

МОРФОГЕНЕЗ СЕМЕНИ ЛИЛЕЙНИКА ГИБРИДНОГО (*HEMEROCALLIS* × *HYBRIDA* HORT.)

Т. Н. Кузьмина

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН»

Поступила в редакцию 17.06.2016 г.

Аннотация. Лилейник гибридный (*Hemerocallis* × *hybrida* hort.) является одной из наиболее популярных цветочных культур в ландшафтном дизайне и цветоводстве. Селекция новых сортов лилейника направлена на выведение высоко декоративных сортов, наиболее приспособленных к климатическим условиям различных регионов. Использование традиционных селекционных методик требует комплексной оценки состояния репродуктивной системы вида. Однако для видов и сортов рода *Hemerocallis* L. отмечаются низкие показатели семяобразования, при этом отсутствуют детальные сведения о генезисе семян, что затрудняет определение причин абортирования плодов и семян.

Целью работы было определение особенностей формирования семян диплоидного ('Wally Nance') и тетраплоидного ('Cherry Eyed Pumpkin') сортов *Hemerocallis* × *hybrida* с учетом сопряженности развития зародыша, эндосперма и соматических структур. Для исследования в течение одного месяца после искусственного опыления фиксировали завязи и семена исследуемых сортов. Зафиксированный материал использовали для приготовления постоянных цитоэмбриологических препаратов, которые окрашивали гематоксилином и алциановым синим. Для анализа препаратов использовали световой микроскоп AxioScop A.1 (Carl Zeiss, Germany).

Анализ цитоэмбриологических препаратов показал, что эндосперм у *Hemerocallis* × *hybrida* на ранних этапах развития нуклеарного типа. Начиная с 9-10 суток после опыления, в эндосперме формируются клеточные структуры. Внутренний интегумент семязачатка в ходе развития семени облитерирует. Семенная кожура представлена производными наружного интегумента. В зрелом семени она образована крупными эпидермальными клетками и уплощенными субэпидермальными клетками.

Эмбриогенез у *Hemerocallis* × *hybrida* начинается на 3 сутки после опыления и соответствует Asterad-типу. На 20-22 сутки после опыления в зародыше отмечаются процессы гистогенеза и органогенеза. На 30 сутки семя полностью сформировано и содержит зрелый зародыш. Зрелый зародыш *Hemerocallis* × *hybrida* представлен крупной семядолей, апексом побега и зародышевым корнем. Граница между гипокотилем и семядолей слабо выражена. В целом развитие семян диплоидного и тетраплоидного сортов протекает сходно. Сорта различают лишь размерами зародыша. У тетраплоидного сорта длина зародыша составляет $0,54 \pm 0,02$ мм, а у диплоидного – $0,37 \pm 0,02$ мм.

Анализ стадий генезиса зародыша, эндосперма и соматических структур семени показал, что в проэмбриональный период происходит облитерация ткани внутреннего интегумента, разрастание паренхимы наружного интегумента и формирование нуклеарного эндосперма. В эмбриональный период развития зародыша эндосперм преобразуется в клеточную структуру, и проходят основные этапы дифференциации семенной кожуры. В ходе развития формирования семени наибольшее абортирование завязей отмечается в период с 1 по 5 сутки после опыления, что может быть обусловлено отсутствием оплодотворения яйцеклетки и нарушениями на начальных этапах эмбриогенеза. Абортирование плодов на 10-20 сутки после опыления приурочено эмбриональной стадии развития зародыша. В эти периоды у сортов *Hemerocallis* × *hybrida* наиболее велика угроза абортирования плодов и семян.

Таким образом, наиболее уязвимыми периодами генезиса семени *Hemerocallis* × *hybrida* можно считать оплодотворение, проэмбриональный и эмбриональный периоды до стадии активного роста и дифференциации зародыша.

Ключевые слова: *Hemerocallis*, лилейник гибридный, морфогенез, семя, эмбриогенез, зародыш, эндосперм, семенная кожура

Лилейник гибридный (*Hemerocallis* × *hybrida* hort.) является одной из наиболее популярных культур, используемых в ландшафтном дизайне и

цветоводстве, насчитывающей более 72 тыс. сортов, обладающих различной окраской и формой цветка, а также широким диапазоном периода цветения [1, 2]. В то же время селекционная работа

по выведению новых сортов лилейника, наиболее приспособленных к климатическим условиям различных регионов, сохраняет свою актуальность. Получение новых гибридов традиционными методами возможно лишь при образовании полноценных семян с жизнеспособным зародышем. При этом известным фактом является низкая способность завязывания семян у видов и сортов рода *Hemerocallis* при свободном опылении, а в ряде случаев невысокие показатели семяобразования отмечаются и при искусственном опылении [3 – 6]. Одной из возможных причин низкой завязываемости семян, как и образования нежизнеспособных семян, могут быть нарушения их развития, что приводит к гибели зародыша. Однако, на сегодняшний день вопросы генезиса семени представителей рода *Hemerocallis* остаются слабо изученными и ограничиваются сведениями о строении семенной кожуры и характеристикой зрелого зародыша [7 – 10]. Целью данного исследования было определение особенностей генезиса семени лилейника гибридного с учетом сопряженности развития его соматических структур, эндосперма и зародыша, в связи с выявлением критических стадий развития семени данной культуры.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

Для исследования брали завязи и семена *Hemerocallis* × *hybrida* hort. диплоидного ('Walle Nance') и тетраплоидного ('Cherry Eyed Pumpkin') сортов, имеющих высокую долю морфологически нормальных семязачатков [11]. Материал фиксировали через 1, 2, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 25–30 суток после искусственного опыления в смеси Чемберлена (90:5:5) [12], после чего объекты переносили в 70% водный раствор этилового спирта. Для обезвоживания материала использовали этиловый и бутиловый спирты, а также ксилол. Обезвоженные объекты пропитывали парафином в термостате при температуре 60°C. Парафиновые срезы делали на ротационном микротоме марки МРТУ толщиной 12–20 мкм, в зависимости от размеров объекта. Постоянные препараты окрашивали гематоксилином и алциановым синим [13]. Анализ препаратов проводили на микроскопах Jenaval (Zeiss, Германия) и Axio Scope A.1 (Zeiss, Германия) методом светлопольной микроскопии, а также методом поляризации. Микрофотографии получены с помощью системы анализа изображения Axio Cam ERc5s, с использованием программного приложения AxioVision Rel.4.8.2, и цифровой фотокамеры Olympus SP-

350. Классификация структур семязачатка проводится согласно типизации, предложенной И.И. Шамровым [14].

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Зрелый семязачаток представителей рода *Hemerocallis* анатропный, медионуцеллятный, битегмальный [15, 16]. В нуцеллусе семязачатка на ранних этапах его развития выделяют две морфологические области: латеральную и базальную, и однослойную эпидерму. К моменту созревания зародышевого мешка нуцеллус представлен двумя слоями клеток латеральной области, соприкасающейся с халазальным участком зародышевого мешка, и переходящим в колонку, в образовании которой принимают участие также клетки базальной области нуцеллуса. В ходе формирования семени, на 4-5 сутки после опыления, клетки нуцеллуса несколько уплощаются, при этом отмечается утолщение клеточных стенок, после чего его клетки начинают облитерировать, и к концу первой недели после опыления этот процесс завершается.

Наружный интегумент зрелого битегмально-семязачатка лилейника гибридного представлен 10-12 слоями клеток. В ходе формирования семязачатка наружный интегумент срастается с фуникулусом, в результате чего образуется рафе. После оплодотворения клетки наружной эпидермы постепенно становятся изодиаметрическими. В проэмбриональный период развития зародыша отмечается разрастание паранхимы наружного интегумента (рис. 1), но, начиная с 20 суток, эти клетки постепенно теряют содержимое и уплощаются, а в эпидермальном и субэпидермальных слоях в области микропиле начинают откладываться вторичные метаболиты (рис.2). В зрелом семени сохраняются лишь эпителиальные клетки и слои уплощенных субэпителиальных клеток, которые заполняются вторичными метаболитами, образуя экзотесту. Согласно литературным данным, у видов рода *Hemerocallis* клетки эпидермального слоя экзотесты заполнены меланинами, которые придают семени глянцево-черную окраску, а субэпидермальные клетки наружного интегумента содержат флобафены, обуславливающие их красно-коричневый оттенок [10, 17].

Внутренний интегумент, представленный в зрелом семязачатке четырьмя – шестью слоями клеток, облитерирует в период первых делений проэмбрио. Клетки внешнего слоя внутреннего интегумента, морфологически отличающиеся от

паренхимных клеток данного интегумента радиальной ориентацией и четко структурированным ядром, на 5 – 6 сутки после опыления приобретают изодиаметрическую форму, а начиная с 7 суток, отмечается их облитерация. На 12 сутки после опыления клеточные слои внутреннего интегумента морфологически слабо выражены. В этот период сохраняются лишь клетки в области микропиле, срастающиеся с тканью наружного интегумента (см. рис. 1).

Таким образом, семенная кожура зрелого семени лилейника гибридного представлена крупными эпидермальными и уплощенными субэпидермальными клетками, являющимися производными наружного интегумента, что свидетельствует об её экзотестальной природе (рис. 3). **Гипостаза** в зрелом семязачатке представителей рода *Hemerocallis* образована двумя слоями таблитчатых клеток с густой цитоплазмой. После оплодотворения количество клеточных слоев гипостазы возрастает. На стадии глобулярного зародыша клеточные стенки гипостазы утолщаются. В зрелом семени гипостаза представлена мелкими клетками с густой цитоплазмой и утолщенными клеточными стенками.

Халаза в семязачатке лилейника начинает формироваться в период закладки наружного интегумента. В сформированном семязачатке она занимает незначительную часть семязачатка, и может быть определена как мезохалаза.

Эндосперм у *H. × hybrida* на ранних этапах развития зародыша нуклеарного типа. Первые деления ядра эндосперма отмечаются на 2 сутки после опыления. К концу первой недели после опыления, когда нуцеллус уже разрушен, эндосперм представлен многочисленными ядрами, которые располагаются в цитоплазматических тяжах. Деление ядер эндосперма продолжается до 9–10 суток, после чего начинается образование клеточных перегородок. В зрелом семени эндосперм занимает значительную часть семени и представлен изодиаметрическими клетками в центральной части семени и радиально направленными клетками по периферии. Клеточные стенки клеток эндосперма несколько утолщены. Согласно литературным данным, в эндосперме накапливаются преимущественно липиды и белки [10, 17].

Эмбриогенез начинается на третьи сутки после опыления с поперечного деления зиготы, в результате которого образуются апикальная (*ca*) и базальная (*cb*) клетки. Последовательность первых генераций клеток свидетельствует об As-

terad-типе формирования зародыша. Характерно, что квадрант формируется на 4 сутки, октант – 6 сутки, а глобулярный зародыш со сформированной эмбриодермой образуется к девятым сутками (см. рис. 1). Глобулярный зародыш сохраняется до 20–22 суток, после чего активно начинаются процессы гисто- и органогенеза, приводящие к образованию дифференцированного зародыша. Таким образом, к тридцатым суткам после опыления зародыш дифференцирован и представлен крупной семядолей, составляющей большую часть зародыша, апексом побега и зародышевым корнем, при этом граница между гипокотилем и семядолей слабо выражена (см. рис. 3).

Следует отметить, что сравнительный анализ динамики развития семени диплоидного и тетраплоидного сортов не выявил существенных различий как в ходе развития их зародышей и эндосперма, так и соматических структур семени. Однако при сопоставлении размеров зрелых зародышей исследуемых сортов четко прослеживается зависимость между плоидностью материнского сорта и длиной зародыша. Так, в среднем длина зрелого зародыша тетраплоидного сорта *Cherry Eyed Pumpkin* на 0,17 см превышает длину зародыша диплоидного сорта *Wally Nance*, и составляют $0,54 \pm 0,02$ см и $0,37 \pm 0,02$ см соответственно для тетраплоидного и диплоидного сортов. Подобная зависимость прослеживается и для ряда других признаков сортов лилейника гибридного, в том числе и размера семени [18, 19].

В целом, на 30–33 сутки после опыления семя лилейника гибридного морфологически сформировано и представлено дифференцированным зародышем линейного типа, эндоспермом и экзотестальной семенной кожурой темно-коричневого или черного цвета.

Анализ развития семени лилейника гибридного выявил сопряженность между развитием зародыша и преобразованием соматических структур семязачатка, приводящих к формированию семени. Используя общепринятую периодизацию морфологической и функциональной перестройки эмбриональных структур, предложенную М.С. Яковлевым [20, 21], установлено, что в зиготный период у лилейника гибридного (1 – 3 сутки после опыления) начинается формироваться нуклеарный эндосперм, происходит рост семязачатка за счет разрастания паренхимы в области рафе и наружного интегумента.

В проэмбриональный период развития зародыша (с 3 по 9 сутки после опыления) отмечается

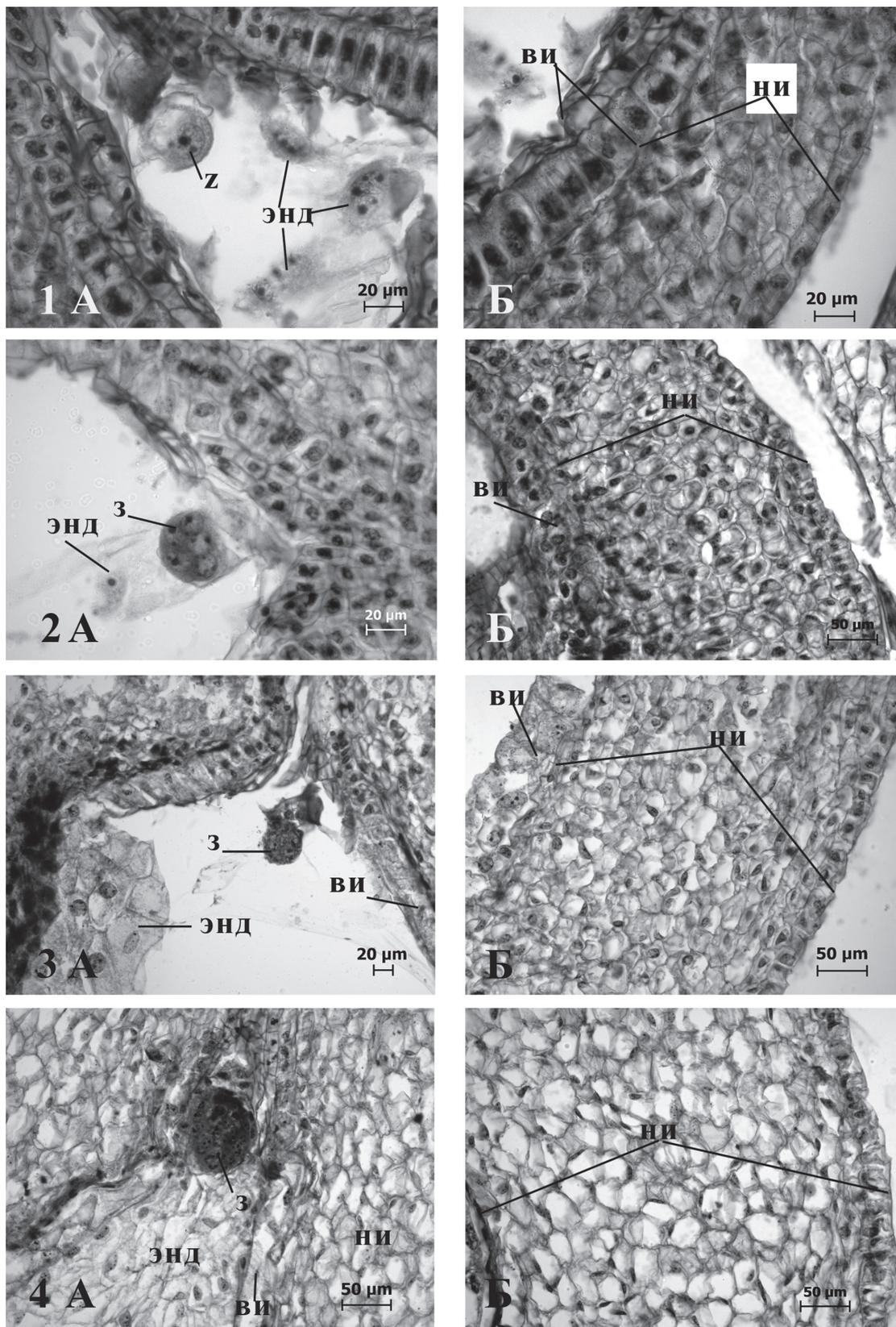


Рис. 1. Формирование зародыша (А) и семенной кожуры (Б) в процессе развития семени лилейника гибридного: 1 – 3 сутки после опыления; 2 – 6 сутки; 3 – 9 сутки; 4 – 12 сутки; (z – зигота; з – зародыш; энд – эндосперм; ни – наружный интегумент; ви – внутренний интегумент)

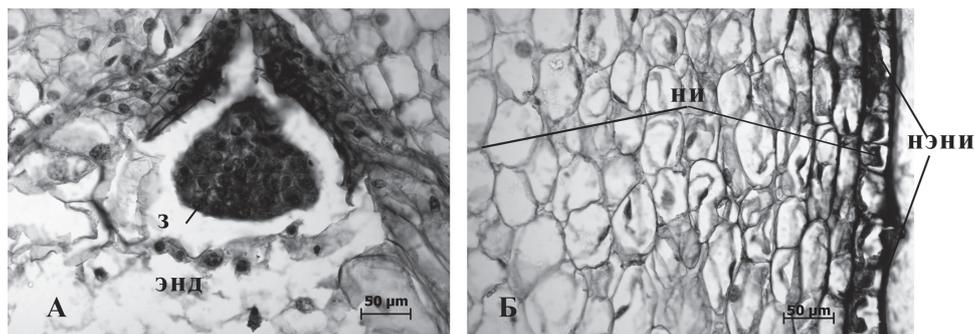


Рис. 2. Зародыш (А) и фрагмент семенной кожуры (Б) семени лилейника гибридного на 21 сутки после опыления (з – зародыш; ни – наружный интегумент; нэни – наружная эпидерма наружного интегумента; энд – эндосперм)

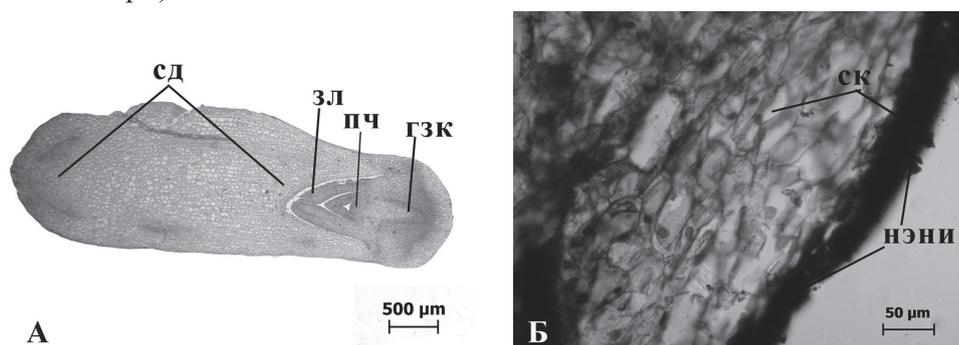


Рис. 3. Зародыш (А) и фрагмент семенной кожуры (Б, изображение в поляризованном свете) зрелого семени лилейника гибридного 'Cherry Eyed Pumpkin' (зл – зачатки листьев; гзк – главный зародышевый корень; гк – гипокотиль; сд – семядоля; пч – почка; ск – семенная кожура; нэни – наружная эпидерма наружного интегумента (экзотеста)

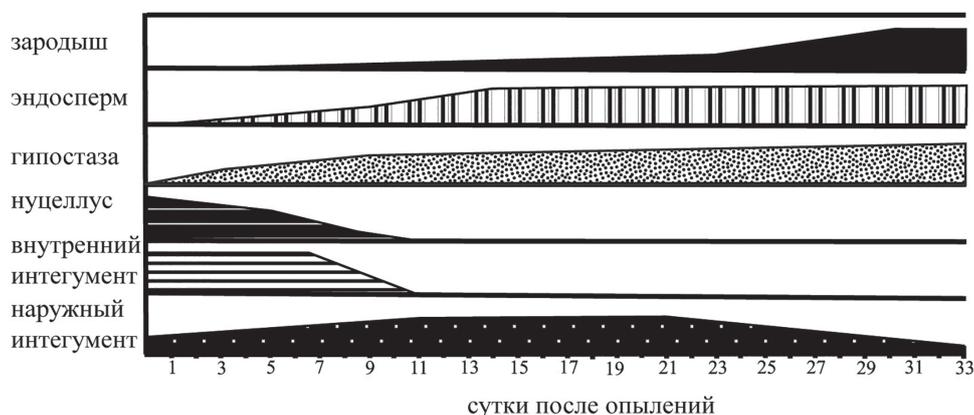


Рис. 4. Схема изменений структур семени лилейника гибридного в ходе его созревания

облитерация клеток нуцеллуса и внутреннего интегумента, морфологическая перестройка наружного интегумента, что связано с началом формирования семенной кожуры; утолщение клеточных стенок гипостазы, а также переход эндосперма к клеточной структуре.

В эмбриональный период (10-33 сутки после опыления), являющийся конечной стадией развития зародыша, когда идет гистогенная и морфологическая дифференцировка его основных

органов, окончательно формируется семенная кожура и эндосперм (рис. 4).

Сопоставление данных динамики развития зародыша и периодов опадания завязей и плодов показало, что после искусственного опыления сорта Cherry Eyed Pumpkin на 1–3 сутки опадает до 54% завязей, что, вероятно, связано с отсутствием оплодотворения. Опадание около 19% плодов в период с 3–9 сутки свидетельствует об аномалиях в развитии зародыша и эндосперма, происходя-

щих в проэмбриональный период. В период с 10 по 20 сутки до начала гистогенеза и органогенеза зародыша, отмечено абортирование до 12% плодов. Зрелости достигает лишь около 15% плодов от количества опыленных цветков. Таким образом, основными причинами, влияющими на образование семян у лилейника гибридного, являются отсутствие оплодотворения и абортирование семян в периоды, предшествующие стадиям активно роста и дифференциации зародыша.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение последовательно протекающих стадий генезиса семени лилейника гибридного позволило выявить сопряженность развития зародыша и окружающих структур. Трансформация тканей семязачатка, приводящая к образованию семени у лилейника гибридного, связана с облитерацией внутреннего интегумента, временным разрастанием паренхимы наружного интегумента и формированием нуклеарного эндосперма, происходящих в проэмбриональный период. В период эмбриональной фазы развития зародыша отмечается переход к точечной организации эндосперма, что свидетельствует об окончательном формировании запасных тканей семени, также же в этот период завершается дифференциация семенной кожуры. Поэтому периоды с 1 по 5 сутки после опыления и с 10 до 20 суток для исследованных сортов лилейника гибридного являются наиболее уязвимыми в ходе морфогенеза семени. В эти периоды существует угроза возникновения аномалий развития зародыша, приводящая к абортированию семян и плодов или образованию нежизнеспособных семян.

Автор выражает благодарность куратору коллекции лилейника гибридного Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН И.В. Улановской за предоставленную возможность работы с сортами коллекции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Улановская И.В. // “Дендрология, цветводство и садово-парковое строительство”, материалы международной научной конференции, 5 – 8 июня 2012 г., Ялта, 2012, с. 135.
2. The American Hemerocallis Society, online cultivar database [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.daylilydatabase.org> (дата обращения: 29.01.2018)

3. Крохмаль И.И. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Ялта, 2005. 21 с.
4. Лепилов С.М., Лепилова Л.А. // Субтропическое и декоративное садоводство. 2007. Т. 40. С. 130–138.
5. Шилова Н.В., Долганова З.В. // Вестник Алтайского государственного университета. 2009. Т. 10. № 60. С. 35–39.
6. Крестова И.Н. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Владивосток, 2010. 20 с.
7. Савченко М.И., Комар Г.А. Морфология цветка и репродуктивных процесс у покрытосеменных растений. Москва–Ленинград, Наука, 1965, С. 74–113.
8. Huber H. // Mitt. Bot. Staatssamml. 1969. Vol. 8. No. 2. pp. 219–538.
9. Комар Г. А. // Ботанический журнал. 1982. Т. 67. № 6. С. 800–805.
10. Оганезова Г.Г. // Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 12. С. 9–23.
11. Кузьмина Т.Н. // “Актуальные вопросы плодородия и декоративного садоводства в начале XXI века”, материалы науч.-практ. конф. 22 – 26 сентября 2014 г., Сочи, 2014. с. 219–226.
12. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений Москва, Агропромиздат, 1988. 217 с.
13. Жинкина Н.А. Воронова О.В. // Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 6. С. 168–171.
14. Шамров И.И. // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 10. С. 1–35.
15. Шамров И.И. // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 2. С. 13–33.
16. Кузьмина Т.Н. “Сучасна фітоморфологія”, матеріали 2-ї міжнародної наукової конференції з морфології рослин, 14-16 травня 2013 р., Львів, 2013. Т. 3. с. 183–188.
17. Комар Г.А. Сравнительная анатомия семян. Ленинград, Наука, 1985. Т. 1. С. 82–83.
18. