

## МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ROSA* (ROSACEAE) ИЗ КОЛЛЕКЦИИ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ПЕТРА ВЕЛИКОГО

© 2022 г. В. В. Григорьева<sup>1,\*</sup>, А. И. Капелян<sup>1,\*\*</sup>, О. А. Гаврилова<sup>1,\*\*\*</sup>,  
Д. А. Брицкий<sup>1,\*\*\*\*</sup>, К. Г. Ткаченко<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

\*e-mail: mikhailov\_val@mail.ru

\*\*e-mail: allakapelian@bk.ru

\*\*\*e-mail: gavrilova@binran.ru

\*\*\*\*e-mail: dmibri@mail.ru

Поступила в редакцию 20.08.2021 г.

После доработки 25.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

С помощью светового, конфокального лазерного и сканирующего электронного микроскопов изучена морфология пыльцы 28 видов рода *Rosa* из розария и парка-дендрария Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Пыльцевые зерна всех исследованных видов средних размеров, 3-бороздно-оровые со струйчатой скульптурой. Видовые различия по пыльце незначительны, проявляются в размерах пыльцевых зерен, очертании эндоаптур и размерах скульптурных элементов экзины. С помощью трансмиссионного электронного микроскопа впервые описан наружный слой столбиков в эктэктине спородермы пыльцевых зерен роз. Использование конфокального микроскопа позволило уточнить строение эндоаптур.

**Ключевые слова:** *Rosa*, пыльцевые зерна, палиноморфология, интродукция, Ботанический сад Петра Великого

DOI: 10.31857/S0006813622120043

Род *Rosa* L. по оценкам разных авторов объединяет от 150–200 (Wisseman, Ritz, 2007) до 500 видов (Buzunova, 2001; Koopman et al., 2008), распространенных, главным образом, в Северном полушарии в областях умеренно теплого и субтропического климата. Разнообразие мнений об объеме таксонов в роде *Rosa* связано с высоким внутривидовым полиморфизмом. Между видами роз нередко отсутствуют существенные генетические различия (Schanzer, 2011), что объясняется межвидовой гибридизацией, полиплоидией, а также особенностями мейоза и так называемой сбалансированной гетерогамией, характерной для крупнейшей секции *Caninae* (DC.) Ser. (Wissemann, Hellwig, 1997; Ritz, Wissemann, 2003).

В настоящее время коллекция роз Ботанического сада БИН РАН содержит растения, обладающие разными эколого-морфологическими характеристиками, отражающими природное богатство видов, а также большое разнообразие садовых форм, сохраняющих генофонд старых сортов, а также материал для селекции новых сортов (Kapelyan, 2016). На территории парка-

дендрария и в розарии произрастает около 40 видов рода *Rosa* из различных географических областей Земного шара: Европы, Кавказа, Сибири и Дальнего Востока, Средней Азии, Китая, Японии, Северной Америки. Коллекция постоянно пополняется новыми видами, выращиваемыми из семян, полученных из экспедиций и выписанных по обмену.

С целью определения перспективности видов *Rosa* для дальнейшей интродукции и использования в озеленении с 1996 года ведутся регулярные фенологические наблюдения, оценивается обилие цветения и плодоношения экземпляров коллекции (Kapelyan, 2017a, b). Исследование пыльцы растений из коллекции роз БИН РАН до сих пор не проводилось, однако оно имеет практическое значение, поскольку изучение морфологии пыльцевых зерен расширяет представления о степени адаптации видов и сортов в условиях интродукции (Orlova et al., 2019).

Морфология пыльцы разных видов рода *Rosa* изучена достаточно подробно (Reitsma, 1966;

Kupriyanova, Aleshina, 1978; Wronska-Pilarek, Boratynska, 2005; Wronska-Pilarek, 2011; Wronska-Pilarek, Jagodzinski, 2011; Fatemi et al., 2012 и др.). Однако до сих пор не до конца выяснены особенности ультраструктуры оболочки пыльцевых зерен и строение эндопертур у многих представителей рода *Rosa*.

Цель работы — изучить морфологические особенности пыльцы видов рода *Rosa* из коллекции Ботанического сада им. Петра Великого БИН РАН, а также оценить таксономическое значение палинологических признаков для идентификации некоторых видов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом исследования стали зрелые пыльцевые зерна 28 видов рода *Rosa*, собранные с растений, произрастающих в парке-дендрарии и розарии Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова в период массового цветения в июне 2019 и 2020 гг. Для получения репрезентативных результатов и увеличения выборки, пыльцу собирали с нескольких растений одного и того же вида.

Для изучения морфологии пыльцевых зерен использовали методы световой (СМ), сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), а также конфокальный лазерный сканирующий микроскоп (КЛСМ). Ультраструктуру оболочки пыльцевых зерен изучали с помощью просвечивающего электронного микроскопа (ТЭМ). Для светооптического исследования применяли классический ацетолитный метод Эрдтмана (Erdtman, 1952). Детали строения поверхности пыльцевых зерен изучали на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Предварительно обработанная ацетолитной смесью пыльца фиксировалась на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем в вакуумной установке производилось напыление сплава золота и палладия.

Описания пыльцевых зерен проводили по общепринятой схеме: описывали тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и характер скульптуры ее поверхности (Kupriyanova, Aleshina, 1967, 1972). Количественные показатели основных палиноморфологических характеристик (длина полярной оси и экваториального диаметра, толщина экзины) получены с помощью окулярмикронметра на светооптическом микроскопе Микмед-6 (в каждом образце измеряли не менее 15 пыльцевых зерен). Подсчет деформированных пыльцевых

зерен (выборка — 500 пыльцевых зерен) также осуществляли с помощью СМ. При исследовании с помощью конфокальной микроскопии использовали методику О.А. Гавриловой (Gavrilova, 2014).

Ультраструктуру оболочки изучали на ультратонких срезах с помощью трансмиссионного микроскопа Libra 120 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Пыльники, содержащие пыльцевые зерна, фиксировали в 2.5% растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 6.8–7.2 при комнатной температуре в течение 24 часов, затем в 1%-ном растворе OsO<sub>4</sub> на том же буфере в течение 2 часов. Материал обезвоживали ацетоном с нарастающей концентрацией и заключали в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы изготавливали на ультратоме LCB. Срезы на сеточках контрастировали уранилацетатом (20 мин) и цитратом свинца (10 мин).

Названия видов приведены в соответствии с каталогом коллекции роз БИН РАН (Kapelyan, 2002), созданном на основе работ С.В. Юзупчука (Yuzepchuk, 1941), С.Г. Саакова (Saakov, 1973), С.К. Черепанова (Czerepanov, 1981) и И.О. Бузуновой (Buzunova, 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные количественные характеристики пыльцевых зерен изученных видов *Rosa* представлены в табл. 1.

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные (рис. 1, 1, 3, 5), реже широкоэллипсоидальные или почти сфероидальные (рис. 2, 3, 6). В пределах образца соотношение длин полярной оси и экваториального диаметра (P/E), определяющее форму зерна, может незначительно варьировать. В одном цветке одновременно встречаются зерна, слегка отличающиеся по форме (от эллипсоидальных до почти сфероидальных). У некоторых видов в одном цветке наряду с типичными эллипсоидальными или почти сфероидальными пыльцевыми зёрнами встречаются единичные зерна атипичной яйцевидной формы. В очертании с полюса пыльцевые зерна 3-лопастные, с экватора эллиптические или почти округлые. Мезокольпиумы ромбические или близкие к ромбическому, реже эллиптические. Пыльца изученных роз имеет средние размеры, с максимальной осью не более 50 мкм (в зависимости от формы это либо полярная ось, либо экваториальный диаметр). Самые мелкие пыльцевые зерна характерны для *R. roxburgii* Tratt. (полярная ось 28.5–33.5 мкм, экваториальный диаметр 25.4–30.0 мкм), у *R. pulverulenta* M. Bieb. наряду с более крупными были обнаружены мелкие пыльцевые зерна с длиной полярной оси 25.8 мкм и длиной экваториального диаметра 20.0 мкм. Самая крупная пыльца обна-

**Таблица 1.** Характеристики пыльцы видов рода *Rosa*  
**Table 1.** Pollen characteristics of the *Rosa* species

| №  | Исследованный образец<br>Sample | Длина полярной оси (мкм)<br>Polar axis length (µm) | Длина экваториального диаметра (мкм)<br>Equatorial axis length (µm) | Количество деформированной пыльцы (%)<br>Share of deformed pollen (%) | Атипичные пыльцевые зерна<br>Atypical pollen grains   |
|----|---------------------------------|--|---|---|---|
| 1  | <i>R. acicularis</i> Lindl.     | 39.5–44.9  | 39.8–44.9   | 12  | Не выявлено<br>Not found  |
|    | <i>R. acicularis</i> Lindl.     | 37.0–44.2  | 36.5–41.3   | 15  | Не выявлено<br>Not found  |
| 2  | <i>R. alberti</i> Regel         | 37.5–44.7  | 37.6–41.5   | 11  | Не выявлено<br>Not found  |
|    | <i>R. alberti</i> Regel         | 41.6–50.0  | 36.8–44.8   | 12  | Не выявлено<br>Not found  |
| 3  | <i>R. altaica</i> Willd.        | 33.3–45.3  | 27.0–33.0   | 10  | Не выявлено<br>Not found  |
|    | <i>R. altaica</i> Willd.        | 40.6–45.6  | 35.4–42.5   | 10  | Не выявлено<br>Not found  |
| 4  | <i>R. amblyotis</i> C.A. Mey.   | 30.0–36.2  | 25.7–29.5   | 2   | Не выявлено<br>Not found  |
|    | <i>R. amblyotis</i> C.A. Mey.   | 32.4–38.8  | 28.7–31.8   | 2   | Единичные 6-апертурные<br>Single 6-aperturate grains  |
|    | <i>R. amblyotis</i> C.A. Mey.   | 32.1–35.8  | 32.1–34.3   | 2   | Не выявлено<br>Not found  |
| 5  | <i>R. arkansana</i> Porter      | 30.0–36.7  | 28.8–32.5   | 2   | Не выявлено<br>Not found  |
| 6  | <i>R. buschiana</i> Chrshan.    | 33.5–38.5  | 28.5–30.0   | 15  | Не выявлено<br>Not found  |
| 7  | <i>R. canina</i> L.             | 30.0–40.0  | 30.0–38.5   | 15  | Единичные с 1-кольцевой бороздой и 3-синкольпатные<br>Single grains with 1 annular aperture and 3-syncolpate grains   |
| 8  | <i>R. davurica</i> Pall.        | 30.0–34.5  | 29.3–30.0   | 5   | Единичные синкольпатные<br>Single 3-syncolpate grains   |
|    | <i>R. davurica</i> Pall.        | 29.1–36.6  | 25.8–33.4   | 2   | Единичные 3-синкольпатные и 6-апертурные<br>Single 3-syncolpate and single 6-aperturate grains  |
| 9  | <i>R. dolichocarpa</i> Galushko | 40.0–47.0 (57.0)                                   | 40.0–47.0 (57)  | 99  | Не выявлено<br>Not found  |
| 10 | <i>R. gallica</i> L.            | 36.8–42.8  | 34.5–37.6   | 15  | Не выявлено<br>Not found  |
| 11 | <i>R. glauca</i> Pourr.         | 34.4–39.2  | 30.0–35.2   | 25  | 2%: 3-синкольпатные, 39.5%: с 1-кольцевой апертурой, 51%: 6-апертурные<br>2%: 3-syncolpate, 39.5%: grains with 1 annular aperture, 51%: 6-aperturate grains |
| 12 | <i>R. gymnocarpa</i> Nutt.      | 30.0–36.0  | 27.9–30.0   | 10  | Не выявлено<br>Not found  |
|    | <i>R. gymnocarpa</i> Nutt.      | 32.2–35.9  | 31.3–34.3   | 10  | Не выявлено<br>Not found  |
| 13 | <i>R. jundzillii</i> Besser     | 37.0–38.5  | 36.0–37.5   | 25  | Единичные 6-апертурные<br>Single 6-aperturate grains  |

Таблица 1. Продолжение

| №  | Исследованный образец<br>Sample          | Длина полярной оси (мкм)<br>Polar axis length (μm) | Длина экваториального диаметра (мкм)<br>Equatorial axis length (μm) | Количество деформированной пыльцы (%)<br>Share of deformed pollen (%) | Атипичные пыльцевые зерна<br>Atypical pollen grains  |
|----|--|--|---|---|--|
| 14 | <i>R. kokanica</i> (Regel) Regel ex Juz. | 30.0–36.8  | 30.0–33.5   | 3   | Не выявлено<br>Not found   |
|    | <i>R. kokanica</i> (Regel) Regel ex Juz. | 32.8–38.0  | 31.0–35.5   | 4   | Не выявлено<br>Not found   |
| 15 | <i>R. majalis</i> Herrm.                 | 42.9–50.0  | 41.6–45.8   | 2   | Не выявлено<br>Not found   |
| 16 | <i>R. micrantha</i> Borrer ex Sm.        | 29.0–37.6  | 26.8–37.0   | 25  | Единичные 3-синкольпатные<br>Single 3-syncolpate and single 6-aperturate grains  |
| 17 | <i>R. multiflora</i> Thunb.              | 33.5–40.0  | 27.8–32.7   | 3   | Не выявлено<br>Not found   |
| 18 | <i>R. myriacantha</i> DC.                | 36.8–45.8  | 33.5–36.1   | 9   | Не выявлено<br>Not found   |
|    | <i>R. myriacantha</i> DC.                | 42.3–47.0  | 34.5–42.4   | 3   | Не выявлено<br>Not found   |
|    | <i>R. myriacantha</i> DC.                | 36.0–41.6  | 36.5–39.9   | 14  | Не выявлено<br>Not found   |
| 19 | <i>R. omeiensis</i> Rolfe                | 33.0–41.7  | 32.7–35.5   | 2   | Не выявлено<br>Not found   |
| 20 | <i>R. pendulina</i> L.                   | 35.3–41.0  | 34.2–37.9   | 3   | Не выявлено<br>Not found   |
| 21 | <i>R. platyacantha</i> Schrenk           | 30.2–34.0  | 29.2–32.5   | 6   | Единичные с 1-кольцевой апертурой<br>Single grains with 1 annular aperture   |
| 22 | <i>R. pulverulenta</i> M. Bieb.          | 25.8–37.8  | 20.0–33.7   | 94  | Единичные 6-апертурные<br>Single 6-aperturate grains   |
|    | <i>R. pulverulenta</i> M. Bieb.          | 33.8–38.9  | 33.4–38.7   | 94  | Единичные 3-синкольпатные, с 1-кольцевой бороздой, 6-апертурные<br>Single grains with 1 annular aperture, 3-syncolpate and 6-aperturate grains |
| 23 | <i>R. roxburgii</i> Tratt.               | 28.5–33.5  | 25.4–30.0   | 20  | Не выявлено<br>Not found   |
| 24 | <i>R. rugosa</i> Thunb.                  | 30.0–37.8  | 30.0–36.1   | 9   | Не выявлено<br>Not found   |
|    | <i>R. rugosa</i> Thunb.                  | 32.9–40.9  | 32.5–35.1   | 6   | Не выявлено<br>Not found   |
| 25 | <i>R. spinosissima</i> L.                | 39.9–49.0  | 33.0–36.2   | 10  | Не выявлено<br>Not found   |
|    | <i>R. spinosissima</i> L.                | 36.4–49.0 (52.5)                                   | 35.0–40.0 (52.5)  | 90  | Не выявлено<br>Not found   |
|    | <i>R. spinosissima</i> L.                | 30.0–37.2  | 29.0–30.0   | 14  | Не выявлено<br>Not found   |
|    | <i>R. spinosissima</i> L.                | 37.1–44.3  | 37.4–44.7   | 10  | Не выявлено<br>Not found   |
| 26 | <i>R. sweginzowii</i> Koehne             | 29.7–37.5  | 27.0–34.0   | 23  | Не выявлено<br>Not found   |
|    | <i>R. sweginzowii</i> Koehne             | 35.1–39.2  | 33.8–37.8   | 23  | Не выявлено<br>Not found   |

Таблица 1. Окончание

| №  | Исследованный образец<br>Sample | Длина полярной оси (мкм)<br>Polar axis length (µm) | Длина экваториального диаметра (мкм)<br>Equatorial axis length (µm) | Количество деформированной пыльцы (%)<br>Share of deformed pollen (%) | Атипичные пыльцевые зерна<br>Atypical pollen grains |
|----|---------------------------------|--|---|---|---|
| 27 | <i>Rosa ussuriensis</i> Juz.    | 30.0–37.3  | 27.8–34.7   | 14  | Не выявлено<br>Not found                            |
|    | <i>R. ussuriensis</i> Juz.      | 30.0–36.5  | 26.6–30.0   | 13  | Не выявлено<br>Not found                            |
| 28 | <i>R. willmottiae</i> Hemsl.    | 29.8–33.7  | 28.3–32.8   | 67  | Не выявлено<br>Not found                            |

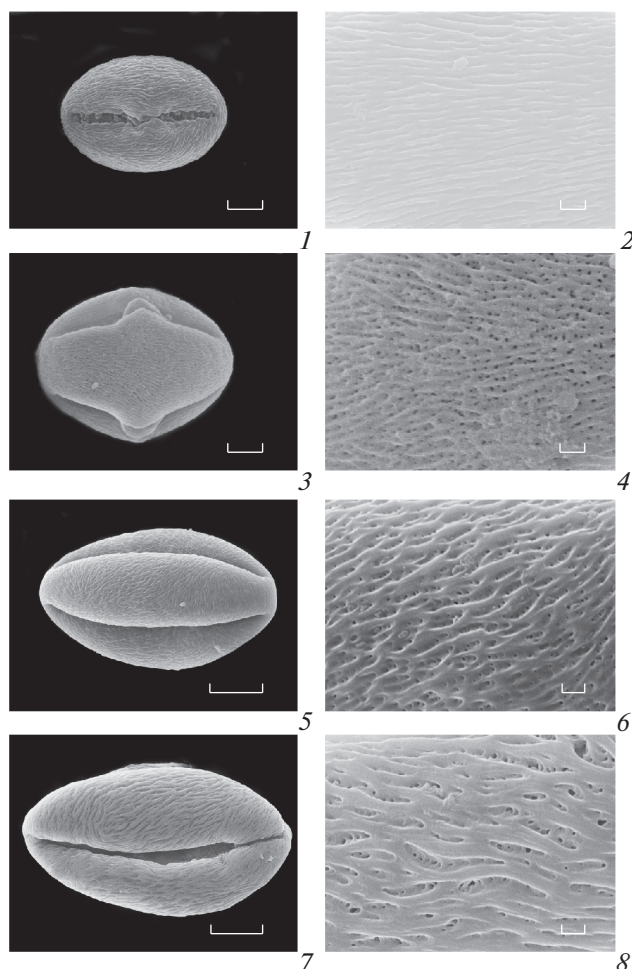
ружена у *R. dolichocarpa* Galushko (полярная ось и экваториальный диаметр 40.0–47.0 мкм, а у единичных зерен 57.0 мкм). Крупная пыльца характерна и для *R. spinosissima* L. (полярная ось 36.4–49.0 мкм, экваториальный диаметр 34.3–44.7 мкм). В одном из образцов этого вида встречаются единичные пыльцевые зерна с диаметром 52.5 мкм.

Полученные данные показали, что размеры пыльцевых зерен, содержащихся в одном цветке, у большинства изученных видов роз варьируют незначительно. Однако у некоторых видов эта разница в одном цветке может превышать 10 мкм (например, у одного из экземпляров *R. spinosissima* – 12.6 мкм, а у *R. pulverulenta* – 12 мкм). Существенной разницы в размерах пыльцы у разных растений одного и того же вида, произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого, не обнаружено (табл. 1).

