

УДК 635.9

4.1.2 Селекция, семеноводство и биотехнология растений (биологические науки)

**ОЦЕНКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ: МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР И СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПЕРСПЕКТИВЫ**

Цаценко Людмила Владимировна  
д-р. биол. наук, профессор, кафедра генетики, селекции и семеноводства  
e-mail: lvt-lemna@yandex.ru

SPIN-код: 2120-6510, AuthorID: 94468  
<https://orcid.org/0000-0003-1022-1942>

Димитренко Олег Владимирович  
Студент-магистрант  
РИНЦ SPIN-код: 1915-1940  
e-mail: oleg.dimitriyenko@mail.ru  
*Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина, Россия, Краснодар 350044, Калинина 13*

Пыльцевые зерна занимают ключевое положение в процессе полового размножения высших растений, причем такие параметры, как их жизнеспособность, устойчивость и условия хранения представляют собой значимые аспекты физиологии растений, экологии, растениеводства и индустрии производства растительного сырья. Целью данной работы является обобщение современного состояния знаний относительно оценки жизнеспособности и долговечности пыльцы, включая последние достижения в изучении влияния экзогенных и эндогенных факторов на функциональную активность пыльцевых зерен, выражающуюся в способности сохранять свою всхожесть, обеспечивать образование трубчатых структур и последующий процесс оплодотворения завязи. Под жизнеспособностью пыльцы понимается совокупность свойств пыльцевого зерна, обеспечивающих сохранение активного метаболического статуса в условиях внешней среды, позволяющего инициировать ростовые процессы после контакта с рецептивными структурами пестика (стигмой). Важнейшими характеристиками пыльцы выступают показатели ее устойчивости к воздействию неблагоприятных условий, сроков сохранности и эффективности функционирования сформированных пыльцевых трубок. Эти свойства имеют решающее значение как для естественного распространения растительных таксонов в экосистемах, так и для агрономической деятельности человека, поскольку позволяют проводить целенаправленный сбор, долговременное хранение и международную перевозку пыльцы с целью последующего использования в программах гибридизации и получения новых сортов культурных растений. Проведенный нами аналитический обзор по-

UDC 635.9

4.1.2 Plant breeding, seed production and biotechnology (biological sciences)

**ASSESSMENT OF POLLEN VIABILITY: METHODOLOGICAL REVIEW AND BREEDING PROSPECTS**

Tsatsenko Luidmila Vladimirovna  
Dr.Sci.Biol., professor,  
Department of genetics, plant breeding and seed production  
e-mail: lvt-lemna@yandex.ru

RSCI SPIN-code: 2120-6510, AuthorID: 94468  
<https://orcid.org/0000-0003-1022-1942>

Dimitrienko Oleg Vladimirovich  
Master's student  
RSCI SPIN-code: 1915-1940  
e-mail: oleg.dimitriyenko@mail.ru  
*"Kuban State Agrarian University named after I.T. Trubilin", Krasnodar 350044, Kalinina 13, Russia*

Pollen grains occupy a key position in the process of sexual reproduction of higher plants, and such parameters as their viability, resistance, and storage conditions are significant aspects of plant physiology, ecology, agriculture, and industry for producing plant raw materials. The aim of this work is to summarize the current state of knowledge regarding the assessment of pollen viability and longevity, including recent advances in studying the influence of exogenous and endogenous factors on the functional activity of pollen grains expressed by their ability to maintain germination capacity, form tubular structures, and ensure subsequent fertilization of the ovary. Pollen viability is understood as the set of properties of a pollen grain that ensure maintenance of an active metabolic status under environmental conditions allowing for initiation of growth processes after contact with receptive structures of the pistil (stigma). The most important characteristics of pollen include its resistance to adverse effects, storage duration and efficiency of functioning formed pollen tubes. These properties are crucial both for natural dissemination of plant taxa in ecosystems and for human agricultural activities since they allow targeted collection, long-term storage and international transportation of pollen intended for subsequent use in hybridization programs and development of new varieties of crop plants. Our analytical review has shown that pollen viability and retention periods of activity are strictly controlled by numerous ecological variables determining complex interactions between maternal plant tissue, male gametophytic structure and intracellular regulatory mechanisms governing function of male reproductive cells. Given the importance of these characteristics for ensuring global food security and adaptability of agriculture to climate change, we

казал, что жизнеспособность и сроки удержания активности пыльцы находятся под строгим контролем многочисленных экологических переменных, обуславливающих комплексные взаимодействия между материнской тканью растения, мужской гаметофитной структурой и внутриклеточными регуляторными механизмами, определяющими функционирование мужских репродуктивных клеток. Учитывая важность указанных характеристик для обеспечения глобальной продовольственной безопасности и адаптивности сельского хозяйства к климатическим изменениям, считаем необходимым дальнейшее развитие научных исследований, направленных на детальное раскрытие тонких молекулярно-биологических процессов, контролирующих жизнеспособность пыльцы, а также разработку инновационных подходов к поддержанию или улучшению её функциональных качеств и временных рамок эффективного хранения

Ключевые слова: ПЫЛЬЦА, ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ, ТЕМПЕРАТУРНЫЙ СТРЕСС, ОПЛОДОТВОРЯЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ, АНОМАЛИИ ПЫЛЬЦЫ

consider it necessary to further develop scientific research aimed at detailed elucidation of subtle molecular-biological processes controlling pollen viability as well as creation of innovative approaches to maintaining or improving its functional qualities and time frames of effective storage

Keywords: POLLEN, VIABILITY, TEMPERATURE STRESS, POLLEN FERTILIZATION ABILITY, POLLEN ANOMALIES

<http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-216-036>

## Введение

Пыльцевые зерна занимают ключевое положение в репродуктивном цикле высших растений, обеспечивая передачу мужской гаметы – спермия – от микроспорангия к архегониям женского гаметофита, инициируя процесс оплодотворения, формирования плода и семян, являющихся основой пищевого рациона человека. В связи с половым процессом пыльца должна обладать высокой степенью устойчивости к воздействию внешних факторов среды, обеспечивающей ее сохранность и жизнеспособность в течение временного интервала, варьирующего в зависимости от вида растения: краткосрочного (несколько минут–дней), среднего (1–3 месяца) либо длительного (более полугода).

Жизнеспособность пыльцы обусловлена ее способностью к сохранению функций вне организма материнского растения, включая возможность успешного образования и роста пыльцевой трубки после попадания на воспринимающую поверхность пестика, согласно общепринятому опреде-

<http://ej.kubagro.ru/2026/02/pdf/36.pdf>

лению Althiab-Almasaud R. и др. (2024). Образование функциональной пыльцевой трубки является необходимым условием доставки сперматозоидов к яйцеклетке, что обеспечивает дальнейшее формирование зародыша и созревание плодовых структур. Эффективное функционирование данного механизма играет важную роль в обеспечении естественного размножения растений и сохранении биоразнообразия природных экосистем, а также имеет значительное значение для селекционной работы по созданию новых сортов культурных растений посредством контролируемого обмена пыльцой между географически удаленными популяциями и сортами.

Согласно прогнозам Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК), подавляющее число агроклиматических зон столкнется с усилением экстремума экологической динамики, характеризующимся резкими колебаниями температурного режима, уровня атмосферных осадков, интенсивности и направленности воздушных потоков в течение ближайших десятилетий (МГЭИК, 2014). Подобные ускоренные изменения биотической и абиотической сред окажут значительное воздействие на ключевые показатели воспроизводства пыльцевых зерен, такие как продолжительность сохранения фертильности, продолжительность жизненного цикла и успешность переноса генетического материала среди энтомофильных и анемофильных растительных таксонов. В связи с этим представляется необходимым углубленное изучение влияния глобального климатического сдвига на хронологию, объем продуцирования пыльцы, а также параметры ее жизнеспособности, продолжительности существования и эффективности оплодотворительной функции (Е. Н. Киселева, М. А. Раченко, А. М. Раченко, 2025; Цаценко Л. В., Керимов Р. В., 2023; Dong B, et al, 2017). Следует отметить, что последняя исчерпывающая аналитическая сводка относительно факторов, обуславливающих пыльцевую активность растений, была выполнена около двух десятков лет назад, когда были детально рассмотрены методологические подходы к оценке данного па-

раметра и проанализированы эндогенные и экзогенные детерминанты, регулирующие важнейший аспект репродуктивной способности растений.

Настоящий обзор представляет собой сравнительный анализ современных и традиционных методик исследования фертильности пыльцевых зерен наряду с детальным изучением факторов, оказывающих влияние на их функциональную способность и эффективную реализацию. Дополнительно систематизированы имеющиеся данные о негативном воздействии температурных колебаний, дефицита влаги, минерального голодания и стрессовых условий освещения на длительность функционирования и жизненную устойчивость микроспор. В заключение приведены конкретные рекомендации по кратковременному и долговременному хранению пыльцевых частиц отдельных таксономически значимых групп растений, представляющих интерес для фундаментальной науки и селекционно-семеноводческих предприятий.

Целью настоящего исследования является представление прогресса в оценке витальности и долговечности пыльцы, а также последних достижений в области понимания экзогенных и эндогенных факторов, обуславливающих ее функциональную активность, включая способности зерен пыльцы к сохранению, прокрашиванию, формированию пыльцевой трубки и осуществлению процесса опыления. Рассматриваются актуальные методические подходы к измерению витальности пыльцы с целью продвижения теоретико-экспериментальных изысканий и биотехнологий.

### **Методы и подходы**

Был проведен комплексный систематический обзор специализированной научной литературы, направленный на изучение жизнеспособности пыльцевых зерен, механизмов влияния температурных режимов на их биологические функции, методов оценки качества пыльцы. Анализ проводился путем изучения актуальных публикаций, индексируемых междуна-

ными библиографическими базами (Scopus, Web of Science), электронными ресурсами (Google Scholar, e-library).

Приведенные аналитические подходы позволили детализировать современное состояние исследований относительно оценки длительности сохранения функциональной активности пыльцевых клеток у растений, выявить последние достижения науки в понимании природы экзогенных и эндогенных регуляторных процессов, обеспечивающих репродуктивную способность пыльцы, включающую такие ключевые аспекты, как устойчивость к стрессовым условиям среды, процессы формирования пыльцевой трубки и эффективность осуществления гаметофитного оплодотворения.

### **Результаты**

На современном этапе развития агробиотехнологий отсутствуют унифицированные подходы к объективному определению жизнеспособности пыльцевых зерен. Адекватное прогнозирование потенциала оплодотворяющей способности пыльцы представляет собой базовое условие повышения продуктивности сельскохозяйственных растений, включая плодовые культуры, овощеводство и производство зерновых. Несмотря на острую потребность оперативного мониторинга эффективности сбора и хранения генетического материала, стандартизированный протокол определения уровня функциональности половых продуктов растений пока не разработан. Известные методики тестирования подразделяются на два основных класса: исследование характеристик отдельных пыльцевых гранул (1) и изучение динамики прорастания пыльцевых трубок (2).

**Типы окрашивания.** Оптимальная стратегия должна обеспечивать точную экстраполяцию результатов тестов на процессы естественного опыления и позволять дальнейшее использование интактных пыльцевых частиц для искусственных процедур опыления. Наиболее распространенным подходом остается оценка показателей *in vitro*-прорастания, ввиду доступности данной процедуры и ее экономичности наряду с непосредствен-

ной характеристикой качества пыльцевых гаметофитов. Тем не менее, перспектива усовершенствования существующих подходов сохраняется благодаря разработке новейших экспресс-методов диагностики, совместимых с широким спектром видов растений и исключающих необходимость приобретения специализированного лабораторного оборудования.

Современная методология оценки функциональной активности пыльцевых зерен основывается главным образом на измерении уровня активности ферментов, таких как цитоплазматическая эстераза (метод FDA-теста), изучении динамики образования активных форм кислорода (ROS-методы), применении техники дифференциального окрашивания клеток нейтральным красным индикатором, а также проведении количественного анализа методами проточной цитометрии (таблица 1). Из перечисленных подходов исключительно проточная цитометрия соответствует критериям неразрушающих технологий («non-destructive techniques»), предоставляя возможность вторичного вовлечения исследуемых объектов пыльцы в последующие экспериментальные процедуры. Исследование механизмов развития и пролиферации пыльцевых трубок осуществляется путем наблюдения за динамикой их роста как в условиях *in vitro*, так и *in vivo*, включая применение метода окрашивания анилиновым синим и использование систем *semi-in-vivo systems*, предполагающих предварительную адгезию пыльцы к поверхности рыльца пестика и последующее проникновение пыльцевых трубок через ткани стилодия, стерильной части плодолистика.

Таблица 1 – Список подходов, используемых для оценки жизнеспособности пыльцы

Тип	Метод	Ссылка
Обнаружение активности ферментов или продукции активных форм кислорода (АФК)	ТТХ (2,3,5-трифенилтетразолий хлорид): дегидрогеназа	Lakon (1949)
	Бромид 3-(4,5-диметилтиазол-2-ил)-2,5-дифенилтетразолия (B5MTT или MTT):	Norton (1966); Khatun and Flowers

	оксидоредуктаза, зависящая от NAD(P)H	(1995)
	НБТ (нитросиний тетразолий, Тетразолий, бис (3,3'-диметокси-4,4'-бифенилен)[2-(4-нитрофенил)-5-фенил-2Н]-хлорид): продукция активных форм кислорода	Hauser and Morrison (1964)
	X-Гал: бета-галактозидаза	Singh et al. (1985); Trognitz (1991)
	Реагент Бейкера: алкогольдегидрогеназа	Dafni (1992)
	Бензидиновый тест: каталаза	King (1960)
	Сигма-индикатор пероксидазы	Rodriguez-Riano and Dafni (2000)
	ФДА (флуоресцеиндиацетат): эстераза	Heslop-Harrison and Heslop-Harrison (1970)
	Проточная цитометрия: H2-DCFDA (2',7'-дихлордигидрофлуоресцеин диацетат): эстеразная активность и продукция активных форм кислорода	Luria и др. (2019); Impe и др. (2019); Langedijk и др.
Целостность и качество пыльцы	Разнообразные «жизненные красители»: метиленовый синий, нейтральный красный, кармин пропионовокислый	Firmage and Dafni (2001)
	Тест с изоникотиновой кислотой (изатинновый тест): содержание пролина	Firmage and Dafni (2001)
	Содержание растворимых сахаров: глюкоза, фруктоза, сахароза, раффиноза и др., методом средней инфракрасной спектроскопии с полным внутренним отражением (MIR-ATR) либо ионнообменной хроматографией с пульсирующей амперометрической детекцией	Jiang et al. (2015); Impe et al. (2020)
	Метод окрашивания йодом по Люголю (I2-KI): крахмал	Melloni et al. (2013)
	Окраска Александра: протоплазма пыльцы и целлюлоза, содержащиеся в клеточной стенке	Alexander (1969)
	Микрофлюидные чипы и импедансная проточная цитометрия: размер клетки, количество клеток, емкость мембраны, проводимость цитоплазмы (Ampha Z32 производства компании Amphasis, Швейцария)	Heidmann et al. (2016)
Автоматический анализ изображения	Счетчик пыльцы с использованием окраски по методу Александра	Tello et al. (2018)
	профилировщик пыльцы, использующий комбинацию фидоновой кислоты (FDA) и йодид пропидия (или PI)	Ascari et al. (2020)
Способность к прорастанию	Прорастание пыльцы in vitro и длина пыльцевой трубки	Brewbaker and Kwak (1963); Boavida and McCormick (2007); Leroux et al.

		(2015); Tushabe and Rosbakh (2021)
	Прорастание пыльцы <i>in vivo</i> (анилиновый синий: каллоза), кальцефлуор белый: $\beta$ -глюканы; аурамин: кутин; реактив Шиффа после обработки периодной кислотой: нерастворимые углеводы; бензидиновый тест: каталаза, ацетокармин: ядро клетки)	Sanzol et al. (2003); Leroux et al. (2015); He et al. (2017); Impe et al. (2019)
Оплодотворяющая способность	Формирование плодов и семян/зерновок	Dafni and Firmage (2000)

Источник: Адаптировано по работе Althiab-Almasaud R. et al., 2024, p.275-276.)

Ссылки на литературу в таблице см. в источнике.

Йодид пропидия используется в качестве красителя для ДНК в точной цитометрии для оценки жизнеспособности клеток или содержания ДНК в анализе клеточного цикла, а также в микроскопии для визуализации ядра и других органелл, содержащих ДНК. Йодид пропидия не проникает через мембраны, поэтому его можно использовать для дифференциации некротических, апоптотических и здоровых клеток на основе целостности мембран. Йодид пропидия также связывается с РНК, поэтому для различения окрашивания РНК и ДНК требуется обработка нуклеазами. Йодид пропидия широко используется для флуоресцентного окрашивания и визуализации клеточной стенки растений.

Эти методы обеспечивают прямые измерения эффективности пыльцы, однако все они разрушительны, трудоемки и зависят от оптимизации условий культивирования для каждого вида. Взаимодействие пыльца-пестик и сигнализация имеют решающее значение для прорастания пыльцы, и факторы пестика могут потребоваться для преодоления неудачи *in vitro*-прорастания пыльцы у устойчивых видов.

Таким образом, предпочтительными могут оказаться натурные методы, хотя время от ручного опыления до созревания семян/плодов варьируется от недель (например, арабидопсис) до месяцев (например, томат) и даже лет (например, хвойные, Breugina et al. 2021), и может не являться

хорошим показателем качества популяции пыльцы у видов с одним или несколькими семязачатками на цветок, где успех определяется единственным пыльцевым трубкой. Более того, механизмы самонесовместимости, восприимчивость рыльца и зрелость семязачатков должны учитываться с особой тщательностью (Gao et al., 2010).

Полевые испытания жизнеспособности пыльцы были проведены Dafni и Firmage (2000) на 17 видах растений с применением четырех методов окрашивания (см. таблицу 1), которые сопоставлялись с результатами *in vitro*-прорастания пыльцы.

Полученные данные продемонстрировали, что не все методы пригодны для всех исследуемых видов, однако окрашивание на основе МТТ представлялось рациональным первичным подходом, поскольку наиболее точно отражало жизнеспособность пыльцы у десяти из 17 тестируемых видов и дало хорошие результаты еще у трех видов. Подобным образом, Pacini E. and Dolferus R. (2019) оценили несколько способов определения жизнеспособности пшеничной пыльцы (*Triticum aestivum*). Из протестированных методик (FDA, ацетокармин, краситель Александра, проточная цитометрия, способность к прорастанию *in vitro*, полунатуральное прорастание на пестике, анализ растворимых сахаров) наилучшие показатели обеспечил метод *in vitro*-проращивания пыльцы, широко применяемый в лабораторных условиях. Тем не менее эффективность данного метода проявляется лишь после оптимизации сред для прорастания каждой конкретной оцениваемой культуры — процедура требует значительных затрат ресурсов. Так, Pacini E and Dolferus R (2019) отметили, что питательная среда, подобранная для пшеницы, была неэффективна для прорастания пыльцы близкородственных растений порядка Poales, включая рожь (*Secale cereale L.*), ячмень (*Hordeum vulgare L.*) и кукурузу (*Zea mays L.*).

***Пыльцевые зерна у аномально развитых растений.*** Небезынтересным вопросом, затрагивающим как изучение репродуктивных процессов,

так и морфогенез растений, является: «Какие пыльцевые зерна будут образовываться у растений с аномалиями развития?». Морфометрические показатели пыльцевых зерен подсолнечника являются важным фактором в определении фертильности растений. Подсолнечник (*Helianthus annuus*) является подходящим объектом для изучения данной проблемы, поскольку тератные формы генеративных органов у этого растения распространены. Филлодии связаны с преобразованием язычковых цветков в листовидные структуры. В норме язычковые цветки располагаются в краевой части корзинки, выполняя функцию привлечения опылителей, однако их зачатки могут развиваться внутри самой корзинки вместо трубчатых цветков. Ключевым моментом понимания влияния филлодий на пыльцу является то, что мутация, вызвавшая данную аномалию – признак нарушения в программе развития всей корзинки, что сказывается на фертильности. Трубчатые цветки, образующие пыльцу и семена в такой корзинке, могут отсутствовать полностью или быть рудиментарными. И если тычинки развиты неправильно, то процесс микроспорогенеза либо не запустится, либо будет происходить с ошибками. Наиболее же вероятным вариантом образования пыльцы у растения с филлодиями – стерильность. Поскольку подобные аномальные корзинки представляют собой массу листовых частей, то трубчатые цветки развиваются в меньшей степени, следствием чего является отсутствие пыльцеобразования. Поскольку одной из причин появления филлодий является нарушение гормонального баланса, влияющего на дифференцировку пыльников и развитие микроспор, то именно поэтому те пыльцевые зерна, которые образуются, могут быть морфологически аномальными (неправильной формы, пустыми, сморщенными), физиологически неактивными и в результате иметь малую жизнеспособность (при окрашивании менее 10-30 %). Таким образом, пыльцевые зерна, которые образуются в корзинках подсолнечника с филлодиями – это маркер аномалий развития репродуктивной системы растения, что делает этот объект

ценным для изучения генетики, но не как источник генетического материала.

*Универсальный метод оценки жизнеспособности и функциональной активности пыльцы.* Актуальным является вопрос: «Какие существуют перспективы новых подходов к оценке фертильности пыльцы?» Создание универсального метода оценки жизнеспособности и функциональной активности пыльцы продолжает оставаться актуальной научной проблемой. Методы проточной цитометрии представляют значительный интерес благодаря своей минимально-инвазивной природе (Khan I, and et al., 2022; Mehmood, M., Tanveer, N.A., Joyia, F.A. et al., 2025). Тем не менее, существенным ограничением является необходимость дорогостоящего специализированного оборудования и индивидуальной калибровочной процедуры для каждого конкретного вида.

Методы на основе проточной цитометрии обеспечивают потенциал для автоматизации процессов мониторинга биологической активности пыльцы и пригодны для высокоэффективного анализа качества пыльцы, включая адаптацию методов скрининга с целью идентификации биоактивных веществ, обеспечивающих высокую продолжительность жизни и функциональность пыльцевых зерен в естественных условиях произрастания и при хранении (Pacini E., Franchi G. G. , 2020; Shamim, S., 2024; Ullah A. et al., 2022).

Следует отметить перспективность исследований, связанных с применением технологий машинного обучения и искусственного интеллекта для прогноза жизнеспособности и эффективности пыльцы на основании морфологических характеристик свежей популяции пыльцевых частиц. Подобные подходы успешно применяются сегодня для автоматической классификации пыльцы различных видов (Viertel & König, 2022; Olsson et al., 2021); однако использование данных методов для моделирования физиоло-

гического состояния и функциональных свойств пыльцы остается недостаточно изученным направлением.

Методология культивации пыльцы *in vitro* с последующим наблюдением процесса формирования и роста пыльцевых трубок позволяет детально оценивать такие важные параметры, как скорость прорастания, динамика удлинения трубок и степень структурной целостности самих пыльцевых клеток. Для эффективного внедрения данной технологии необходимы дальнейшие исследования по оптимизации условий питательной среды и развитию алгоритмов автоматического анализа динамических микрофотографий растущих пыльцевых трубок (Ponvert et al., 2019; Palanivelu & Preuss, 2006).

Степень дегидратации пыльцевых зерен и переход их в фазу дальнейшего роста демонстрируют значительную вариабельность между видами растений и определяются преимущественно уровнем доступности влаги в течение фазы формирования пыльцы. Так, виды, характеризующиеся значительной потерей жидкости в процессе созревания пыльцы внутри пыльника (влагосодержание менее 30%), обозначаются термином «ортодоксальная», или частично дегидратированная пыльца. Напротив, растения, пыльца которых сохраняет определенную степень гидратации после полного созревания (влагосодержание превышает 30%), классифицируются как представители «реликтового типа» (Pacini and Dolferus, 2019).

Ортодоксальные виды чаще всего представлены гетерогамическими растениями, обладающими разделенными мужскими и женскими органами размножения, а также использующими механизмы опыления посредством ветра или животных. Предполагается, что повышенная степень дегидратации является адаптационным механизмом, позволяющим поддерживать длительное сохранение репродуктивной функции пыльцы вне материнского организма вплоть до контакта с восприимчивым рецептором женского органа размножения (Bheemanahalli R. et al.2019). Некоторые ортодоксаль-

ные таксономические группы формируют специфический тип ортодоксальной пыльцы, прошедшей через этап физиологического покоя – особую форму биологической адаптации, выражающуюся в резком снижении уровня метаболизма и обеспечивающую поддержание высокой степени жизнеспособности при неблагоприятных внешних факторах вплоть до процесса восприятия зрелым стигматическим аппаратом.

Напротив, пыльца реликтового типа характеризуется низкой устойчивостью к потере влаги и повышенной чувствительности к неблагоприятному влиянию окружающих условий. Такие виды доминируют среди представителей гомогамных форм (с единым расположением андроцея и гинецея), где процесс переноса пыльцы на женский орган осуществляется исключительно в пределах самого цветка, исключая длительный контакт с внешней средой. Установлено, что такая разновидность пыльцы демонстрирует ускоренные темпы начала прорастания после завершения периода своего функционирования (Mehmood M., Qamar R., Joyia F. A., 2023).

Регидратационный процесс инициируется непосредственно после осаждения пыльцевых зерен на поверхность стигмы, которая может иметь две основные формы: мокрую и сухую (Pacini and Franchi, 2020). Мокрые типы стигм (такие как у томата) характеризуются выделением особого секрета, содержащего широкий спектр молекул, в том числе органических соединений: вода, сахараиды, полисахариды, липидные компоненты, протеины различного функционального назначения (гидролизующие энзимы, протекторные пептиды, сигнализаторы, термошоковые молекулы), фенольные соединения, свободные аминокислоты, катионы кальция и прочие элементы (Ejsmond M. J. et al., 2015). С другой стороны, сухие поверхности стигм (например, *Arabidopsis thaliana*, покрыты специализированными структурами первичного клеточного, играющие ключевую роль в процессах прикрепления, взаимодействия и регидратации поверхностных структур пыльцевых клеток.

**Типы пыльцевых зерен.** Следующий вопрос о сравнительном анализе эволюционных паттернов двухклеточной и трехклеточной пыльцы. Исследование механизмов эволюции и распространения различных типов структуры мужских гаметофитов проводилось на широком таксономическом диапазоне покрытосеменных растений (*Angiospermae*), выявляя ключевую характеристику – количество клеток в составе зрелого пыльцевого зерна. Трехклеточные пыльцевые зерна характеризуются наличием зрелых спермиев уже на стадии формирования микроспор, находящихся в цитоплазме вегетативной клетки пыльцы. Напротив, двухклеточный тип характеризуется присутствием единственной генеративной клетки, которая способна пройти митотическое деление после опыления, образуя два спермия (например, *Solanum lycopersicum*).

Около 70% изученных видов покрытосеменных демонстрируют наличие двухклеточного типа пыльцы, традиционно считавшегося примитивным состоянием. Однако последние молекулярно-филогенетические данные ряда исследований (например, Chaturvedi et al., 2021) указывают на возможность обратного перехода от трехклеточной формы к двухклеточной структуре, подвергая сомнению устоявшуюся гипотезу о монофилетичности двухклеточности.

Экспериментальные исследования показывают, что двухклеточная пыльца отличается повышенной устойчивостью в искусственных условиях культивирования и большим сроком сохранения всхожести по сравнению с трехклеточными аналогами. Это связано с необходимостью дополнительного митоза генеративной клетки перед образованием полноценных спермиев, что снижает доступность питательных ресурсов и энергетический потенциал трехклеточных форм.

Кроме того, предполагается, что высокая степень дегидратации и склонность к периодической остановке роста характерны преимущественно для двухклеточной пыльцы, тогда как трехклеточная форма поддержи-

вает уровень частичной гидратации, обеспечивая высокую скорость прорастания и конкурентоспособности на поверхности пестика. Согласно гипотезе Williams & Brown, эта особенность делает трехклеточную пыльцу выгодной стратегией в экосистемах, где быстрота реакции важнее продолжительности жизни вне растения-донора (Williams J.H., Brown C.D., 2018).

Исследование первичных покрытосеменных растений вида *Annona cherimola* демонстрирует уникальную стратегию оптимизации баланса между устойчивостью пыльцевых зерен и эффективностью оплодотворения посредством динамической адаптации процесса митотического деления генеративной клетки к условиям внешней среды (Lora et al., 2009). Этот механизм позволяет растению формировать гибридную популяцию микроспор, состоящую одновременно из двух- и трехклеточных форм, причем преобладание последних наблюдается при повышении температуры развития (Lora et al., 2009) либо при воздействии факторов обезвоживания (Lora et al., 2012).

Экспериментальные данные также свидетельствуют о значительном ускорении процессов прорастания у трехклеточных зерен пыльцы в искусственных лабораторных условиях *in vitro* (Lora et al., 2009, 2012), что свидетельствует о потенциальном эволюционном преимуществе данной морфологической вариации в процессе полового размножения данного вида.

Таким образом, систематизация полученных результатов позволяет сделать вывод о том, что формирование трехклеточного типа пыльцы характеризуется ограниченным сроком жизнеспособности и сниженной способностью к долговременному сохранению во внешних условиях, однако компенсирует эти недостатки высокой конкурентоспособности вследствие большей физиологической зрелости и лучшей функциональности в женской части цветкового аппарата.

**Температура и жизнеспособность пыльцы.** В таблице 2 представлен материал по реакции пыльцы различных видов на изменения темпера-

турных границ. Однозначного ответа на вопрос о реакции вида на температурные колебания нет, но данные демонстрируют широкий спектр ответных реакций, которые надо учитывать в селекционной работе.

Таблица 2 – Влияние температурного стресса на жизнеспособность пыльцы нескольких видов растений

Вид	Температурные границы	Эффект	Ссылка
25 травянистых видов	0-40 <sup>0</sup> С	Широкий спектр растений, для которых адаптация прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок к широкому диапазону температур определяло их географическое распространение.	Rosbakh and Poschlod (2016)
Пшеница <i>Triticum aestivum</i>	25–35 °С	Исследование проводилось в течение трех сезонов. Снижение жизнеспособности пыльцы при высоких температурах вследствие позднего посева	Dwivedi et al. (2017)
Рис <i>Oryza sativa</i>	30–40/24 °С	Салициловая кислота устраняет нарушение формирования пыльцы, вызванное тепловым стрессом	Feng et al. (2018)
Фасоль <i>Phaseolus vulgaris</i>	32/27 °С	Теплочувствительные генотипы проявляли сниженную жизнеспособность пыльцы	Porch and Jahn (2001)
Горох <i>Pisum sativum</i>	35/18 °С	Тепловой стресс снижает жизнеспособность пыльцы	Jiang et al. (2019)
Нут <i>Cicer arietinum</i>	3, 7, 12, 15, или 25 °С	Низкая температура (менее 15 °С) оказывала влияние как на развитие, так и на функционирование репродуктивных структур цветка нута	Clarke and Siddique (2004)
Соя <i>Glycine max</i>	15/10 °С	Низкая температура вызвала аномальное формирование пыльцевых зерен.	Ohnishi et al. (2010)
Арахис <i>Arachis hypogaea</i>	10–47.5 °С, at 2.5 °С интервалы	Оптимальные температуры для жизнеспособности пыльцы и роста пыльцевых трубок у 21 генотипа арахиса были зафиксированы около 30 и 34 °С соответственно. У некоторых генотипов наблюдались смещения оптимальных температур на 10 °С.	Kakani et al. (2002)
	32/22 °С, 36/26 °С, 40/30 °С и 44/34 °С	Прорастание пыльцы снизилось с 82% (36/26 °С) до 14% (44/34 °С) при воздействии высоких температур.	Prasad et al. (2011)

Сорго <i>Sorghum bicolor</i>	32/22 °C, 36/26 °C, 40/30 °C & 44/34 °C	Продолжительность жизнеспособности пыльцы сорго была короче (4 часа) при температуре 36/26 °C по сравнению с температурой 32/22 °C (6 часов)	Prasad et al. (2011)
Мандарин, лимон, помело, клементина <i>Citrus sp.</i>	10, 15, 20, 25 & 30 °C	Оптимальная температура для прорастания пыльцы составляла около 25 °C, рост пыльцевой трубки зависел от специфического взаимодействия между мужскими и женскими клетками и происходил в диапазоне температур от 15 до 25 °C. Температура влияет на самонесовместимость.	Distefano et al., (2012)
Томат <i>Solanum lycopersicum</i>	32/26 °C	Снижение числа пыльцевых зерен на цветок и уменьшение жизнеспособности	Pressman et al. (2002)
	43–45 °C в течение 2 часов	Микроспорная термостойкость была связана с белками теплового шока наряду с другими факторами, проанализированными методом микрочипирования	Keller et al. (2018)
	38 °C в течение 1 часа	Транскриптомика и протеомика выявили большие наборы генов и белков, связанных с термостойкостью микросфер томата	Brunet et al. (2019)
Киноя <i>Chenopodium quinoa</i>	40/24 °C	Тепловой стресс повлиял на жизнеспособность пыльцы: эффекты были более выражены у чувствительных к теплу генотипов	Hinojosa et al. (2019)

Источник: Адаптировано по работе Althiab-Almasaud R. et al., 2024, p.287)

Ссылки на литературу в таблице см. в источнике.

Приоритетные направления научных исследований, направленных на оптимизацию технологий консервации пыльцевых зерен многогранны. На фоне современных агротехнических практик повышение эффективности хранения пыльцы ряда важнейших зерновых культур (например, пшеницы), приобретает первостепенное значение ввиду потенциального значительного экономического эффекта. Среди возможных подходов заслуживает внимания использование антиоксидантных препаратов, хотя перспективы фундаментальных исследований механизмов регулирования состояния покоя и процессов регидратации пыльцевых клеток открывают воз-

возможности генетического совершенствования характеристик длительного сохранения биологической активности пыльцы.

Существенную роль играет также развитие альтернативных способов опыления – включая применение специализированных автономных устройств на основе беспилотных летательных аппаратов либо робототехники, особенно актуально это становится в условиях сокращения численности природных популяций энтомофильных агентов-опылителей, обусловленного изменениями климатических условий среды обитания. Вместе с тем широкое внедрение новых технических решений сопряжено с риском снижения фертильности пыльцевых гранул вследствие различных неблагоприятных факторов, среди которых особое место занимают механические нагрузки, температурные стрессы, транспортные перемещения, параметры сушки, режимы хранения, специфические особенности доставки и видовая толерантность взаимодействующих организмов. Таким образом, поддержание высоких показателей сохранности функциональной активности пыльцы требует проведения тщательного мониторинга всех указанных воздействий и внедрения научно обоснованных технологических инноваций, позволяющих минимизировать негативные последствия искусственных вмешательств.

Развитие пыльцевых зерен происходит в пыльниках, где они выполняют свою основную функцию – оплодотворение археспория (пестика). В целях оптимизации процессов длительного сохранения биологической активности и функциональной способности пыльцы в условиях нестабильного климатического воздействия, необходимо глубокое понимание молекулярно-генетических механизмов, контролирующих инициальную стадию дегидратации и последующий переход пыльцы в состояние физиологического покоя, а также детальное изучение природы и регуляции путей выхода из данного состояния.

Для перспектив селекционных работ рассмотренные в статье вопросы дают возможность для формирования новых базовых концепций адаптационных реакций растений и послужат фундаментом для создания передовых технологий повышения продуктивности сельскохозяйственных растений. В числе приоритетных направлений дальнейших изысканий окажутся вопросы подбора наиболее подходящих размеров пыльцевых зерен, методик проверки их жизнеспособности, а также выбор генотипов, чья пыльца отличается повышенной стойкостью к воздействию повышенных температур в контексте изменения климата. Центральным исследовательским направлением станет выявление путей продления сроков сохранности пыльцы основных сельхозкультур, преимущественно пшеницы, изучение механизмов поддержания состояния покоя и последующего возобновления функций клеток пыльцы после обезвоживания для укрепления долговременного потенциала активности пыльцы. Изложенные направления селекционных разработок важна для детального изучения этапов микроспорогенеза и разработки селекционной стратегии по созданию новейших генотипов.

*Статья подготовлена при финансовой поддержке гранта на реализацию Программы развития Кубанского ГАУ на 2025-2036 гг.*

#### **Список использованной литературы:**

1. Морфологическая характеристика пыльцевых зёрен подсолнечника / О. А. Рубанова, Я. Н. Демушин, Ю. В. Чебанова [и др.] // Эколого-генетические основы селекции и возделывания сельскохозяйственных культур : материалы Международной научно-практической конференции и школы молодых ученых по эколого-генетическим основам растениеводства, Краснодар, 24–27 мая 2022 года. – Краснодар: Издательство "ЭДВИ", 2022. – С. 212-215.
2. Киселева, Е. Н. Влияние условий закрытого грунта на жизнеспособность пыльцы малины ремонтантной / Е. Н. Киселева, М. А. Раченко, А. М. Раченко // Вестник российской сельскохозяйственной науки. – 2025. – № 2. – С. 40-46. – DOI 10.31857/S2500208225020099.
3. Цаценко, Л. В. Пыльца растений и ее характеристики в условиях меняющегося климата / Л. В. Цаценко, Р. В. Керимов // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. – 2023. – № 186. – С. 226-241. – DOI 10.21515/1990-4665-186-018.

4. Althiab-Almasaud, R. Pollen viability, longevity, and function in angiosperms: key drivers and prospects for improvement / R. Althiab-Almasaud et al. // *Plant Reproduction*. – 2024. – V. 37 (3). – P. 273-293. DOI: 10.1007/s00497-023-00484-5.
5. Bheemanahalli, R. Quantifying the impact of heat stress on pollen germination, seed set, and grain filling in spring wheat / R. Bheemanahalli et al. // *Crop Science*. – 2019. – V. 59 (2). – P. 684-696. DOI: 10.2135/cropsci2018.05.0292
6. Chaturvedi, P. Heat stress response mechanisms in pollen development / P. Chaturvedi et al. // *New Phytologist*. – 2021. – V. 231(2). – P. 571-585. DOI: 10.1111/nph.17380.
7. Dafni, A. Pollen viability and longevity: practical, ecological and evolutionary implications / A. Dafni, D. Firmage // *Plant Systematic Evolution*. – 2000. – V. 222. – P.113–132. <https://doi.org/10.1007/BF00984098> V/.
8. Dong, B. Effects of Drought Stress on Pollen Sterility, Grain Yield, Abscisic Acid and Protective Enzymes in Two Winter Wheat Cultivars / B. Dong et al. // *Front. Plant Sci*. – 2017. – V. 8. – P. 1008-1021. DOI: 10.3389/fpls.2017.01008.
9. Ejsmond, M. J. Large pollen at high temperature: an adaptation to increased competition on the stigma? / M. J. Ejsmond et al. // *Plant Ecology*. – 2015. – V. 216. – P. 1407-1417. DOI: 10.1007/s11258-015-0519-z.
10. Khan, I. Pollen viability-based heat susceptibility index (HSI<sub>pv</sub>): A useful selection criterion for heat-tolerant genotypes in wheat / I. Khan, J. Wu, M. Sajjad // *Front. Plant Sci.*– 2022. – V.13. – P. 106-124. DOI: 10.3389/fpls.2022.1064569.
11. Lora, J. The coexistence of bicellular and tricellular pollen in *Annona cherimola* (Annonaceae): implications for pollen evolution / J. Lora, M. Herrero, J.I. Hormaza // *American Journal of Botany*. – 2009. – V. 96. – P. 802-808. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800167>.
12. Lora, J. Pollen performance, cell number, and physiological state in the early-divergent angiosperm *Annona cherimola* Mill. (Annonaceae) are related to environmental conditions during the final stages of pollen development / J. Lora, M. Herrero, J.I. Hormaza // *Sex Plant Reprod*. – 2012. – V. 25 – P.157–167. <https://doi.org/10.1007/s00497-012-0187-2>.
13. Mehmood, M. Effect of high temperature stress on pollen grains in sunflower (*Helianthus annuus* L.) inbred lines / M. Mehmood, R. Qamar, F. A. Joyia // *Brazilian Archives of Biology and Technology*. – 2023. – V. 66. – P. 1-11. DOI: 10.1590/1678-4324-2023220927.
14. Mehmood, M. Effect of high temperature on pollen grains and yield in economically important crops: a review / M. Mehmood et al. // *Planta*. – 2025. – V. 261(141). – P. 2-23. <https://doi.org/10.1007/s00425-025-04714-0>.
15. Olsson, O. Efficient, automated and robust pollen analysis using deep learning / O. Olsson. et al // *Methods EcolEvol*. – 2021. – V.12. – P. 850–862. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13575>.
16. Pacini, E. Pollen Developmental Arrest: Maintaining Pollen Fertility in a World With a Changing Climate. *Front* / E. Pacin, R. Dolferus // *Plant Science*. – 2019. –V. 10.– P.679-692. DOI: 10.3389/fpls.2019.00679.
17. Pacini, E. Pollen biodiversity–why are pollen grains different despite having the same function? A review / E. Pacini, G. G. Franchi // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2020. – V. 193(2). – P. 141-164. DOI: 10.1093/botlinnean/boaa014.

18. Palanivelu, R. Distinct short-range ovule signals attractor repel Arabidopsis thaliana pollen tubes in vitro / R. Palanivelu, D. Preuss // BMC PlantBiol. – 2006. – V. 6. – P.7-17. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-6-7paldat.org>.
19. Ponvert, N. Iterative sub-traction facilitates automated, quantitative analysis of multiple pollen tube growth features / N. Ponvert et al. // Plant Reprod. – 2019. – V. 32. – P.45–54. <https://doi.org/10.1007/s00497-018-00351-8>.
20. Shamim, S. Evaluation for impact of climate change on wheat (Triticum aestivum L.) grain quality and yield traits / S. Shamim et al. // Biological and Clinical Sciences Research Journal. – 2024. – V. 842. – P.1-7. DOI: <https://doi.org/10.54112/bcsrj.v2024i1.842>].
21. Ullah A. et al. Heat stress effects on the reproductive physiology and yield of wheat / A. Ullah et al. // Journal of Agronomy and Crop Science. – 2022. – V. 208 (1). – P. 1-17.
22. Viertel, P. Pattern recognition methodologies for pollen grain image classification: a survey / P. Viertel, M. König // Mach vis Appl. – 2022. – V. 33. – P.18-28. <https://doi.org/10.1007/s00138-021-01271-w>.
23. Williams, J.H. Pollen has higher water content when dispersed in a tricellular state than in a bicellular state / J. H.Williams, C.D. Brown // Acta Bot Brasilica. – 2022. – V. 32. – P. 454-461. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0129>.

### References

1. Морфологическая характеристика пыльцевых зырен подсолнечника / О. А. Рубанова, Я. Н. Демурин, Ю. В. Чебанова [и др.] // Эколого-генетические основы селекции и возделывания сельскохозяйственных культур : материалы Международной научно-практической конференции и школы молодых ученых по эколого-генетическим основам растениеводства, Краснодар, 24–27 мая 2022 года. – Краснодар: Издательство ЕДВИ, 2022. – С. 212-215.
2. Kiseleva, E. N. Vliyanie uslovij zakrytogo grunta na zhiznesposobnost' pylycy maliny remontannoj / E. N. Kiseleva, M. A. Rachenko, A. M. Rachenko // Vestnik Rossijskoj sel'skoxozyajstvennoj nauki. – 2025. – N 2. – S. 40-46. – DOI 10.31857/S2500208225020099.
3. Tsatsenko, L. V. Pylycza rastenij i ee xarakteristiki v usloviyax menyayushhegosya kli-mata / L. V. Tsatsenko, R. V. Kerimov // Politematicheskij setevoj elektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2023. – N. 186. – S. 226-241. – DOI 10.21515/1990-4665-186-018.
4. Althiab-Almasaud, R. Pollen viability, longevity, and function in angiosperms: key drivers and prospects for improvement / R. Althiab-Almasaud et al. // Plant Reproduction. – 2024. – V. 37 (3). – P. 273-293. DOI: 10.1007/s00497-023-00484-5.
5. Bheemanahalli, R. Quantifying the impact of heat stress on pollen germination, seed set, and grain filling in spring wheat / R. Bheemanahalli et al. // Crop Science. – 2019. – V. 59 (2). – P. 684-696. DOI: 10.2135/cropsci2018.05.0292
6. Chaturvedi, P. Heat stress response mechanisms in pollen development / P. Chaturvedi et al. // New Phytologist. – 2021. – V. 231(2). – P. 571-585. DOI: 10.1111/nph.17380.

7. Dafni, A. Pollen viability and longevity: practical, ecological and evolutionary implications / A. Dafni, D. Firmage // *Plant Systematic Evolution*. – 2000. – V. 222. – P.113–132. <https://doi.org/10.1007/BF00984098> V/.
8. Dong, B. Effects of Drought Stress on Pollen Sterility, Grain Yield, Abscisic Acid and Protective Enzymes in Two Winter Wheat Cultivars / B. Dong et al. // *Front. Plant Sci.* – 2017. – V. 8. – P. 1008-1021. DOI: 10.3389/fpls.2017.01008.
9. Ejsmond, M. J. Large pollen at high temperature: an adaptation to increased competition on the stigma? / M. J. Ejsmond et al. // *Plant Ecology*. – 2015. – V. 216. – P. 1407-1417. DOI: 10.1007/s11258-015-0519-z.
10. Khan, I. Pollen viability-based heat susceptibility index (HSI<sub>pv</sub>): A useful selection criterion for heat-tolerant genotypes in wheat / I. Khan, J. Wu, M. Sajjad // *Front. Plant Sci.* – 2022. – V.13. – P. 106-124. DOI: 10.3389/fpls.2022.1064569.
11. Lora, J. The coexistence of bicellular and tricellular pollen in *Annona cherimola* (Annonaceae): implications for pollen evolution / J. Lora, M. Herrero, J.I. Hormaza // *American Journal of Botany*. – 2009. – V. 96. – P. 802-808. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800167>.
12. Lora, J. Pollen performance, cell number, and physiological state in the early-divergent angiosperm *Annona cherimola* Mill. (Annonaceae) are related to environmental conditions during the final stages of pollen development / J. Lora, M. Herrero, J.I. Hormaza // *Sex Plant Reprod.* – 2012. – V. 25 – P.157–167. <https://doi.org/10.1007/s00497-012-0187-2>.
13. Mehmood, M. Effect of high temperature stress on pollen grains in sunflower (*Helianthus annuus* L.) inbred lines / M. Mehmood, R. Qamar, F. A. Joyia // *Brazilian Archives of Biology and Technology*. – 2023. – V. 66. – P. 1-11. DOI: 10.1590/1678-4324-2023220927.
14. Mehmood, M. Effect of high temperature on pollen grains and yield in economically important crops: a review / M. Mehmood et al. // *Planta*. – 2025. – V. 261(141). – P. 2-23. <https://doi.org/10.1007/s00425-025-04714-0>.
15. Olsson, O. Efficient, automated and robust pollen analysis using deep learning / O. Olsson. et al // *Methods EcolEvol.* – 2021. – V.12. – P. 850–862. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13575>.
16. Pacini, E. Pollen Developmental Arrest: Maintaining Pollen Fertility in a World With a Changing Climate. *Front* / E. Pacini, R. Dolferus // *Plant Science*. – 2019. – V. 10.– P.679-692. DOI: 10.3389/fpls.2019.00679.
17. Pacini, E. Pollen biodiversity—why are pollen grains different despite having the same function? A review / E. Pacini, G. G. Franchi // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2020. – V. 193(2). – P. 141-164. DOI: 10.1093/botlinnean/boaa014.
18. Palanivelu, R. Distinct short-range ovule signals attractor repel *Arabidopsis thaliana* pollen tubes in vitro / R. Palanivelu, D. Preuss // *BMC PlantBiol.* – 2006. – V. 6. – P.7-17. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-6-7>paldat.org.
19. Ponvert, N. Iterative sub-traction facilitates automated, quantitative analysis of multiple pollen tube growth features / N. Ponvert et al. // *Plant Reprod.* – 2019. – V. 32. – P.45–54. <https://doi.org/10.1007/s00497-018-00351-8>.
20. Shamim, S. Evaluation for impact of climate change on wheat (*Triticum aestivum* L.) grain quality and yield traits / S. Shamim et al. // *Biological and Clinical Sciences Research Journal*. – 2024. – V. 842. – P.1-7. DOI: <https://doi.org/10.54112/bcsrj.v2024i1.842>].
21. Ullah A. et al. Heat stress effects on the reproductive physiology and yield of wheat

/ A. Ullah et al. // Journal of Agronomy and Crop Science. – 2022. – V. 208 (1). – P. 1-17.

22. Viertel, P. Pattern recognition methodologies for pollen grain image classification: a survey / P. Viertel, M. König // Mach vis Appl. – 2022. – V. 33. – P.18-28. <https://doi.org/10.1007/s00138-021-01271-w>.

23. Williams, J.H. Pollen has higher water content when dispersed in a tricellular state than in a bicellular state / J. H.Williams, C.D. Brown // Acta Bot Brasilica. – 2022. – V. 32. – P. 454-461. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0129>.