-188-198

Введение

Небольшой род лапина (*Pterocarya* Kunth) входит в трибу Juglandae Rchb. подсемейства Juglandoideae Eaton семейства Juglandaceae DC. ex Perleb (Kudryashova, Tatanov, 2012), которое является реликтом мелового периода. *Pterocarya* – род листопадных быстрорастущих деревьев с бороздчатой корой, средних или крупных размеров, до 35–40 м высотой.

Мужские и женские соцветия лапин разделяются. Срежки – 15–45 см длиной, иногда достигают 50–60 см, с 20–80 плодами. Плод – двукрылый орешек, разделенный на 4 части (Kozłowski et al., 2018). Размножение осуществляется преимущественно семенами, но для селекционных клонов не обойтись без вегетативного размножения. Некоторые виды можно размножать летними полудревесневшими черенками при использовании гормонов роста (Grimshaw, Bayton, 2009), для других возможно размножение отводками и отпрысками.

По разным оценкам, число видов лапин варьирует от шести (Rix, 2007; Kozłowski et al., 2018) до десяти (Manning, 1978). Деление внутри рода на секции очень сильно различалось у разных авторов, но к 50-м годам XX века уже было принято деление рода на основании строения соцветий, что позволило выделить две секции: *Eupterocarya* Rehder & E.H. Wilson (*P. pterocarpa* (Michx.) Kunth, *P. hupehensis* Skan, *P. stenoptera* DC., *P. tonkinensis* Dode, *P. serrata* C.K. Schneider) и *Chlaenopterocarya* Rehder & E.H. Wilson (*P. rhoifolia* Siebold et Zucc., *P. insignis* Rehder & E.H. Wilson, *P. Forrestii* W.W. Smith, *P. delavayi* Franch., *P. macroptera* Batalin) (Ильинская, 1953).

На сегодняшний день род подразделяют на шесть видов, которые входят в две секции: *Pterocarya* DC (*P. fraxinifolia* (Lam.) Spach, *P. stenoptera*, *P. hupehensis*) и *Platyptera* Nagel (*P. macroptera*, *P. rhoifolia* и *P. tonkinensis* (Franch.) Dode.) (Rix, 2007; Kudryashova, Tatanov, 2012; Kozłowski et al., 2018; Nakano, Sakio, 2020).

Род имеет разорванный ареал: пять видов встречаются в Восточной Азии, а один вид произрастает в Западной Азии. Наибольшее распространение рода отмечено в Китае (4–5 видов, из них 2 эндемика: *P. hupehensis* и *P. macroptera*). Самый большой ареал имеет *P. stenoptera*: от юга Китая, Вьетнама и Тайваня до Корейского полуострова. *P. tonkinensis* встречается в южной части китайской провинции Юньнань, в Лаосе и Вьетнаме, а *P. rhoifolia* растет исключительно в Японии, доходя до Хоккайдо на севере. *Pterocarya fraxinifolia* – единственный вид, встречающийся в Западной Евразии (Закавказье), спорадически представленный в Турции, Грузии, Азербайджане и Иране.

Северная широта распространения рода достигается *P. fraxinifolia* (около 43,5° с. ш.), а южная – *P. tonkinensis* (около 17° с. ш.) (Rix, 2007; Kozłowski et al., 2018). Самые древние плоды представителей рода датируются ранним олигоценом (34–28 млн лет) Северной Америки (Manos et al., 2007). Найденные хорошо задокументированные ископаемые остатки свидетельствуют, что в прошлом представители этого таксона были распространены (значительно) шире. Изучение пыльцы таких представителей представляет особый интерес для палеогеографии и палеоэкологии, поскольку часто пыльцевые зерна оказываются единственными остатками растений в отложениях. Используя в том числе и палинологические данные, Y. G. Song et al., (2021) привели карты широкого распространения лапин в различные климатические периоды прошлого и смоделировали подходящую для *P. fraxinifolia* область распространения в будущем

(2070 г.) Аэробιοлогические исследования также невозможны без морфологических описаний пыльцы широко распространяемых таксонов.

В Восточной Азии виды лапин являются типичными представителями влажных прибрежных лесов, растущих вдоль берегов рек и ручьев; также они встречаются и на высотах до 3500 м н. у. м. *Pterocarya tonkinensis* оказывается самым термофильным представителем рода. Ареалы других видов так или иначе заходят в зоны с неустойчивым снежным покровом (*P. macroptera* и *P. hupehensis*) или в зоны с ежегодным устойчивым зимним снежным покровом (*P. fraxinifolia*, *P. stenoptera*, *P. rhoifolia*). *Pterocarya rhoifolia* произрастает в прохладно-умеренных прибрежных лесах Японии, в основном на высотах 600–1600 м н. у. м. Этот вид выдерживает высокий и продолжительный снежный покров. В Закавказье и Иране *P. fraxinifolia* обитает вдоль водотоков и оврагов, в лесах, поднимаясь вдоль горных ручьев до высоты 1200 м н. у. м. (Rix, 2007; Kozłowski et al., 2018). Также представители вида встречаются и на территории России: в Краснодарском крае и Дагестане (вид включен в Красную книгу Российской Федерации).

Четыре вида хорошо освоены в культуре. Наиболее известны в Европе *P. fraxinifolia* с Кавказа и *P. stenoptera* из Китая (Grimshaw, Bayton, 2009). Их гибрид *P. × rehderiana* C.K. Schneid. тоже часто встречается и образует великолепное дерево (хотя недостатком при этом является обильные отпрыски). В европейских странах с подходящим климатом *P. fraxinifolia* образует роскошные деревья. По мнению W.J. Bean (1976), ни одно дерево с перистыми листьями не может сравниться с лапиной по своей величественности и красоте. *Pterocarya hupehensis* и *P. rhoifolia* менее известны, но достаточно подробно описаны в работах W. J. Bean (1976) и G. Krussmann (1986). Оставшиеся виды, а это *P. macroptera* (с тремя разновидностями) и *P. tonkinensis*, охарактеризованы в работе J. Grimshaw и R. Bayton (2009), посвященной результатам интродукции новых видов деревьев в европейскую культуру в последние годы. Виды рода широко культивируются в Европе и Азии в качестве декоративного элемента при озеленении территорий.

Cyclocarya paliurus (Batal.) Iljinsk. раньше относилась к роду лапина (*P. paliurus* Batal.). Этот таксон отличается от других видов птерокарий круглыми плодами и некоторыми другими морфологическими особенностями, в том числе особенностями строения трех-четырёх-порых пыльцевых зерен (Ильинская, 1953). Эти деревья высотой до 27 м происходят из Центрального и Южного Китая. В Ботаническом саду БИН РАН вид испытания не проходил.

Пыльцу представителей рода *Pterocarya* изучали в основном в 50–60-х гг. XX в. с применением светового микроскопа (СМ): G. Erdtman (1952), И. А. Ильинская (Ильинская 1953), Л. А. Куприянова (Kupriyanova 1965), A. Stachurska (1961), D. R. Whitehead (1965). Обработка материала проводилась разными методами: щелочным фон Поста (Ильинская, 1953; Whitehead, 1965), ацетилизмом (Erdtman, 1952; Kupriyanova, 1965; Stachurska, 1961). Размеры ископаемых пыльцевых зерен зависят от отложений, в которых они были захоронены, и от выбранной методики обработки материала (Ильинская, 1953). С помощью сканирующего микроскопа (СЭМ) пыльца была изучена J. A. Bos и W. Punt (1991).

Пыльцевые зерна ореховых отличимы от пыльцы представителей других таксонов, они хорошо сохраняются в осадках разного генеза, а их встречаемость в спо-

рово-пыльцевых спектрах имеет огромное значение в стратиграфических и палеогеографических исследованиях. Пыльцевые зерна птерокарий поровые, среднего размера, поры расположены в основном по экватору; более всего похожи на зерна представителей рода *Juglans* L. Пыльца этих таксонов отличается друг от друга размерами, числом пор, наличием гетерополярности (Whitehead, 1965). D. R. Whitehead (1965) указывал, что адекватную оценку пыльцы необходимо проводить, основываясь на большом количестве материала, отобранном как из коллекций (гербариев), так и из живой природы для минимизации влияния нестандартных климатических ситуаций на результаты исследования. Также необходимо учитывать флюктуации различных климатических параметров.

Нами изучены пыльцевые зерна 12 образцов, относящихся к четырем видам, и внутрисекционного гибрида. Целью данной работы являлось сравнительно-палиноморфологическое изучение и определение качества пыльцевого материала представителей рода *Pterocarya*, произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) и представляющих интерес для озеленения городских территорий. Описаны возможности и результаты интродукции рода в Санкт-Петербурге. Палиноморфологические исследования проведены и на гербарном материале, полученном из естественных условий произрастания рода и хранящемся в Гербарии БИН РАН (LE) и в гербарии г. Киото (Япония) (KYO).

Материалы и методы

Морфологию пыльцы изучали в лаборатории палинологии БИН РАН. Для исследования с помощью СМ пыльцевые зерна обрабатывали по стандартному ацетолитному методу (Erdtman, 1952). Исследования на конфокальном лазерном сканирующем (КЛСМ) LSM-780 и СЭМ JEOL JSM- 6390 микроскопах проводили в Центре коллективного пользования БИН РАН; микроскопические исследования – в лаборатории палинологии БИН РАН с помощью СМ Микмед-6 при увеличениях 20 × 10, 40 × 10 и 100 × 10. При исследовании на КЛСМ использовали методику О. А. Гавриловой (Gavrilova et al, 2018). Измерения и статистическая обработка проводились по светооптическим изображениям не менее 20 пыльцевых зерен каждого образца с помощью компьютерной программы ImaJe. Процентное содержание зерен с разным количеством пор у каждого вида считали по оптическим препаратам, наблюдая не менее 50 пыльцевых зерен на образец.

Фертильность пыльцевых зерен изучали с помощью традиционного ацетокарминового метода. Для определения процента фертильных и стерильных пыльцевых зерен проводили подсчет числа зерен не менее чем в 10 полях зрения (Pausheva, 1988).

Для оценки интродукционного потенциала оценивали всхожесть семян (%) и размеры сеянцев первого года жизни.

Исследования качества и морфологии зерен проводили на шести экземплярах из коллекции нативного материала представителей рода, произрастающих на территории Ботанического сада БИН РАН. Сбор пыльцевого материала производили в период активной фазы цветения во второй половине мая – начале июня. Качество пыльцы на *P. rhoifolia* (участок 82, питомник) и *P. fraxinifolia* (участок 52) исследовалось в течение трех лет, с 2018

по 2020 г. Фертильность других образцов определяли в 2019 г.

Для сравнения морфологических параметров зерен были изучены еще шесть образцов: три образца из гербария БИН РАН (LE) и три образца из гербария Университета г. Киото (Япония) (KYO). Итого для исследования были использованы следующие 12 образцов: Секция *Pterocarya*: *P. fraxinifolia* (syn. *P. caucasica* C.A. Mey, *P. pterocarpa* Kunth ex I. Iljinsk.): 1) *P. fraxinifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 52); 2) *P. caucasica* Herb Fisher, 1948, det. I. Iljinskaya (LE); 3) *P. caucasica* (*P. pterocarpa*) Persia, Herb Fisher, 1918 (LE); *P. stenoptera*: 4) *P. stenoptera* (Ботанический сад БИН РАН, участок 9); 5) *P. stenoptera*: Japan, Loc. Honshu, Pref. Hyogo: Tsurukabuto, Nada-ku, Kobe City, N. Fukuoka, 18.04.1978, N 9531 (KYO); *P. × rehderiana*: 6) *P. × rehderiana* Абхазская АССР, Сухумский бот. сад, И. А. Ильинская, 07.04.1947 (LE); Секция *Platytera*: *P. rhoifolia*: 7) *P. rhoifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 82, питомник); 8) *P. rhoifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 85); 9) *P. rhoifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 145); 10) *P. rhoifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 94); 11) *P. rhoifolia*: Japan, Loc. Honshu, Pref. Kyoto: NW foot of the Mt. Tokin, Yukutani, Koyaoka-cho, Ayabe shi, S. Tsugaru & T. Takahashi, 17.05.1993, N 17820 (KYO); *P. macroptera*: 12) *P. macroptera*: Japan, N 4 (KYO).

Результаты

Фертильность пыльцевых зерен лапин, произрастающих в Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН, колеблется от низкой у *P. fraxinifolia* (рис 1, с, d) в отдельные годы до высокой у *P. rhoifolia* (рис. 1, а, b). Результаты исследования изученных экземпляров представлены в таблице 1.

Фертильными считаем окрашенные пыльцевые зерна (рис. 1, а–d), заполненные клеточным содержимым.

Из таблицы 1 следует, что у образцов обнаружен в основном очень высокий процент фертильных зерен (более 90%). Только у одного образца *P. rhoifolia* с участка 94 фертильность чуть ниже, почти 80%. Выделяется низкой фертильностью *P. fraxinifolia*, в 2018 и 2020 г. фертильность составила 28–30%, но в 2019 г. количественные показатели были средние – 73%. Зерна образца *P. fraxinifolia* также несколько отличаются по морфологическому строению и показывают наибольший разброс размеров пыльцы (рис. 1, g).

По образцам *P. rhoifolia* и *P. fraxinifolia* проведено сравнение фертильности пыльцы в верхней, средней и нижней третях соцветий во время активной фазы цветения. Исследование показало, что существенная разница в содержании фертильных зерен в разных частях соцветия (в верхней трети, в середине и в нижней трети) отсутствует, как и какие-либо особенности морфологического строения.

Общее описание пыльцевых зерен рода *Pterocarya* (рис. 1–3). Пыльцевые зерна представителей рода *Pterocarya* сплюснутые, поровые, число пор обычно 6 (рис. 2, b; рис. 3, а, j) или 7 (рис. 2, с; рис. 3, b–d, i), однако встречаются редко 4- (рис. 2, а), 5- (рис. 3, а, е) или 8-поровые зерна; в очертании с полюса 4-5-6-7-угольно-округлые, с куполовидными апертурами; с экватора широко-овальные; среднего размера, полярная ось варьирует от 21 до 34 мкм, экваториальный диаметр – 26–45 мкм. Поры расположены в основном на экваторе, иногда одна пара более или менее сдвинута в сторону полюса или

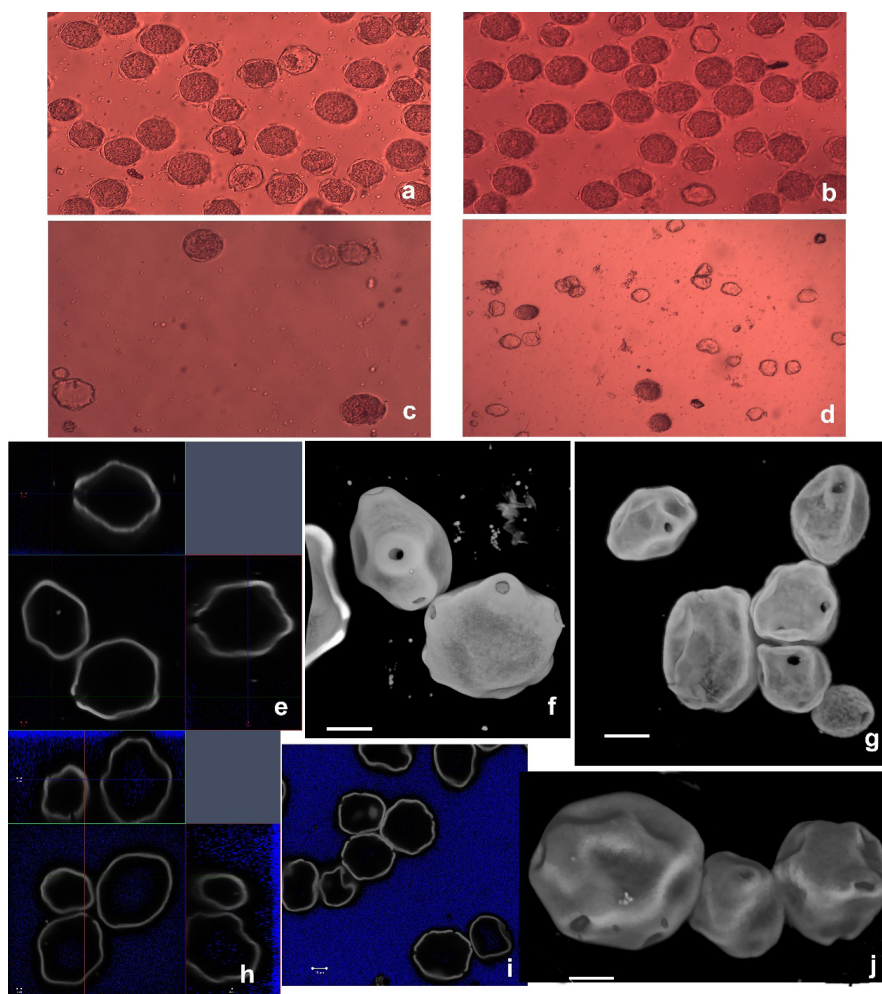


Рис. 1. Пыльцевые зерна видов рода *Pterocarya* Kunth из Ботанического сада БИН РАН:

a, b, e, f – *P. rhoifolia*; **c, d, g, h** – *P. fraxinifolia*; **i, j** – *P. stenoptera*; **a-d** – окрашенные ацетокармином фертильные и неокрашенные стерильные пыльцевые зерна в четырех полях зрения, СМ, 1-3 × 400, 4 × 200; КЛСМ: **f, g, j** – общий вид групп реконструированных пыльцевых зерен, **e, h** – “ortho”-режим (проекция трехмерных объектов на двумерную поверхность), показывающие оптический срез и две его проекции; **i** – оптический срез через оболочку пыльцевого зерна.
Масштабная линейка: **e, h** – 2 мкм; **f, g, i, j** – 10 мкм

Fig. 1. Pollen grains of *Pterocarya* Kunth species from the Botanical Garden of BIN RAN:

a, b, e, f – *P. rhoifolia*; **c, d, g, h** – *P. fraxinifolia*; **i, j** – *P. stenoptera*; **a-d** – acetocarmine-stained fertile and unstained sterile pollen grains in four fields of vision, LM, 1-3 × 400, 4 × 200; CLSM: **f, g, j** – general view of groups of reconstructed pollen grains, **e, h** – “ortho” mode (projection of three-dimensional objects onto a two-dimensional surface), showing an optical section and two projections; **i** – optical section of pollen grains.
Scale bar: **e, h** – 2 μm; **f, g, i, j** – 10 μm

Таблица 1. Фертильность пыльцевых зерен образцов рода лапина (*Pterocarya* Kunth) из Ботанического сада БИН РАН

Table 1. Pollen grain fertility of the *Pterocarya* Kunth specimens from the Botanical Garden of BIN RAS

Образец/год исследования / Specimen/year of study	Общее количество подсчитанных пыльцевых зерен, штук / Total number of counted pollen grains, pcs	Процент фертильных пыльцевых зерен, % / Percentage of fertile pollen grains, %
<i>P. rhoifolia</i> (участок 82, питомник)/2018	260	94.6
- “- /2019	260	92.3
- “- /2020	200	98.0
<i>P. rhoifolia</i> (участок 85)/2019	260	95.0
<i>P. rhoifolia</i> (участок 145)/2019	260	94.6

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Образец/год исследования / Specimen/year of study	Общее количество подсчитанных пыльцевых зерен, штук / Total number of counted pollen grains, pcs	Процент фертильных пыльцевых зерен, % / Percentage of fertile pollen grains, %
<i>P. rhoifolia</i> (участок 94)/2019	260	79.2
<i>P. fraxinifolia</i> (участок 52)/2018	260	30.3
- " - /2019	260	73.0
- " - /2020	210	28.2
<i>P. stenoptera</i> (участок 9)/2019	260	93.5

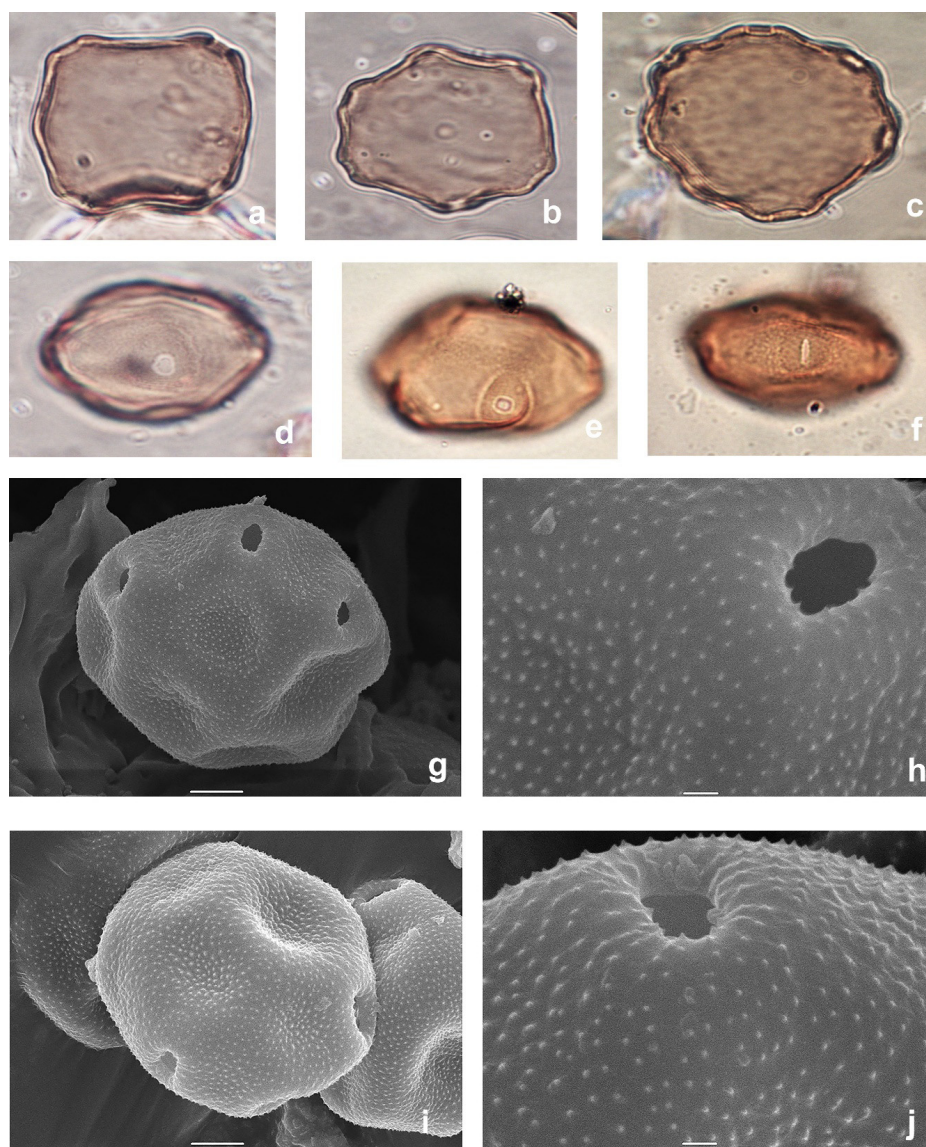


Рис. 2. Пыльцевые зерна видов рода *Pterocarya* Kunth из Ботанического сада БИН РАН:
a, b, d, i, g – *P. rhoifolia*; **c, e, g, h** – *P. fraxinifolia*; **f** – *P. stenoptera*; **a–c** – вид с полюса (СМ), **d–f** – вид с экватора (СМ),
g, i – общий вид, сканирующий электронный микроскоп (СЭМ), **h, j** – поверхность пыльцевого зерна с порой (СЭМ).
 Масштабная линейка: **a–d** – 10 мкм; **g, i** – 5 мкм, **h, j** – 1 мкм

Fig. 2. Pollen grains of *Pterocarya* Kunth species from the Botanical Garden of BIN RAN:
a, b, d, i, g – *P. rhoifolia*; **c, e, g, h** – *P. fraxinifolia*; **f** – *P. stenoptera*; **a–c** – polar view (LM), **d–f** – equatorial view (LM),
g, i – general view, scanning electron microscope (SEM), **h, j** – pollen ornamentation and pores (SEM).
 Scale bar: **a–d** – 10 μ m; **g, i** – 5 μ m; **h, j** – 1 μ m

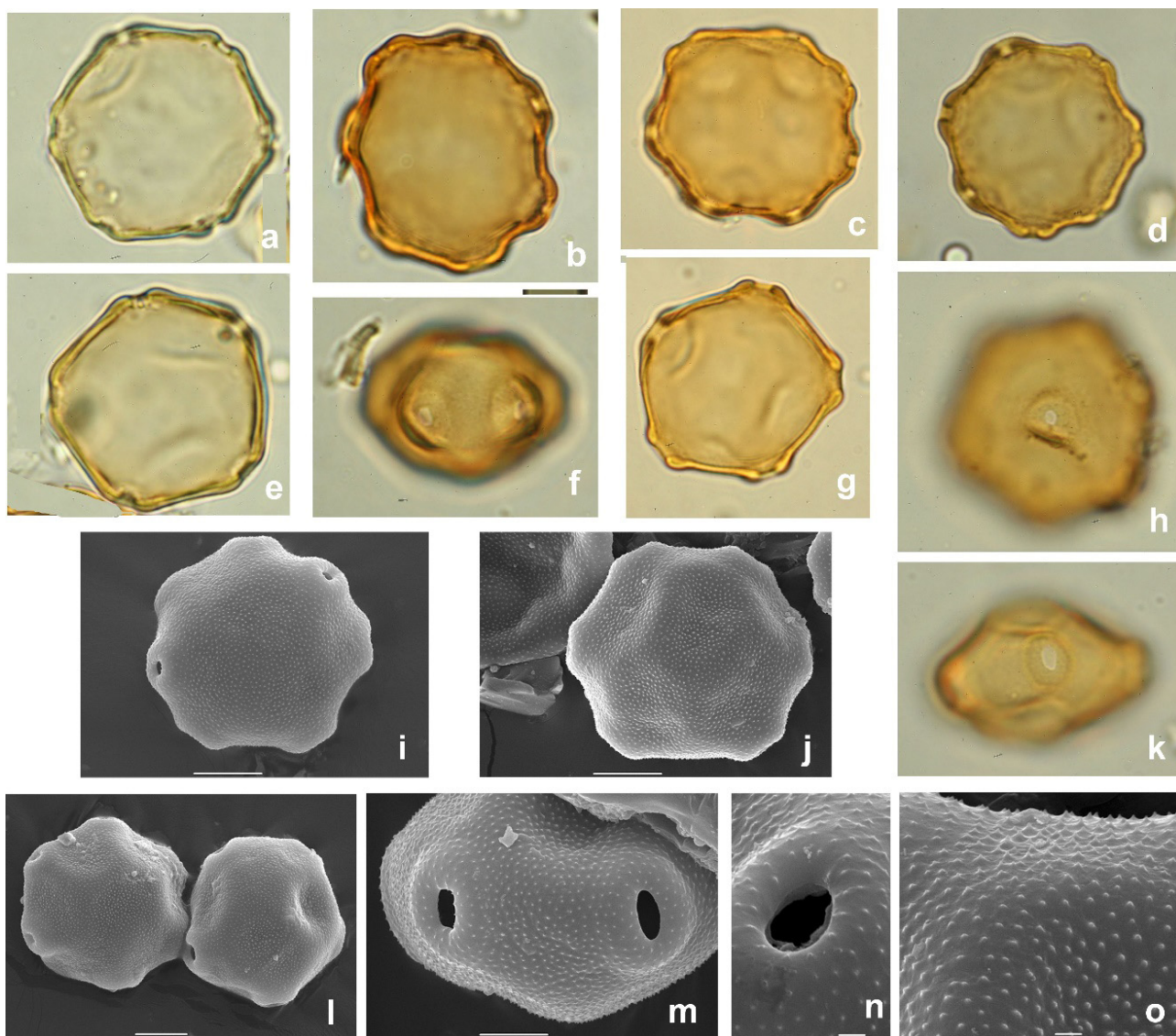


Рис. 3. Пыльцевые зерна видов рода *Pterocarya* Kunth:

a, e, m – *P. stenoptera*; **b, f, i** – *P. rehderiana*; **c, g, l, n** – *P. fraxinifolia*; **d, h, j, k, o** – *P. macroptera*;
a-e, g-h – вид с полюса (СМ); **f, k** – вид с экватора (СМ); **i, j, l** – вид с полюса (СЭМ); **m** – вид с экватора (СЭМ);
n, o – поверхность пыльцевого зерна с порой (СЭМ).
 Масштабная линейка: **a-l** – 10 мкм; **m** – 5 мкм, **n, o** – 1 мкм

Fig. 3. Pollen grains of *Pterocarya* Kunth species:

a, e, m – *P. stenoptera*; **b, f, i** – *P. rehderiana*; **c, g, l, n** – *P. fraxinifolia*; **d, h, j, k, o** – *P. macroptera*; **a-e, g-h** – polar view (LM);
f, k – equatorial view (LM); **i, j, l** – polar view (SEM); **m** – equatorial view (SEM);
n, o – pollen ornamentation and pores (SEM).
 Scale bar: **a-l** – 10 μm; **m** – 5 μm; **n, o** – 1 μm

даже занимает полярное положение (см. рис. 3, h). Поры с ободком, округлые (см. рис. 1, f; рис. 2, d, e; рис. 3, h), или овальные, чуть удлиненные по полярной оси (см. рис. 2, f; рис. 3, k, m). Диаметр отверстия пор варьирует от 1,3 до 3,0, редко до 5,0 мкм. Экзина трехслойная, 0,9–2,0 мкм толщиной, на мезопориумах, у поры несколько утолщается, может достигать до 2,7 мкм толщиной (см. рис. 1, e, h, i). Скульптура неясная или мелкогранулярная.

При исследовании в СЭМ выявляется микрошиповатая поверхность экзины (см. рис. 2, h, i; рис. 3, i–j, m–o). Заостренные микрошипики, высотой и в основании около 0,2 мкм, регулярно расположены на всей поверхности на расстоянии 0,3–0,8 мкм друг от друга. Плотность шипиков – 4–6 на 1 мкм². Морфологические особенности исследованных видов и образцов пыльцевых зерен представлены в таблице 2.

Таблица 2. Морфологические особенности пыльцевых зерен видов рода *Pterocarya*
Table 2. Morphological features of *Pterocarya* spp. pollen grains

Вид / Species	Полярная ось, мкм / Polar axis, μm min-max	Экваториальный диаметр, мкм / Equatorial diameter, μm min-max	Количество пор / Number of pores	Форма пор / Pore outline	Иные особенности / Other features
<i>P. fraxinifolia</i> (рис. 1, c, d, g, h; рис. 2, c, e, g, h; рис. 3, c, g, l, n)	23,2–32,1 ± 3,9	29,2–42,8 ± 3,6	6 (47%), 5 (31%), 7 (15%), 4 (5%), 8 (2%)	округлые, реже овальные.	В образце из Бот. сада наблюдаются отдельные мелкие зерна, тетрады, диады, очень редко зерна со слабо бугорчатой поверхностью
<i>P. stenoptera</i> (рис. 1, i, j; рис. 2, f; рис. 3, a, e, m)	21,4–30,0 ± 2,0	26,1–39,0 ± 3,4	6 (42%), 7 (29%), 5 (16%), 4 (5%), 8 (8%)	овальные, удлиненные по полярной оси	В образце из Бот. сада наблюдаются отдельные мелкие зерна 10–15 мкм в диаметре
<i>P. x rehderiana</i> (рис. 3, b, f, i)	27,1–32,9 ± 1,8	34,0–41,8 ± 2,8	6 (49%), 7 (51%)	овальные, удлиненные по полярной оси	–
<i>P. rhoifolia</i> (рис. 1, a, b, e, f; рис. 2, a, b, d, e, i, j)	23,5–34,0 ± 2,9	30,9–45,0 ± 3,8	6 (45–50%), 5 (28–38%), 7 (12–25%), 4 (4–8%), 8 (1–2%)	овальные, удлиненные по полярной оси	–
<i>P. macroptera</i> (рис. 3, j, o)	24,0 – 32,3 ± 2,1	34,0 – 42,8 ± 2,9	7 (76%), 6 (24%)	округлые или овальные	–

Обсуждение результатов

По нашим данным, все образцы пыльцы лапин очень похожи по своему морфологическому строению, определить конкретный вид по единичным пыльцевым зернам в спорово-пыльцевых спектрах практически не представляется возможным. В основном до 50% зерен оказываются 6-поровыми (только у *P. macroptera* обычно 7-поровыми), от 12 до 38% пыльцы представлено 5- или 7-поровыми зернами, 4- или 8-поровые зерна составляют не более 8%. По литературным данным, число пор у представителей *Pterocarya* варьирует шире, у отдельных видов обнаруживаются от трех до девяти пор, отмечены даже 10-поровые зерна (Stachurska, 1961; Whitehead, 1965; Moon et al., 2015), однако процентное соотношение зерен с разным количеством пор в этих работах не указано. Следует признать, что, возможно, число пор у лапин имеет еще больший разброс и могут обнаруживаться и 3-, и 9-10-поровые единичные зерна.

Размеры зерен в образцах перекрываются. Однако можно отметить, что у *P. stenoptera* пыльца в среднем чуть меньше, чем у других представителей. Что касается сравнения с литературными данными, то тут обнаруживается значительно больший разброс значений морфометрических параметров. Установленные J. F. Bos, W. Punt (1991) размеры зерен, заключенных в глицерин-желатиновую среду, соответствуют нашим, зерна в силиконовом масле меньше. По данным А. Stachurska (1961) и Нye-Kyoung Moon et al. (2015), экваториальный диаметр аце-

толизированных пыльцевых зерен птерокарий больше 30 мкм, а у И. А. Ильинской (1953) наибольший диаметр необработанной пыльцы не достигает или чуть превышает 30 мкм. Эта разница скорее связана с особенностями обработки и хранения: наши результаты измерений экваториального диаметра ацетоллизированных, заключенных в глицерин-желатиновую среду пыльцевых зерен больше соответствуют данным А. Stachurska (1961) и Нye-Kyoung Moon et al. (2015).

У *P. rhoifolia* пыльцевые зерна всех образцов морфологически хорошо выполненные, со сходными морфометрическими данными, в строении зерен нет различий между интродуцируемыми экземплярами и образцом из Японии. Пыльца *P. stenoptera* в среднем чуть меньше, чем у других представителей рода, образец из сада отличается большим разбросом размеров зерен, в поле зрения светового микроскопа наблюдаются отдельные мелкие зерна 10–15 мкм в диаметре. Также дополнительной характеристикой пыльцы *P. stenoptera* является форма пор – поры удлиненные. Интродуцированный экземпляр *P. fraxinifolia* отличается наибольшим разбросом размеров зерен, в поле зрения светового микроскопа наблюдаются отдельные мелкие зерна 10–15 мкм в диаметре, тетрады, диады, очень редко зерна со слабо бугорчатой поверхностью (см. рис. 1, g). Разноразмерные зерна, а также зерна в диадах, тетрадах и с измененной структурой экзины ранее были выявлены авторами у некоторых гибридных таксонов из других семейств покрытосеменных (Gavrilova, Tikhonova, 2017; Shishova et al., 2019; Ti-

khonova et al., 2020). Возможно, следует более подробно молекулярно-генетическими методами изучить интродуцируемый экземпляр *P. fraxinifolia*. Однако известно, что очень малое число гибридов имеют отклоняющиеся от образующих таксонов пыльцевые зерна. Так, в случае с лапинами, у гибридного таксона *P. × rehderiana* пыльца характерна для всего рода.

Две секции рода отличаются по времени заложения тычиночных цветков (Iljinskaia, 1953). У представителей первой секции, включающей *P. fraxinifolia*, *P. stenoptera* и их гибрид *P. × rehderiana*, закладка происходит осенью года, предшествующего цветению, и почки не имеют почечных чешуй. У изученных интродуцентов этой секции фертильность пыльцы в основном ниже, составляет 28,2–93,5%. У представителей второй секции «...тычиночные цветки закладываются весной непосредственно перед цветением, почки снабжены крупными почечными чешуями...» (Iljinskaia, 1953, p. 12). Изученные интродуценты *P. rhoifolia* из последней секции имеют в основном более 92% фертильной пыльцы, только у одного экземпляра обнаружено 79% фертильных зерен, что тоже является высоким показателем. По нашим данным, представители второй секции имеют лучшее качество пыльцы и потенциал интродукции. Однако в целом секции по морфологии пыльцы не различаются.

Пыльца лапин отличается от пыльцы видов рода *Juglans* размерами (у лапин крупнее), количеством пор и изополярностью (поры находятся в экваториальной области). У птерокарий нами выявлено не более 9% пыльцевых зерен с порой на полюсе, тогда как у видов рода *Juglans* поры расположены по всей поверхности. Одинаковыми с видами *Juglans* особенностями пыльцы являются элементы строения пор, а именно: наличие ободка вокруг пор и утолщения экзины в приапертурной области.

Род лапина в Санкт-Петербурге. *Pterocarya fraxinifolia* в Ботаническом саду Петра Великого известна с 1870 г. (Firsov et al., 2015), раньше всех других видов этого рода. В современной коллекции – с 1947 г. (Svyazeva, 2005). С первого десятилетия XXI в. лапина этого вида стала регулярно плодоносить. На питомнике БИН РАН выращиваются растения ее семенного потомства второго поколения. Из местных семян урожая 2008 г., собранных на участке 133, всходы получены в 2009 г. Очевидно, это тот год, когда впервые было получено семенное потомство этого вида в условиях Санкт-Петербурга. При посеве семян на участке 133, собранных 21.10.2014 с того же дерева, и посеве на гряде питомника, грунтовая всхожесть составила 6%. В парке БИН РАН в настоящее время произрастает шесть экземпляров на участках 18, 52, 133. Нами изучена пыльца самого крупного экземпляра (участок 52): 18 м высотой и диаметром ствола 29 см. Растение обмерзает в суровые зимы. Деревья образуют отпрыски, что позволяет размножать этот вид вегетативным способом, но является недостатком для озеленения. Ранее, в середине XX в., в Санкт-Петербурге в условиях более холодного климата отмечалась слабая зимостойкость *P. fraxinifolia* (Iljinskaia, 1953). Впервые наличие плодоношения этого вида в Санкт-Петербурге отметили Н. Е. Булыгин и Г. А. Фирсов (Bulygin, Firsov, 1990) по наблюдениям в коллекции Лесотехнической академии. В условиях потепления климата (Firsov, 2014) уровень адаптации *P. fraxinifolia* заметно повысился. Однако качество семян и пыльцы до последнего времени оставалось неизвестным. Целесообразен отбор экземпляров на зи-

мостойкость в семенных поколениях, на что обращал внимание также А. Т. Федорук (Fedoruk, 1985) в условиях Белоруссии. Дерево считается быстрорастущим. Вид имеет научное значение как реликт тургайской флоры (Fedoruk, 1985). Более широкое введение в культуру лапины ясенелистной как охраняемого вида Красной книги Российской Федерации будет способствовать сохранению биоразнообразия *ex situ*. Для этого вида важно его непрерывное сохранение в коллекции сада и получение семенного потомства следующих поколений. Необходимы дальнейшие исследования его генеративной сферы для массового размножения семенами местной репродукции.

Pterocarya rhoifolia в саду БИН РАН появилась до 1935 г. на питомнике (участок 82), в 1938 г. росла в парке на участке 85 и достигала 2 м высотой; этот экземпляр произрастает до настоящего времени (Svyazeva, 2005). На участке 145 самосев с питомника БИН РАН посажен в сентябре 1986 г. Деревья плодоносят регулярно и ежегодно, образуют обильный самосев. Самый крупный экземпляр: 24,0 м высотой, 75 см в диаметре (участок 82). Зимостойкий вид. Сейчас самым старым деревьям приблизительно 90 лет – это самые долгоживущие представители этого рода в коллекции. Лапина сумахолистная в Санкт-Петербурге образует самые долговечные и зимостойкие деревья самых крупных размеров из испытанных видов лапин. При определенных условиях этот вид может стать инвазионным, за ним необходимо наблюдать, особенно при выращивании в неконтролируемых условиях, например в загородной среде и в лесных культурах. Как в европейских садах и парках, так и в России *P. rhoifolia* гораздо реже встречается в культуре, чем предыдущий вид, несмотря на высокие адаптационные возможности, быстрый рост и декоративность.

Pterocarya stenoptera в саду БИН РАН известна с 1881 г., но в те времена быстро вымерзла (Svyazeva, 2005). В парке произрастают два экземпляра – 1) на участке 9: семена из Северной Кореи, ботанический сад Пхеньян, всх. 1988 г., пос. 29.04.1996, и 2) на участке 85: растение из оранжереи № 6 БИН (семена из Германии, ботанический сад г. Франкфурт-на-Майне), посадка 2006 г. Лучший экземпляр произрастает на участке 9, его высота 8,0 м, а диаметр ствола 14 см; пыльца этого экземпляра и была изучена. Второй экземпляр на участке 85 в условиях последних теплых зим (с 2013 г.) из кустовидной формы роста превратился в трехствольное дерево. В мягкие зимы обмерзание отсутствует, но в целом этот вид менее зимостоек по сравнению с *P. rhoifolia*, подвержен морозобойным трещинам. Первое плодоношение на участке 9 отмечено в 2011 г. Из урожая плодов сбора 05.10.2014 и посева 21.10.2014 весной 2015 г. получено первое семенное потомство. Всходы появились в конце мая 2015 г., грунтовая всхожесть 14%, к осени лучшие сеянцы достигли 12–15 см высоты. Саженцы в возрасте четырех лет представляют собой двуствольное деревце 95 см высотой с широкой кроной 0,8 × 1,0 м. Лапина узкокрылая – очень декоративный вид, но практически неизвестный в культуре на северо-западе России. Вид становится более перспективным на фоне потепления климата, с 2015 г. производит семенное потомство. В Санкт-Петербурге достигает меньших размеров по сравнению с двумя предыдущими видами. С началом вступления экземпляра Лапины узкокрылой в репродуктивное состояние появилась возможность размножения и получения устойчивого потомства.

Заключение

Пыльцевые зерна всех изученных представителей таксонов из рода *Pterocarya* сплюснутые, среднего размера, от 21 до 45 мкм в диаметре, обычно 6-7-поровые, редко обнаруживаются 4-5- или 8-поровые зерна. По числу апертур (пор) все представители рода полиморфны. Округлые или овальные поры расположены в основном на экваторе. Экзина трехслойная, от 0,9 до 2,7 мкм толщиной. Поверхность микрошиповатая. Виды лапин по пыльце для целей споро-пыльцевого анализа достоверно не различимы, однако хорошо отличаются от родственных родов, в том числе орехов. Систематическое значение морфологических признаков пыльцы выявлено на уровне рода.

Пыльца всех трех изученных культивируемых экземпляров лапины фертильна и жизнеспособна. У *P. rhoifolia* и *P. stenoptera* выявлена фертильность пыльцы выше 90% – это очень высокий показатель состояния мужской генеративной сферы для интродуцируемых таксонов. У *P. fraxinifolia* в 2018 и 2020 г. отмечена низкая фертильность пыльцевых зерен (28,0–30,3%). Обнаружено много мелких пыльцевых зерен, а также зерен с бугорчатой поверхностью в нераспавшихся тетрадах и диадах. Морфологические параметры пыльцевых зерен культивируемых и произрастающих в естественных условиях растений единообразны. Наиболее разнообразны по размерам зерна низкофертильного образца *P. fraxinifolia*. Вполне вероятно, что ограниченная возможность семенного размножения *P. fraxinifolia* связана в том числе с довольно низкой фертильностью пыльцы у интродуцируемого экземпляра в БИН РАН.

Pterocarya rhoifolia имеет отличные возможности культивирования в Санкт-Петербурге, у *P. stenoptera* и *P. fraxinifolia* интродуционный потенциал ниже.

References / Литература

- Bean W.J. Trees and shrubs hardy in the British Isles. G. Taylor, D.L. Clarke (eds). London: John Murray; 1976.
- Bos J.A.A., Punt W. The Northwest European pollen flora. 47. Juglandaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 1991;69:79-95.
- Bulygin N.E., Firsov G.A. Woody plants from the Red Book of the USSR in Leningrad (Drevesnye rasteniya "Krasnoi Knigi SSSR"). *Bulletin Main Botanical Garden*. 1990;(157):9-15. [in Russian] (Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А. Древесные растения «Красной книги СССР» в Ленинграде. *Бюллетень Главного ботанического сада*. 1990;(157):9-15).
- Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy – Angiosperms. Stockholm: Almqvist & Wiksell; 1952.
- Fedoruk A.T. Experiment on introduction of arboreal deciduous plants in Byelorussia (Opyt introduksii drevesnykh listvennykh rasteniy v Belorussii). Minsk: Universitetskoye; 1985. [in Russian] (Федорук А.Т. Опыт интродукции древесных лиственных растений в Белоруссии. Минск: Университетское; 1985).
- Firsov G.A. Woody plants of Peter the Great Botanic Garden (18th–21st centuries) and the climate of Saint-Petersburg. In: D.V. Geltman (ed.). *Botany: history, theory, and practice (to the 300th anniversary of the founding of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences): Proceedings of the International Scientific Conference (Botanika: istoriya, teoriya, praktika (k 300-letiyu osnovaniya Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Rossiyskoy akademii nauk): Trudy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii)*. St. Petersburg: LETI. 2014. p.208-215. [in Russian] (Фирсов Г.А. Древесные растения ботанического сада Петра Великого (XVIII-XXI вв.) и климат Санкт-Петербурга. В сб.: *Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук): Труды международной научной конференции / под ред. Д.В. Гельтмана*. Санкт-Петербург: ЛЭТИ; 2014. С.208-215).
- Firsov G.A., Vasiljev N.P., Fedorova N.E. Species of Juglandaceae at Peter the Great Botanic Garden at Apothecaries Island. *Hortus botanicus*. 2015;10:175-188. [in Russian] (Фирсов Г.А., Васильев Н.П., Фёдорова Н.Э. Семейство Juglandaceae в коллекции Ботанического сада Петра Великого на Аптекарском острове. *Hortus botanicus*. 2015;10:175-188). DOI: 10.15393/j4.art.2015.2681
- Gavrilova O., Zavialova N., Tekleva M., Karasev E. Potential of CLSM in studying some modern and fossil palynological objects. *Journal of Microscopy*. 2018;269(3):291-309. DOI: 10.1111/jmi.12639
- Gavrilova O.A., Tikhonova O.A. On reproductive biology of distant hybrids in the Grossulariaceae family. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(4):106-123. [in Russian] (Гаврилова О.А., Тихонова О.А. К репродуктивной биологии отдаленных гибридов в семействе Grossulariaceae. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(4):106-123). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-100-118
- Grimshaw J., Bayton R. New trees: Recent introductions to cultivation. Kew: Royal Botanic Gardens; 2009.
- Ijinskaya I.A. Monograph of the genus *Pterocarya* Kunth. (Monografiya roda *Pterocarya* Kunth.) *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova AN SSSR = Proceedings of the V.L. Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences*. 1953;1(10):7-123. [in Russian] (Ильинская И.А. Монография рода *Pterocarya* Kunth. *Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР*. 1953;1(10):7-123).
- Kozłowski G., Bétrisey S., Song Y. Wingnuts (*Pterocarya*) and walnut family. Relict trees: linking the past, present and future. Fribourg: Natural History Museum; 2018.
- Krussmann G. Manual of cultivated broad-leaved trees and shrubs. Vol. III, PRU-Z. Portland: Timber Press; 1986.
- Kudryashova G.I., Tatanov I.V. (eds). Caucasian flora conspectus: in 3 volumes. Vol. 3(2). St. Petersburg; Moscow: КМК; 2012. [in Russian] (Конспект флоры Кавказа: В 3 томах. Т. 3, ч. 2 / под ред. Г.Л. Кудряшовой, И.В. Татанова. Санкт-Петербург; Москва: КМК; 2012).
- Kupriyanova L.A. Palynology of catkins (Amentiferae) (Palynologiya serezhkocvetnykh [Amentiferae]). Moscow; Leningrad; 1965. [in Russian] (Куприянова Л.А. Палинология сережкоцветных (Amentiferae). Москва; Ленинград; 1965).
- Manning W.E. The Classification within the Juglandaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1978;65(4):1058-1087. DOI: 10.2307/2398782
- Manos P.S., Soltis P.S., Soltis D.E., Manchester S.R., Oh S.H., Bell C.D. et al. Phylogeny of extant and fossil Juglandaceae inferred from the integration of molecular and morphological data sets. *Systematic Biology*. 2007;56(3):412-430. DOI: 10.1080/10635150701408523
- Moon H.K., Kong M.J., Song J.H., Kim S.Y., Kim J.S., Jung E.H. et al. Morphological characteristics of major airborne pollen in Korea peninsula. *Journal of Species Research*. 2015;4(2):159-168. DOI: 10.12651/JSR.2015.4.2.159

- Nakano Y., Sakio H. *Pterocarya rhoifolia*. In: Sakio H. (ed.) *Long-Term Ecosystem Changes in Riparian Forests. Ecological Research Monographs*. Singapore: Springer; 2020. DOI: 10.1007/978-981-15-3009-8_3
- Pausheva Z.P. Workshop on plant cytology (Praktikum po tsitologii rasteniy). Moscow: Agropromizdat. 1988. [in Russian] (Паушева З.А. Практикум по цитологии растений. Москва: Агропромиздат; 1988).
- Rix M. *Pterocarya macroptera* var. *insignis*, Juglandaceae. *Curtis's Botanical Magazine*. 2007;24(3):180-185.
- Shishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov Sh., Demchenko K., Yemelyanov V. et al. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile. *Metabolites*. 2019; 9(2):24. DOI: 10.3390/metabo9020024
- Song YG., Walas Ł., Pietras M., Sâm H.V., Yousefzadeh H., Ok T. et al. Past, present and future suitable areas for the relict tree *Pterocarya fraxinifolia* (Juglandaceae): Integrating fossil records, niche modeling, and phylogeography for conservation. *European Journal of Forest Research*. 2021;140(6):1323-1339. DOI: 10.1007/s10342-021-01397-6
- Stachurska A. Morphology of pollen grains of the Juglandaceae. *Monographiae Botanicae*. 1961;12:121-143. DOI: 10.5586/mb.1961.005
- Svyazeva O.A. Trees, shrubs and vines of the park of the Botanical Garden at the Komarov Botanical Institute (to the history of introduction into cultivation) (Derevyia, kustarniki i liany parka Botanicheskogo sada Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova [k istorii vvedeniya v kulturu]). St. Petersburg: Rostok; 2011. [in Russian] (Связева О.А. Деревья, кустарники и лианы парка Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова (к истории введения в культуру). Санкт-Петербург: Росток; 2011).
- Tikhonova O.A., Gavrilova O.A., Radchenko E.A., Verzhuk V.G., Pavlov A.V. Viability of black currant pollen before and after cryopreservation in liquid nitrogen, and its morphological features. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(3):110-119. [in Russian] (Тихонова О.А., Гаврилова О.А., Радченко Е.А., Вержук В.Г., Павлов А.В. Жизнеспособность пыльцы черной смородины до и после криоконсервирования в жидком азоте и особенности ее морфологии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(3):110-119). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-110-119
- Whitehead D.R. Pollen morphology in the Juglandaceae, II: Survey of the family. *Journal of the Arnold Arboretum*. 1965;46(4):369-410.

Информация об авторах

Ольга Анатольевна Гаврилова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, gavrilo@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2640-9659>

Геннадий Афанасьевич Фирсов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, gennady_firsov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6611-5199>

Даниил Андреевич Горнов, аспирант, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, gornovdaniil@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2573-6500>

Андрей Николаевич Семенов, соискатель, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, undreu@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5763-5523>

Александра Владимировна Волчанская, агроном, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, sandalet@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6611-5199>

Information about the authors,

Olga A. Gavrilova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, , gavrilo@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2640-9659>

Gennady A. Firsov, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, gennady_firsov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6611-5199>

Daniil A. Gornov, postgraduate student, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, gornovdaniil@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2573-6500>

Andrey N. Semenov, postgraduate applicant, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, undreu@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5763-5523>

Alexandra V. Volchanskaya, agronomist, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, sandalet@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6611-5199>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 28.08.2021; одобрена после рецензирования 14.02.2022; принята к публикации 28.02.2022.

The article was submitted on 28.08.2021; approved after reviewing on 14.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.