Вопрос о вариабельности размеров пыльцевых зерен у разных видов роз неоднократно обсуждался в литературе (Wronska-Pilarek, Boratynska, 2005, 2015 и др.). Так, измерение 3850 пыльцевых зерен *R. canina* L. (Wronska-Pilarek et al., 2015) позволило авторам сделать вывод об относительно низкой вариабельности биометрических характеристик пыльцы этого вида. При этом самая низкая вариабельность размеров была отмечена в одном цветке, самая большая – в разных популяциях (Wronska-Pilarek et al., 2015). Изучение морфологии пыльцы *R. gallica* L. из 15 районов Южной Польши теми же авторами показало, что разница в размерах пыльцевых зерен этого вида у растений из разных регионов может достигать 25 мкм (Wronska-Pilarek, Boratynska, 2005). Существует мнение, что размеры пыльцевых зерен роз могут зависеть от плоидности растений (Zhou et al., 2008; Le Bris et al., 2011). D.C. Zlesak (2009) на примере большого числа видов и культиваров роз показал, что диплоидные растения производят пыльцу менее 35.6 мкм, тетраплоидные от 35.6–43.7 мкм, гексаплоидные от 43.7 до 47 мкм, а октоплоидные более 47 мкм в диаметре. На основе полученных данных этот автор считает, что

размер пыльцевых зерен может быть использован для установления плоидности экземпляров роз. Корреляция между размерами пыльцевых зерен и уровнем плоидности наблюдается в разных таксонах цветковых растений, например, у видов родов *Oenothera* L. (Onagraceae) (Laws, 1965), *Artemisia* L. (Asteraceae) (Korobkov, 1981), *Avena* L. (Poaceae) (Katsiotis, Forsberg, 1995); *Eriotheca* Schott et Endl. (Malvaceae) (Olivera et al., 2013) и др.

Апертуры у пыльцы роз сложные, каждая состоит из внешней меридионально ориентированной борозды (кольпы) и внутренней эндоапертуры (оры). Борозды длинные, глубокие, широкие, сужающиеся к полюсам, с острыми концами и слегка волнистыми краями. Часто борозды с оперкулюмом (крышечкой), который может покрывать мембрану борозды почти по всей ее длине или только ее центральную часть. Иногда вместо оперкулюма сохраняются лишь его фрагменты разного размера и конфигурации. Оперкулюм приподнимается над краями борозд и при исследовании с помощью СМ хорошо виден в полярном положении зерна. СЭМ показывает, что оперкулюмы у пыльцы всех изученных видов имеют такую же струйчатую скульптуру, как и вся поверхность пыльцевого зерна. Размеры и форма оперкулюма сильно варьируют в пределах одного цветка, встречаются зерна как с оперкулюмом, так и без него (рис. 3, 1–7). В литературе нет единого мнения о таксономической значимости этого признака пыльцы роз. Так D. Wronska-Pilarek и A.M. Jagodzinski (2011) отмечают, что R. Popek в 1996 г. по размеру, форме, рельефу их поверхности выделил 6 типов оперкулюмов и считал особенностью этой структуры важным дополнительным признаком видового уровня в роде *Rosa* (цитата по Wrońska-Pilarek, Jagodziński, 2011). Другие авторы полагают, что из-за высокой изменчивости этот признак не может иметь важного диагностического значения (Wrońska-Pilarek, Jagodziński, 2011). Эти же авторы отмечают, что оперкулюм легко можно спутать со структурами другого происхождения, например, с выпячиванием мембраны



**Рис. 1.** Морфология пыльцы представителей рода *Rosa* (СЭМ).

1, 2 – *R. roxburgii*; 3, 4 – *R. sweginzowii*; 5, 6 – *R. acicularis*; 7, 8 – *R. majalis*; 1, 3, 5, 7 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 2, 4, 6, 8 – скульптура поверхности. Масштабные линейки, мкм: 1, 3, 5, 7 – 5; 2, 4, 6, 8 – 1.

**Fig. 1.** Pollen morphology of the genus *Rosa* species (SEM). 1, 2 – *R. roxburgii*; 3, 4 – *R. sweginzowii*; 5, 6 – *R. acicularis*; 7, 8 – *R. majalis*; 1, 3, 5, 7 – equatorial view of pollen grain. 2, 4, 6, 8 – details of ornamentation. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : 1, 3, 5, 7 – 5; 2, 4, 6, 8 – 1.

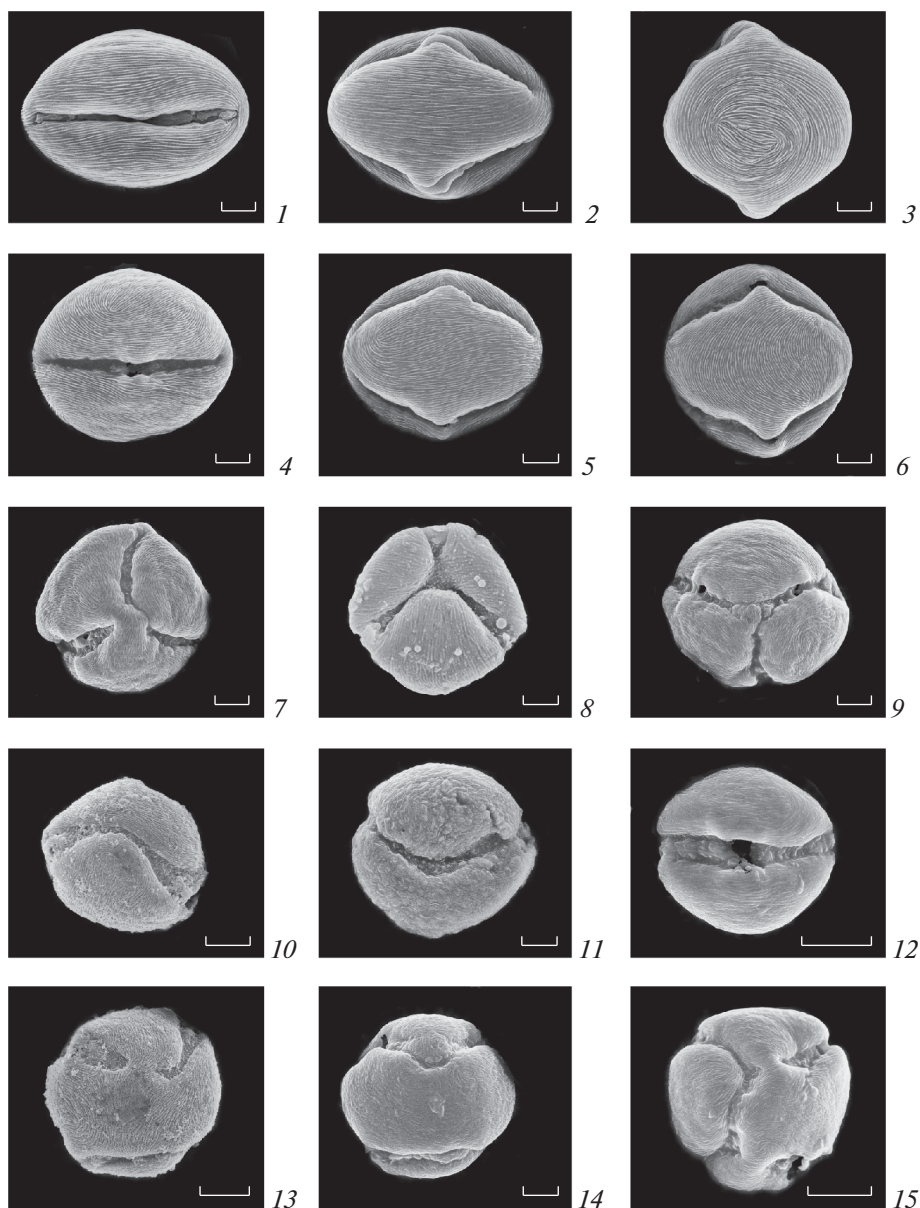
в области оры. В связи с этим следует отметить, что ошибки возможны только в случае изучения с помощью СЭМ необработанной ацетолитной смесью или кислотой пыльцы. Оперкулы сохраняются при обработке пыльцы, тогда как все содержимое разрушается и никаких выпячиваний быть не может. Полученные нами данные показывают высокую степень индивидуальной изменчивости оперкулюмов, что, вероятно, свидетельствует об отсутствии таксономической значимости этого признака для пыльцы роз. Характерной особенностью пыльцы изученных видов рода *Rosa* является замок, прикрывающий борозду в месте расположения оры (рис. 1, 1; 2, 1, 4). В

одном цветке встречаются зерна как с хорошо развитым замком, так и без него. Таким образом, этот признак, так же как и оперкулюм, не является диагностическим для пыльцы отдельных видов роз.

Оры (эндоапертуры) у пыльцы роз обычно описывают как округлые или овальные (Wronska-Pilarek, Jagodzinski, 2011). Л.А. Куприянова (Kupriyanova, Aleshina, 1978) называет апертурный тип пыльцы роз бороздно-поровым, тем самым считая ору округлой. У пыльцы большинства исследованных нами видов роз оры слабо просматриваются при светооптическом исследовании и имеют нечеткие очертания. Однако у некоторых видов роз (например, у *R. majalis* Herrm.) пыльцевые зерна характеризуются четко очерченными и хорошо заметными орами. В одном цветке довольно часто встречаются пыльцевые зерна с разнообразным очертанием ор (экваториально вытянутые прямоугольные с неясными концами, округлые в границах борозды, с расширяющимися частями за краями борозды (в очертаниях напоминающими силуэт бабочки, Н-образные), веретеновидные, сильно сжатые в центре борозды).

Можно ли использовать формы ор в качестве таксономического признака, позволяющего различать виды? Насколько этот признак стабилен? По данным СМ можно выделить 2 основных варианта очертания ор: экваториально вытянутые (например, *R. pimpinellifolia* L., *R. pendulina* L.) и округлые или овальные, не заходящие за края борозд (например, *R. davurica* Pall.) с многочисленными промежуточными вариантами. При светооптическом исследовании не удается выяснить, заходят ли оры за края борозд или ограничены краями борозд, имеют округлую или овальную форму или слегка вытянуты по экваториальной оси.

Исследование эндоапертур с помощью КЛСМ показало, что у пыльцы роз можно выделить два варианта ор: 1. Оры, которые при световом микроскопировании выглядят как экваториально вытянутые и состоят из 3 частей. В центре борозды заметно утончение оболочки округлой формы (собственно ора), а за краями борозд, более или менее параллельно ее краям расположены тонкие участки экзины в форме полумесяцев (рис. 3, 9). 2. Оры не заходят за края борозд (рис. 3, 12). Данные КЛСМ позволяют объяснить наблюдаемое многообразие ор у пыльцы из одного цветка роз. Серповидные тонкие участки экзины могут располагаться на разном расстоянии от краев борозды, чем больше это расстояние, тем более вытянутой выглядит ора в СМ. При отсутствии таких утончений экзины наблюдается лишь главная часть оры округлой формы, не заходящая за края борозд. Если края борозд по каким-то причинам сближаются, то очертание оры из округлого трансформируется в овальное, вытянутое по полярной оси. Из сказанного понятно, что пластич-



**Рис. 2.** Морфология пыльцы представителей рода *Rosa* (СЭМ).

1–3 – *R. myriacantha*; 4–6 – *R. gallica*; 7 – *R. glauca*; 8 – *R. davurica*; 9 – *R. micrantha*; 10, 13 – *R. acicularis*; 11, 14 – *R. pulverulenta*; 12 – *R. canina*; 15 – *R. amblyotis*. 1–6 – общий вид с экватора типичного пыльцевого зерна. 7–9 – общий вид с полюса атипичного 3 – синкольпатного пыльцевого зерна. 10–15 – общий вид атипичного пыльцевого зерна. Масштабные линейки, мкм: 1–15 – 5.

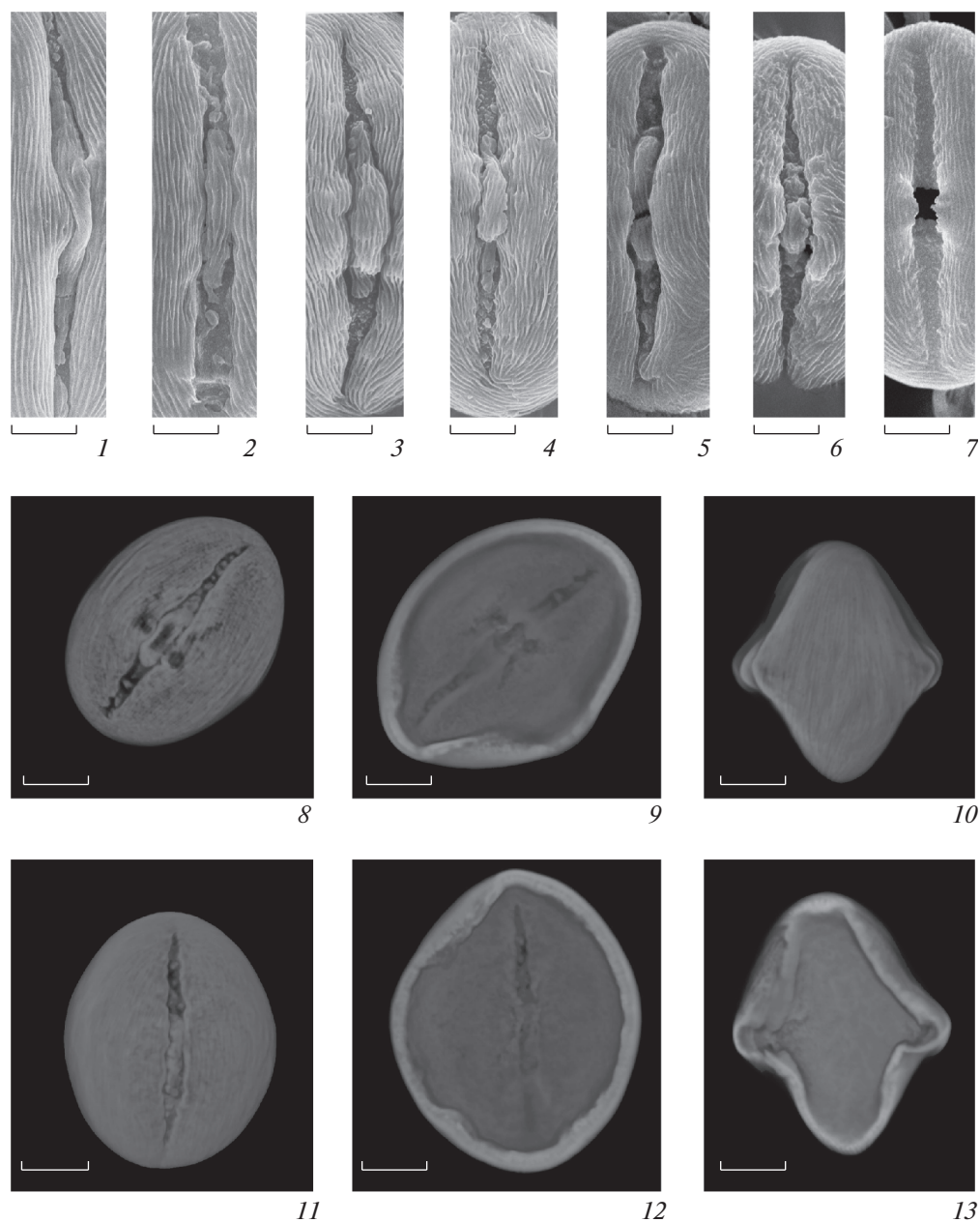
**Fig. 2.** Pollen morphology of the genus *Rosa* species (SEM).

1–3 – *R. myriacantha*; 4–6 – *R. gallica*; 7 – *R. glauca*; 8 – *R. davurica*; 9 – *R. micrantha*; 10, 13 – *R. acicularis*; 11, 14 – *R. pulverulenta*; 12 – *R. canina*; 15 – *R. amblyotis*. 1–6 – equatorial view of a typical pollen grain. 7–9 – polar view of an atypical pollen grain (3-syncolpate). 10–15 – general view of an atypical pollen grain. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : 1–15 – 5.

ность признаков очертаний и размеров ор не позволяют разделить пыльцу изученных роз на группы.

По данным светооптической микроскопии экзина пыльцевых зерен тонкая, она составляет 1.5–2.0 мкм, ее слои и столбики эктэкзины у пыльцы большинства исследованных видов не просматриваются или едва заметны. Проведен-

ное с помощью ТЭМ исследование ультраструктуры оболочки пыльцевых зерен *R. amblyotis* С. А. Меу. показало, что на ультратонких срезах спородермы отчетливо видны эктэкзина, эндэкзина и интина (рис. 4). Эктэкзина тектатно-колумеллярная. Тектум толстый, до 0.35 мкм толщиной, гомогенный, на поверхности с узкими



**Рис. 3.** Морфология пыльцы представителей рода *Rosa* (СЭМ, КЛСМ)

1, 11–13 – *R. spinosissima*; 2 – *R. micrantha*; 3, 4 – *R. altaica*; 5 – *R. kokanica*; 6–7 – *R. amblyotis*; 8–10 – *R. davurica*. 1–7 – борозды (СЭМ). 8–13 – эндопертуры. Масштабные линейки, мкм: 1–13 – 5.

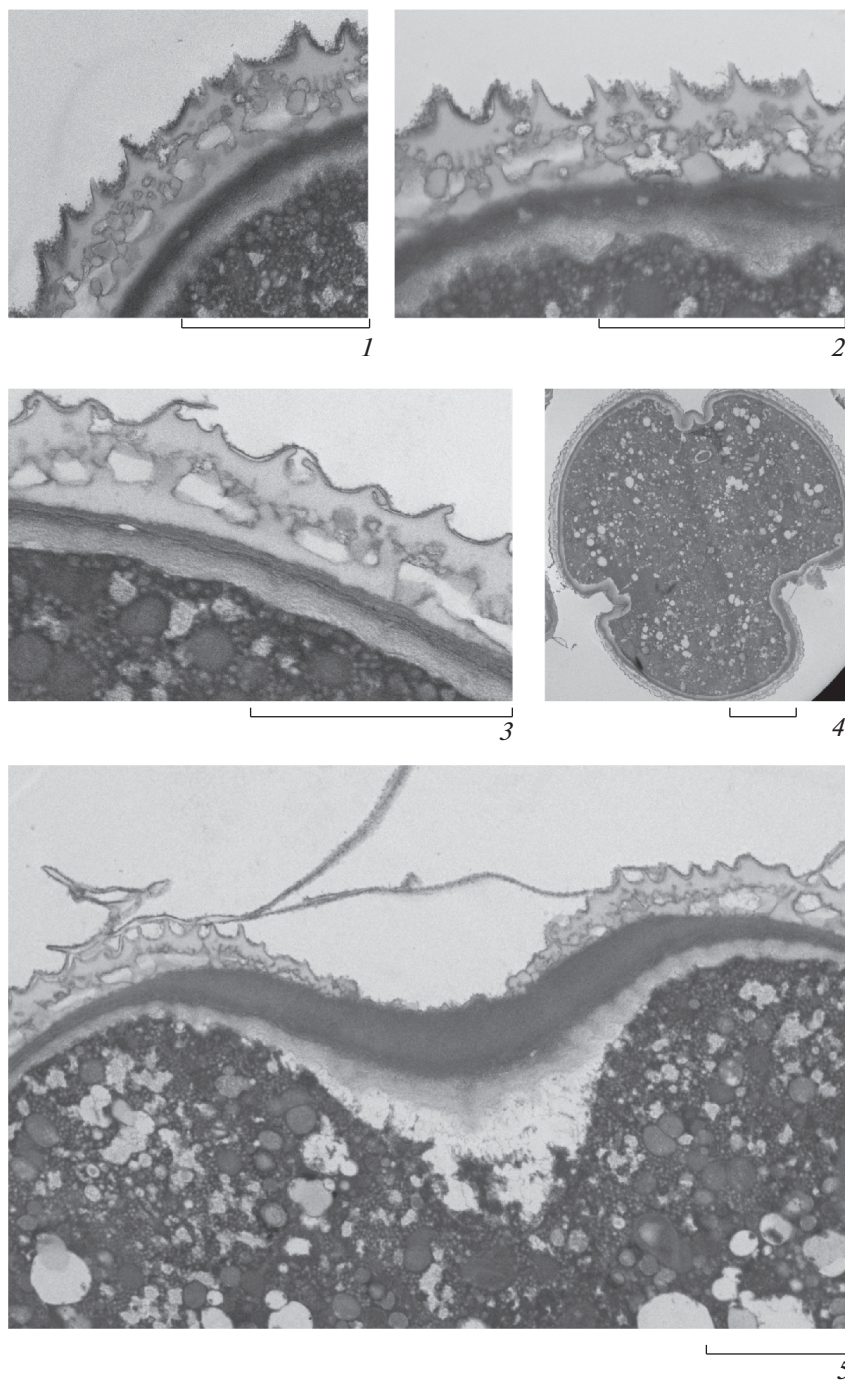
**Fig. 3.** Pollen morphology of the genus *Rosa* species (SEM, CLSM)

1, 11–13 – *R. spinosissima*; 2 – *R. micrantha*; 3, 4 – *R. altaica*; 5 – *R. kokanica*; 6–7 – *R. amblyotis*; 8–10 – *R. davurica*. 1–7 – colpi (SEM). 8–13 – endoaperture (CLSM). Scale bars,  $\mu\text{m}$ : 1–13 – 5.

струйками, которые на срезе имеют треугольные очертания. Снаружи тектум покрыт тонкой электронноплотной пленкой, состоящей из мелких, плотно прилегающих друг к другу гранул. Тектум пронизан немногочисленными перфорациями около 0.08 мкм в диаметре. Под тектумом расположен ряд тонких (0.05 мкм в диаметре) и невысоких (0.08 мкм высотой) столбчатых структур. Этот

ряд маленьких “столбиков” (рис. 4, 2, 3), вероятно, можно считать инфратектумом, по аналогии с наружным слоем столбиков у пыльцы представителей семейства Asteraceae (Grigoryeva et al., 2009). Ниже располагается слой более крупных столбиков (колумелл) (0.19 мкм высотой и 0.12 мкм в диаметре), которые опираются на гомогенный подстилающий слой, около 0.12 мкм толщиной.





**Рис. 4.** Ультратонкие срезы спородермы *R. amblyotis* (ТЕМ).

1–3 – межапертурный участок; 4 – общий вид с полюса; 5 – апертюра. Масштабные линейки, мкм: 1–3 – 0.5; 4 – 5; 5 – 2.

**Fig. 4.** Ultra-thin sections of sporoderm in *R. amblyotis* (ТЕМ).

1–3 – interapertural site; 4 – polar view; 5 – aperture. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : 1–3 – 0.5; 4 – 5; 5 – 2.

Эндэкзина заметно тоньше эктэкзины, около 0.15 мкм на межапертурных участках, более электронноплотная, на срезах выглядит более темной по сравнению со структурами эктэкзины, имеет ламеллярную структуру. Ламеллы плотно прилегают друг к другу, поэтому на срезах эндэкзина

часто выглядит темным гомогенным слоем. Интина образована тонкими фибриллами и имеет меньшую электронную плотность по сравнению с эндэкзиной (на срезах выглядит более светлой). Толщина интины на межапертурных участках составляет около 0.25 мкм и увеличивается в обла-

сти апертуры до 0.7 мкм. Эктэксина в зоне апертуры отсутствует. Мембрана борозды образована толстым слоем интины и очень тонким слоем эндэксина (рис. 4, 5).

Скульптура у пыльцы всех изученных видов струйчатая (рис. 1, 2, 4, 6, 8). Струйки у пыльцы разных видов роз различаются размерами (шириной и длиной), поэтому их четкость при светооптическом исследовании неодинакова. СЭМ позволяет уточнить некоторые детали скульптуры. У пыльцы большинства изученных видов струйки длинные, узкие (не более 0.25 мкм шириной), чаще заостренные (треугольные в поперечном сечении), реже плоские. Ширина струек и их длина у пыльцы разных видов роз несколько различается. Самые широкие (до 0.7–0.8 мкм шириной) и самые короткие струйки характерны для пыльцы *R. majalis* (рис. 1, 8). Пыльцевые зерна в одном цветке могут различаться расположением струек. Можно выделить следующие варианты расположения струек на поверхности пыльцевых зерен.

1. Меридиональное расположение. Струйки идут от одного полюса к другому, почти параллельно, довольно плотно прилегая друг к другу (рис. 2, 1, 2).

2. Струйки образуют концентрические кольца в экваториальной зоне мезокольпиума (рис. 2, 3).

3. Струйки расположены полукольцами в экваториальной зоне мезокольпиума (рис. 2, 6).

4. Струйки образуют концентрические кольца на полюсах пыльцевого зерна.

Плотность примыкания струек друг другу у пыльцы разных видов роз также неодинакова. Струйки плотно прилегают друг к другу, либо расходятся на расстояния, сопоставимые с их шириной. У пыльцы ряда видов промежутки между струйками заметно превышают их ширину. В углублениях между струйками имеются перфорации. По числу и размерам перфораций можно выделить 2 варианта скульптур: перфорации очень мелкие, редкие и перфорации довольно крупные, многочисленные. Четкую границу между двумя вариантами скульптур провести невозможно, поскольку для некоторых видов характерны пыльцевые зерна со скульптурой промежуточных типов.

Большинство палинологов, изучающих пыльцу представителей семейства Rosaceae, отмечают, что особенности скульптуры экзины имеют таксономическое значение, как на родовом, так и на видовом уровне. При этом определяющими считаются ширина, длина струек, расстояние между ними, размер и число перфораций, расположенных в желобках между ними (Eide 1981; Ueda, Tomita, 1989; Hebd, Chinnappa 1990; Ueda 1992). Y. Ueda и H. Tomita (1989) выделили 6 типов и 3 подтипа скульптур пыльцы у исследованных ими видов. Полученные нами данные не согласуются с данными этих авторов, но подтверждают

выводы тех исследователей, которые полагают, что число перфораций не является диагностическим признаком на уровне секций и подродов, поскольку пыльца с одинаковым числом перфораций была обнаружена у видов из разных секций и даже подродов (Wronska-Pilarek, Jagodzinski, 2011). При этом ширина струек, расстояние между ними и число перфораций между струйками на поверхности пыльцы могут быть характеристиками отдельных видов. Следует отметить, что при анализе скульптуры некоторые авторы не принимают в расчет факт, что мелкие детали скульптуры, прежде всего перфорации, нередко маскируются тонкой пленкой, покрывающей поверхность пыльцевого зерна. Наличие этой пленки затрудняет анализ скульптуры поверхности пыльцы представителей рода *Rosa* на СЭМ и может приводить к ошибочной интерпретации полученных результатов. Просмотр большого числа пыльцевых зерен, предварительно обработанных ацетиловым раствором, позволяет избежать ошибок в трактовке особенностей скульптуры у пыльцы роз.

Согласно M. Shinwari и V.A. Khan (2004), основные палинологические характеристики (толщина экзины, форма, длина полярной оси и экваториального диаметра, длина борозд) являются полезными критериями для разграничения видов рода *Rosa*. Полученные нами данные по морфологии пыльцы видов *Rosa* из коллекции Ботанического сада им. Петра Великого согласуются с выводами тех авторов, которые считают, что по палинологическим признакам возможна идентификация только некоторых видов роз (Wronska-Pilarek, Jagodzinski, 2011). Из изученных нами видов рода *Rosa* только пыльца *R. majalis* достоверно отличается от пыльцы других роз широкими, короткими струйками на поверхности экзины и крупными отчетливыми орами. Палиноморфологические различия у других изученных видов выражены незначительно.

Как уже отмечалось выше, многие признаки изученной пыльцы роз (форма пыльцевого зерна, очертания эндоапертур, морфология оперкулума) не являются стабильными и варьируют не только в пределах вида, но и одного цветка.

По числу, строению и расположению апертур устанавливаются типы пыльцы (3-бороздный, 3-бороздно-оровый, поровый и т.д.), которые являются важной палиноморфологической характеристикой вида (Kupriyanova, Aleshina, 1972). В литературе описаны случаи, когда в одном цветке наряду с численно преобладающей пылью одного какого-то типа (в зависимости от таксона) встречается небольшое количество (в большинстве случаев единичные зерна) так называемой атипичной пыльцы с другим числом и (или) расположением апертур (Pozhidayev, 1993, 1995 и др.). Такая атипичная пыльца имеет сходную с типич-

ной форму, размеры, скульптуру, ультраструктуру оболочек, лишена каких-либо вмятин на поверхности. Отличается от типичной только числом и (или) расположением апертур. В большинстве случаев она фертильная и способна к прорастанию (Dajoz et al., 1991, 1993; Mignot et al., 1994; Till-Bottraud et al., 1999 и др.). В палиноморфологических исследованиях атипичные пыльцевые зерна, которые отличаются от типичных только числом и расположением апертур, принято отличать от деформированных. Последние характеризуются большим числом вмятин, вплоть до полного изменения формы зерна, значительно отличаются от типичных размерами, у таких зерен бывает сложно определить тип и число апертур (Pozhidaev, 1993, 1995, 1998).

Атипичные пыльцевые зерна выявлены только у 9 (*R. amblyotis*, *R. canina*, *R. davurica*, *R. dolichocarpa*, *R. glauca* Pourg., *R. jundzillii* Besser, *R. micrantha* Bogrer ex Sm., *R. platyacantha* Schrenk, *R. pulverulenta* M. Bieb.) из 28 изученных видов роз. Из всего многообразия атипичных пыльцевых зерен, описанного в литературе (Pozhidaev, 1993, 1995, 1998) для разных растений с 3-бороздно-оровой пыльцой, у изученных нами видов роз обнаружено только 3 варианта отклонений от основного палинотипа.

1. Пыльцевые зерна с одной кольцевой апертурой, лежащей в экваториальной плоскости (рис. 2, 12) или слегка согнутой, субэкваториальной (рис. 2, 10, 11). *R. canina*, *R. platyacantha*, *R. pulverulenta*.

2. Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые с косо расположенными бороздами (*R. glauca*).

3. Пыльцевые зерна слитно-3-бороздно-оровые (синкольпатные). *R. canina*, *R. davurica*, *R. dolichocarpa*, *R. glauca*, *R. micrantha*, *R. pulverulenta* (рис. 2, 7–9).

4. Пыльцевые зерна с числом апертур более 3 (6-апертурные и переходные к нему формы). *R. amblyotis*, *R. dolichocarpa*, *R. glauca*, *R. jundzillii*, *R. micrantha*, *R. pulverulenta* (рис. 2, 13–15).

У конкретного экземпляра одного вида роз возможны различные комбинации атипичных форм пыльцы (табл. 1). Так, например, из 3 изученных образцов *R. amblyotis* атипичные (6-апертурные) пыльцевые зерна обнаружены только в одном из них.

В одном из 2 образцов *R. pulverulenta* встречаются 3 варианта отклонений (синкольпатные, с одной кольцевой апертурой и 6-апертурные), а в другом образце этого же вида только один из них (6-апертурные пыльцевые зерна). 2 варианта отклонений (пыльцевые зерна с одной кольцевой апертурой и синкольпатные) выявлены у *R. canina*. У *R. micrantha*, *R. dolichocarpa* обнаружены синкольпатные и 6-апертурные пыльцевые зерна.

У 8 из 9 перечисленных видов атипичные формы пыльцы представлены единичными зернами (в процентном выражении это – сотые доли процента) и только в цветках *R. glauca* преобладает атипичная пыльца (92.5%). Атипичные зерна представлены у этого вида 4 вариантами (51% – 6-апертурные, 39.5% – с одной кольцевой апертурой, 2% – 3-синкольпатные и 3-бороздно-оровые с косо расположенными бороздами).

Обнаруженные у изученных видов *Rosa* отклоняющиеся формы пыльцы ранее были описаны в неродственных таксонах цветковых растений с 3-бороздной или 3-бороздно-оровой пыльцой и представляют часть рядов, связывающих типичные и нетипичные формы пыльцы (Pozhidaev, 1993, 1995 и др.). Причины появления в одном цветке и даже пыльнике пыльцевых зерен с иным числом и расположением апертур пока остаются предметом дискуссии. Существуют разные точки зрения на этот счет. Согласно одному из распространенных предположений, техногенные загрязнения окружающей среды, в том числе повышенный уровень радиации, приводят к появлению и увеличению числа аномальных (в том числе по признаку числа и расположения апертур) пыльцевых зерен (Dzyuba, 2006; Dzyuba et al., 2006; Datta et al., 2009 и др.). Механизмы появления у одного растения, а часто и одного цветка пыльцевых зерен с другим числом и расположением апертур по сравнению с основным типом пока не ясны. В настоящее время ведутся работы по выявлению генов, влияющих на число апертур на примере модельного объекта *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., для которого получены линии с безапертурными, 4-бороздными и 6-апертурными пыльцевыми зернами (Dobritsa, Coerper, 2012; Prieu et al., 2016 и др.).

Подсчет деформированных пыльцевых зерен при светооптическом исследовании пыльцы роз, показал, что для большинства изученных видов рода *Rosa* характерно низкое количество таких зерен (табл. 1). Меньше всего деформированных зерен обнаружено у *R. amblyotis*, *R. majalis*, *R. omeiensis* Rolfe (не более 2%). У большинства изученных видов от 3 до 15%. У *R. sweginzowii* – 23% зерен, у 3 видов (*R. glauca*, *R. micrantha*, *R. jundzillii*) – 25%. Самое большое количество деформированных пыльцевых зерен было обнаружено у 3 видов: *R. willmottiae* Hemsl. (67%), *R. pulverulenta* (94%) и *R. dolichocarpa* (99%).

Большое количество деформированной пыльцы (90%) выявлено у одного из 4 изученных растений *R. spinosissima*, тогда как у остальных изученных экземпляров этого вида число деформированных зерен гораздо ниже (от 10 до 14%). Причины такого явления требуют дополнительных исследований, как в условиях интродукции, так и в естественных местах обитания.

Таким образом, большинство изученных роз продуцирует пыльцу без видимых морфологических нарушений, что в высокой степени вероятности может указывать на успешную интродукцию этих видов рода *Rosa* в климатических условиях г. Санкт-Петербурга.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный палиноморфологический анализ 28 видов рода *Rosa*, произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого БИН РАН (Санкт-Петербург) показал, что пыльца всех изученных видов характеризуется средними размерами, струйчатой скульптурой экзины и относится к одному 3-бороздно-оровому палинотипу. Полученные данные согласуются с выводами других авторов, которые считают, что по признакам пыльцы возможна идентификация лишь нескольких видов роз (Wrońska-Pilarek, Jagodziński, 2011). Это обусловлено высоким уровнем сходства морфологических признаков пыльцы разных видов роз с одной стороны и довольно высокой вариабельностью палиноморфологических признаков не только у одного вида, но и у одного растения и даже цветка. Из всех изученных нами видов рода *Rosa* достоверно можно определить только пыльцу одного вида — *R. majalis*, которая характеризуется короткими и довольно широкими (по сравнению с пыльцой других изученных роз) струйками на поверхности экзины и отчетливыми крупными орами.

Большинство изученных видов рода *Rosa*, интродуцированных в условиях климата Петербурга, с его влажностью, длиной светового дня летом и частыми колебаниями температур в зимнее время, в одном из центральных районов мегаполиса, окруженного оживленными автомобильными магистралями, тем не менее, продуцирует пыльцу без видимых морфологических отклонений.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения госзаданий по темам “Коллекции живых растений Ботанического института им. В.Л. Комарова (история, современное состояние, перспективы использования)” (122011900031-0) и “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений, AAA-A18-118031690084-9”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Vyalt et al.] Бялт В.В., Фирсов Г.А., Бялт А.В., Орлова Л.В. 2019. Обзор культурной флоры Санкт-Петербурга (Россия). М. 180 с.

- Bruun H.H. 2006. Prospects for biocontrol of invasive *Rosa rugosa*. — *BioControl*. 51 (2): 141–181. <https://doi.org/10.1007/s10526-005-6757-6>
- [Buzunova] Бузунова И.О. 2001. Роза, шиповник — *Rosa* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 329–361.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1981. Сосудистые растения СССР. Л. 509 с.
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1991. Evolution of pollen morphology. — *Science*. 253 (5015): 66–68. <https://doi.org/10.1126/science.253.5015.66>
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1993. Pollen aperture polymorphism and gametophyte performance in *Viola diversifolia*. — *Evolution*. 47 (4): 1080–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02137.x>
- Datta S.K., Datta K., Chatterjee J. 2009. Cyto-palynological, biochemical and molecular characterization of original and induced mutants of garden *Chrysanthemum*. — In: Induced plant mutation in the genomics era. Rome. P. 450–452.
- Dobritsa A., Coerper D. 2012. The novel plant protein in aperture pollen 1 marks distinct cellular domains and controls formation of apertures in the *Arabidopsis* pollen exine. — *Plant Cell*. 24 (11): 4452–4464. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.101220>
- [Dzyuba] Дзюба О.Ф. 2006. Палиноиндикация качества окружающей среды. СПб. 197 с.
- Dzyuba O.F., Shrekova O.V., Tokarev P.I. 2006. On the natural polymorphism of pollen grains of *Acer tataricum* L. — *Paleontol. J.* 40 (supl. 5): 590–594. <https://doi.org/10.1134/s0031030106110062>
- Eide F. 1981. Key for Northwest European Rosaceae pollen. — *Grana*. 20 (2): 101–118. <https://doi.org/10.1080/00173138109427651>
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Fatemi N., Attar F., Assareh M.H., Hamzehee B. 2012. Pollen morphology of the genus *Rosa* L. (Rosaceae) in Iran. — *Iran. J. Bot.* 18 (2): 284–293.
- Flora of China. FOC. Vol. 9. P. 357. [www.eFloras.org](http://www.eFloras.org)
- [Galushko] Галушко А.И. 1960. О нахождении на Кавказе *Rosa glabrifolia* С.А.М. — Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та им. Комарова. 20: 194–204.
- [Gavrilova] Гаврилова О.А. 2014. Применение конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ) для исследования морфологии оболочки пыльцевых зерен. — *Бот. журн.* 99 (10): 1139–1147.
- [Grigoryeva et al.] Григорьева В.В., Коробков А.А., Токарев П.И. 2009. Палиноморфология рода *Artemisia* L. (Asteraceae). — *Бот. журн.* 94 (3): 328–351.
- Hebda R.J., Chinnappa C.C. 1990. Studies on pollen morphology of Rosaceae in Canada. — *Rev. Paleobot. Palynol.* 64 (1–4): 103–108. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90123-Z](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90123-Z)
- Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. 2006. М. 799 с.
- [Ivanov] Иванов А.Л. 2002. Редкие и исчезающие растения Ставрополя. Ставрополь. 352 с.
- [Kapel'yan] Капелян А.И. 2002. Коллекция рода *Rosa*. — В кн.: Растения открытого грунта Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова. СПб. С. 167–178.

- [Карелян] Капелян А.И. 2016. Коллекция роз в Ботаническом саду БИН РАН. — В сб.: Материалы шестой науч. конф. “Биологическое разнообразие. Интродукция растений”. СПб. С. 145–147.
- [Карелян] Капелян А.И. 2017а. Привитые и корнесобственные розы в ботаническом саду Петра Великого. — Сб. научных трудов ГНБС. 145: 271–274.
- [Карелян] Капелян А.И. 2017б. История интродукции видов рода *Rosa* L. в Санкт-Петербурге. — Плодоводство и ягодоводство России. 51: 155–163.
- Katsiotis A., Forsberg R.A. 1995. Pollen grain size in four ploidy levels of genus *Avena*. — *Euphytica*. 83 (2): 103–108. <https://doi.org/10.1007/BFO1678036>
- Koopman W.J.M., Wissemann V., de Cock K., Van Huylbroeck J., de Riek J., Sabatino G.J.H., Visser D., Vosman B., Ritz C., Maes B., Werlemark G., Nybom H., Debener T., Linde M., Smulders M.J.M. 2008. AFLP markers as a tool to reconstruct complex relationships: a case study in *Rosa* (Rosaceae). — *Am. J. Bot.* 95 (3): 353–366. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.3.353>
- [Korobkov] Коробков А.А. 1981. Полыни Северо-Востока СССР. Л. 120 с.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л. 84 с.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. С. 48–51.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 2. Л. С. 109–111.
- [K'osev] Кьосев П.А. 2014. Русский травник. Описание и применение лекарственных растений. М. 896 с.
- Laws H.M. 1965. Pollen grain morphology of polyploid *Oenotheras*. — *J. Heredity*. 56 (1): 18–21.
- Mignot A., Hoss C., Dajoz I., Leuret C., Henry J.-P., Dreuillaux J.-M., Heberle-Bors E., Till-Bottraud I. 1994. Pollen aperture polymorphism in the Angiosperms: importance, possible causes and consequences. — *Acta Bot. Gallica*. 14 (2): 109–122. <https://doi.org/10.1080/12538078.1994.10515144>
- [Orlova et al.] Орлова С.Ю., Павлов А.В., Вержук В.Г. 2019. Жизнеспособность пыльцы сортов черешни (*Cerasus avium*) различного эколого-географического происхождения в условиях Северо-Западного региона России. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 180 (1): 66–72. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-66-72>
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — *Grana*. 32 (2): 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — *Grana*. 34 (1): 10–20. <https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E. 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry. — *Rev. Paleobot. Palynol.* 104 (1): 67–83. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(98\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(98)00045-1)
- Prieu C., Matamoro-Vidal A., Raquin C., Dobritsa A., Mercier R., Gouyon R., Albert B. 2016. Aperture number influences pollen survival in *Arabidopsis* mutants. — *Am. J. Bot.* 103 (3): 452–459. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500301>
- Reitsma T.J. 1966. Pollen morphology of some European Rosaceae. — *Acta Bot. Neerl.* 15 (2): 290–379.
- Ritz C.M., Wissemann V. 2003. Male correlated non-maternal character inheritance in reciprocal hybrids of *Rosa* section *Caninae* (DC) Ser. (Rosaceae). — *Plant Syst. Evol.* 241 (11): 213–221. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0058-2>
- [Rubtsova] Рубцова О.Л. 2009. Рід *Rosa* L. в Україні: генетика, історія, напрями досліджень, досягнення та перспективи. Київ. 375 с.
- [Saakov, Rieksta] Сааков С.Г., Риекста Д.А. 1973. Розы. Рига. 359 с.
- [Shevchenko, Kuzmina] Шевченко С.В., Кузьмина Т.И. 2018. Некоторые особенности эмбриологии представителей видов *Rosa spinosissima* L., *R. canina* L. и сортов *R. × damascena* Mill. в норме и при вирусной инфекции. — *Сельскохозяйственная биология*. 53 (3): 624–633. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.3.624rus>
- [Schanzer] Шанцер И.А. 2011. Гибридизация, полиморфизм и филогенетические отношения рода *Rosa* L.: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 41 с.
- [Schanzer, Kutlunina] Шанцер И.А., Кутлунина Н.Л. 2010. Межвидовая гибридизация у шиповников (*Rosa* L.) секции *Caninae* DC. — *Известия РАН. Сер. Биологическая*. 5: 564–573.
- Shinwari M., Khan M.A. 2004. Pollen morphology of wild roses from Pakistan. — *Hamdard Med.* 47 (4): 5–13.
- [Shmite] Шмите Д.Х. 1988. Дикорастущие и интродуцированные виды рода *Rosa* L. Прибалтики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс. 18 с.
- [Svyazeva] Связева О.А. 2005. Деревья, кустарники и лианы парка Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова. СПб. 384 с.
- Till-Bottraud I., Vincent M., Dajoz I., Mignot A. 1999. Pollen aperture heteromorphism: Variation in pollen type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata* (Violaceae). — *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris. Life Sciences*. 322 (7): 579–589. [https://doi.org/10.1016/s0764-4469\(00\)88528-5](https://doi.org/10.1016/s0764-4469(00)88528-5)
- Ueda Y. 1992. Pollen surface morphology in the genus *Rosa* related genera. — *Jpn. J. Palynol.* 38 (2): 94–105.
- Ueda Y., Tomita H. 1989. Morphometric analysis of pollen patterns in roses. — *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 581: 211–220.
- Wissemann V., Hellwig F. H. 1997. Reproduction and hybridisation in the genus *Rosa* section *Caninae* (Ser.) Rehd. — *Bot. Acta*. 110 (3): 251–256. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1997.tb00637.x>
- Wissemann V., Ritz C.M. 2007. Evolutionary patterns and processes in the genus *Rosa* (Rosaceae). — *Plant Syst. Evol.* 266 (1–2): 79–89. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0542-1>
- Wronska-Pilarek D., Boratynska K. 2005. Pollen morphology of *Rosa gallica* L. Rosaceae L. from southern Poland. — *Acta Soc. Bot. Polon.* 74 (4): 297–304. <https://doi.org/10.5586/asbp.2005.038>

- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M. 2009. Pollen morphological variability of Polish native species of *Rosa* L. (Rosaceae). — *Dendrobiology*. 62: 71–82.
- Wronska-Pilarek D. 2011. Pollen morphology of Polish native species of the *Rosa* genus (Rosaceae) and its relation to systematics. — *Acta Soc. Bot. Pol.* 80 (3): 221–232. <https://doi.org/10.5586/asbp.2011.031>
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M. 2011. Systematic importance of pollen morphological features of selected species from the genus *Rosa* (Rosaceae). — *Plant Syst. Evol.* 295 (1): 55–72. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0462-y>
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M., Bocianowski J., Janyszek M. 2015. The optimal sample size in pollen morphological studies using the example of *Rosa canina* L. (Rosaceae). — *Palynology*. 39 (1): 56–75. <https://doi.org/10.1080/01916122.2014.933748>
- [Yuzerpchuk] Юзепчук С.В. 1941. Роза (Шиповник). — *Rosa* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 10. М., Л. С. 431–508.
- [Zhao Zhongchen, Chen Huhiao] Чжао Чжунчен, Чэнь Хубяо. 2021. Лекарственное сырье китайской медицины. СПб. 631 с.
- Zimmermann H., von Wehrden H., Renison D., Wesche K., Welk E., Damascos M.A., Hensen I. 2012. Shrub management is the principal driver of differing population sizes between native and invasive populations of *Rosa rubiginosa* L. — *Biol. Invasions*. 14 (10): 2141–2157. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0220>
- Zlesak D.C. 2009. Pollen diameter and guard cell length as predictors of ploidy in diverse rose cultivars, species, and breeding lines. — *Floriculture and ornamental biotechnology*. 3 (Special Issue 1): 53–70.

## POLLEN GRAIN MORPHOLOGY OF SOME *ROSA* SPECIES (ROSACEAE) FROM THE COLLECTION OF SAINT-PETERSBURG BOTANICAL GARDEN

V. V. Grigoryeva<sup>a, #</sup>, A. I. Kapelyan<sup>a, ##</sup>, O. A. Gavrilova<sup>a, ###</sup>, D. A. Britski<sup>a, ####</sup>, and K. G. Tkachenko<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Komarov Botanical Institute RAS  
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

<sup>#</sup>e-mail: mikhailov\_val@mail.ru

<sup>##</sup>e-mail: allakapelian@bk.ru

<sup>###</sup>e-mail: gavrilova@binran.ru

<sup>####</sup>e-mail: dmibri@mail.ru

Pollen morphology of several *Rosa* species from the collection of the Botanical Garden of Peter the Great in St. Petersburg, Russia, was studied using light, confocal laser scanning, scanning and transmission electron microscopy.

The pollen grains of *Rosa* are radially symmetrical, isopolar, 3-colporate, subspheroidal or elliptic, medium-sized (ranging in size from 28.5–33.5 × 25.4–30.0 μm (*R. roxburgii*) to 40.0–47.0 (57.0) μm (*R. dolichocarpa*) with striate and perforate-striate exine. Transmission electron microscopy reveals the exine structure. The exine is subdivided into the ectexine and the endexine. The ectexine consists of a well-developed tectum, 2 rows of columns, and a foot layer. At the interapertural sites, the endexinous lamellae are pressed to each other, and differ in contrast from the foot layer. The intine is fibrillar. The endoapertures (ores) are located in the middle of the colpi. They are circular or elliptic in outline with irregular margins. The application of CLSM and 3D reconstruction of separate grains allows to clarify the features of endoapertures. The H-shaped endoapertures are formed by the ora and the thinning of the exine near the colpi.

Some species showed a remarkable variation in pollen morphology, in particular in number, size of exine perforation, and morphology of the operculum. However, there is also a variable proportion of atypical grains (cycloaperturate, 6-aperturate and syncolpate). The number of atypical pollen grains differs between species as well as between plants of the same species. It can vary from single grains (most of the studied samples) to 92.5% in *R. glauca*.

All the species under study exhibited similar pollen morphology. This resemblance of morphological features makes pollen characters of limited value for the taxonomy of the genus. However, *R. majalis* is distinguishable from the rest of the studied species.

**Keywords:** *Rosa*, pollen grain, palynomorphology, introduction, Botanical Garden of Peter the Great

### ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out using the equipment of the Core Facility Centers “Cellular and molecular technologies for plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg) and “Molecular and cell technologies” of Saint-Petersburg State University in the framework

of the institutional research projects of the Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences “Collections of living plants of the V.L. Komarov Botanical Institute (history, current state, prospects for use)” (122011900031-0) and “Structural and functional bases of development and adaptation of higher plants, AAA-A18-118031690084-9”.

## REFERENCES

- Byalt V.V., Firsov G.A., Byalt A.V., Orlova K.V. 2019. Overview of the cultural flora of St. Petersburg (Russia). Moscow. 180 p. (In Russ.).
- Bruun H.H. 2006. Prospects for biocontrol of invasive *Rosa rugosa*. — *BioControl*. 51 (2): 141–181. <https://doi.org/10.1007/s10526-005-6757-6>
- Buzunova I.O. 2001. Rose, rosehip — *Rosa* L. — In: Flora of Eastern Europe. St. Petersburg. Vol. 10. P. 329–361 (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1981. *Plantae vasculares rossicae et civitatum collimitanearum*. Leningrad. 509 p. (In Russ.).
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1991. Evolution of pollen morphology. — *Science*. 253 (5015): 66–68. <https://doi.org/10.1126/science.253.5015.66>
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1993. Pollen aperture polymorphism and gametophyte performance in *Viola diversifolia*. — *Evolution*. 47 (4): 1080–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02137.x>
- Datta S.K., Datta K., Chatterjee J. 2009. Cyto-palynological, biochemical and molecular characterization of original and induced mutants of garden *Chrysanthemum*. — In: Induced plant mutation in the genomics era. Rome. P. 450–452.
- Dobritsa A., Coerper D. 2012. The novel plant protein in aperture pollen 1 marks distinct cellular domains and controls formation of apertures in the *Arabidopsis* pollen exine. — *Plant Cell*. 24 (11): 4452–4464. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.101220>
- Dzyuba O.F. 2006. Palynoindication of the environmental quality. St. Petersburg. 197 p. (In Russ.).
- Dzyuba O.F., Shrekova O.V., Tokarev P.I. 2006. On the natural polymorphism of pollen grains of *Acer tataricum* L. — *Paleontol. J.* 40 (suppl.5): 590–594. <https://doi.org/10.1134/s0031030106110062>
- Eide F. 1981. Key for Northwest European Rosaceae pollen. — *Grana*. 20 (2): 101–118. <https://doi.org/10.1080/00173138109427651>
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p. Flora of China. FOC Vol. 9. P. 357. [www.eFloras.org](http://www.eFloras.org)
- Fatemi N., Attar F., Assareh M.H., Hamzehee B. 2012. Pollen morphology of the genus *Rosa* L. (Rosaceae) in Iran. — *Iran. J. Bot.* 18 (2): 284–293.
- Gavrilova O.A. 2014. Application of confocal laser scanning microscope for pollen wall morphology study. — *Bot. Zhurn.* 99 (10): 1139–1147 (In Russ.).
- Galushko A.I. 1960. O nakhozhenii na Kavkaze *Rosa glabrifolia* C.A.M. [About the presence in the Caucasus of *Rosa glabrifolia* C.A.M.]. — *Botan. Materialy Gerbariya Botanicheskogo instituta Komarova*. 20: 194–204 (In Russ.).
- Gosudarstvennaya farmakopeya Rossiyskoy Federatsii. 2018. Moscow. Vol. IV. P. 6622–6633 (In Russ.).
- Grigoryeva V.V., Korobkov A.A., Tokarev P.I. 2009. Pollen morphology of genus *Artemisia* (Asteraceae). — *Bot. Zhurn.* 94 (3): 328–351 (In Russ.).
- Hebda R.J., Chinnappa C.C. 1990. Studies on pollen morphology of Rosaceae in Canada. — *Rev. Paleobot. Palynol.* 64 (1–4): 103–108. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90123-Z](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90123-Z)
- Ilyustrirovannyi opredelitel rasteniy Leningradskoy oblasti [Illustrated guide to plants of the Leningrad region. 2006. Moscow. 799 p. (In Russ.).
- Ivanov A.L. 2002. Redkie i ischezayushchie rasteniya Stavropoliya. [Rare and endangered plants of the Stavropol region.]. Stavropol. 352 p. (In Russ.).
- Kapelyan A.I. 2002. Collection of the genus *Rosa*. — In: The plants of outdoor of the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute. St. Petersburg. P. 167–178 (In Russ.).
- Kapelyan A.I. 2016. Collection of the genus *Rosa* in the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute. — In: Sixth International Scientific Conference “Biological diversity. Introduction of plants”. St. Petersburg. P. 145–147 (In Russ.).
- Kapelyan A.I. 2017a. Grafted and root-rooted roses in the botanical garden of Peter the Great. — *Works of State Nikit. Botan. Gard.* 145: 271–274 (In Russ.).
- Kapelyan A.I. 2017b. The history of introduction of species of the genus *Rosa* L. in Saint Petersburg. — *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii*. 51: 155–163 (In Russ.).
- Katsiotis A., Forsberg R.A. 1995. Pollen grain size in four ploidy levels of genus *Avena*. — *Euphytica*. 83 (2): 103–108. <https://doi.org/10.1007/BFO1678036>
- Koopman W.J.M., Wissemann V., de Cock K., Van Huylbroeck J., de Riek J., Sabatino G.J.H., Visser D., Vosman B., Ritz C., Maes B., Werlemark G., Nybom H., Debener T., Linde M., Smulders M.J.M. 2008. AFLP markers as a tool to reconstruct complex relationships: a case study in *Rosa* (Rosaceae). — *Am. J. Bot.* 95 (3): 353–366. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.3.353>
- Korobkov A.A. 1981. Polyni Severo-Vostoka SSSR [Mugworts of North-East of the URSS]. Leningrad. 120 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1967. A. Palynological terminology of angiosperms. Leningrad. 84 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1972. Pollen and spores of plants from European part of URSS. Vol. 1. Leningrad. P. 48–51 (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. Pollen of dicotyledonous plants of flora of the European part of the USSR (Lamiaceae–Zygophyllaceae). Leningrad. P. 109–111 (In Russ.).
- K’osev P.A. 2014. Russkiy travnik. Opisanie i primeneniye lekarstvennykh rasteniy. [Russian herbalist. Description and use of medicinal plants.]. Moscow. 896 p. (In Russ.).
- Laws H.M. 1965. Pollen grain morphology of polyploid *Oenotheras*. — *J. Heredity*. 56 (1): 18–21.
- Mignot A., Hoss C., Dajoz I., Leuret C., Henry J.-P., Dreuillaux J.-M., Heberle-Bors E., Till-Bottraud I. 1994. Pollen aperture polymorphism in the Angiosperms: importance, possible causes and consequences. — *Acta Bot. Gallica*. 14 (2): 109–122. <https://doi.org/10.1080/12538078.1994.10515144>

- Orlova S.Yu., Pavlov A.V., Verzhuk V.G. 2019. Viability of pollen in sweet cherry (*Cerasus avium*) varieties of different ecogeographic origin in the Northwestern region of Russia. — Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 180 (1): 66–72.  
<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-66-72>
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — Grana. 32 (2): 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — Grana. 34 (1): 10–20.  
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E. 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry. — Rev. Paleobot. Palynol. 104 (1): 67–83.  
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(98\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(98)00045-1)
- Prieu C., Matamoro-Vidal A., Raquin C., Dobritsa A., Mercier R., Gouyon R., Albert B. 2016. Aperture number influences pollen survival in *Arabidopsis* mutants. — Am. J. Bot. 103 (3): 452–459.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.1500301>
- Reitsma T.J. 1966. Pollen morphology of some European Rosaceae. — Acta Bot. Neerl. 15 (2): 290–379.
- Ritz C.M., Wissemann V. 2003. Male correlated non-maternal character inheritance in reciprocal hybrids of *Rosa* section *Caninae* (DC) Ser. (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 241 (11): 213–221.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-003-0058-2>
- Rubtsova O.L. 2009. Rid *Rosa* L. v Ukraini: genofond, istoriya, napryami doslizhen, docyagnennya ta perspektivi. [The genus *Rosa* L. in Ukraine: gene pool, history, directions of research, achievements and prospects] Kiiv. 375 p. (In Ukrainian).
- Saakov S.G., Rieksta D.A. 1973. Roses. Riga. 359 p. (In Russ.).
- Schanzer I.A. 2011. Gibridisaziya, polimorfizm i filogeneticheskie otnosheniya roda *Rosa* L. [Hybridization, polymorphism and phylogenetic relationships of the genus *Rosa* L.]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. Moscow. 41 p. (In Russ.).
- Schanzer I.A., Kutlunina Y.K. 2010. Interspecific hybridization in Wild Roses (*Rosa* L. sect. *Caninae* DC.). — Ivestiya RAN. Ser. Biologicheskaya. 5: 564–573 (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Kuzmina T.N. 2018. Some features of embryology of *Rosa spinosissima* L., *R. canina* и сортов *R. × damascena* Mill. intact and virus-infected plants. — Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 53 (3): 624–633.  
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.3.624eng>
- Shinwari M., Khan M.A. 2004. Pollen morphology of wild roses from Pakistan. — Hamdard Med. 47 (4): 5–13.
- Shmite D.Kh. 1988. Dikorastushchie i introdutsirovannyye vidy roda *Rosa* L. Pribaltiki. Avtoref. Diss...k.b.n. [Wild-growing and introduced species of the genus *Rosa* L. Baltic states: Abstract of the thesis. dis. ... Ph.D.] Vilnyus. 18 p. (In Russ.).
- Svyazeva O.A. 2005. Trees, shrubs and lianas of the park of the Botanical Garden of the V.L. Komarov Botanical Institute. St. Petersburg. 384 p. (In Russ.).
- Till-Bottraud I., Vincent M., Dajoz I., Mignot A. 1999. Pollen aperture heteromorphism: Variation in pollen type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata* (Violaceae). — Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris. Life Sciences. 322 (7): 579–589.
- Ueda Y. 1992. Pollen surface morphology in the genus *Rosa* related genera. — Jpn. J. Palynol. 38 (2): 94–105.
- Ueda Y., Tomita H. 1989. Morphometric analysis of pollen patterns in roses. — J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 58: 211–220.
- Wissemann V., Hellwig F.H. 1997. Reproduction and hybridization in the genus *Rosa* section *Caninae* (Ser.) Rehd. — Bot. Acta. 110: 251–256.  
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1997.tb00637.x>
- Wissemann V., Ritz C.M. 2007. Evolutionary patterns and processes in the genus *Rosa* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 266 (1–2): 79–89.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0542-1>
- Wronska-Pilarek D., Boratynska K. 2005. Pollen morphology of *Rosa gallica* L. Rosaceae L. from southern Poland. — Acta Soc. Bot. Polon. 74 (4): 297–304.
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M. 2009. Pollen morphological variability of Polish native species of *Rosa* L. (Rosaceae). — Dendrobiology. 62: 71–82.
- Wronska-Pilarek D. 2011. Pollen morphology of Polish native species of the *Rosa* genus (Rosaceae) and its relation to systematics. — Acta Soc. Bot. Pol. 80 (3): 221–232. <https://doi.org/10.5586/asbp.2011.031>
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M. 2011. Systematic importance of pollen morphological features of selected species from the genus *Rosa* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 295 (1): 55–72.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-011-0462-y>
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M., Bocianowski J., Janyszek M. 2015. The optimal sample size in pollen morphological studies using the example of *Rosa canina* L. (Rosaceae). — Palynology. 39 (1): 56–75.  
<https://doi.org/10.1080/01916122.2014.933748>
- Yuzepchuk S.V. 1941. Rose (Rosehip) — *Rosa* L. — In: Flora SSSR. Moscow, Leningrad. Vol. 10. P. 431–508 (In Russ.).
- Zhao Zhongchen, Chen Hubiao (perevod Li Min, Tkachenko K.G.). 2021. Lekarstvennoe syrye kitayskoy meditsiny [Medicinal raw materials of Chinese medicine]. St. Petersburg. 631p. (In Russ.).
- Zimmermann H., von Wehrden H., Renison D., Wesche K., Welk E., Damascos M.A., Hensen I. 2012. Shrub management is the principal driver of differing population sizes between native and invasive populations of *Rosa rubiginosa* L. — Biol. Invasions. 14 (10): 2141–2157.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-012-0220>
- Zlesak D. C. 2009. Pollen diameter and guard cell length as predictors of ploidy in diverse rose cultivars, species, and breeding lines. — Floriculture and ornamental biotechnology. 3 (Special Issue 1): 53–70.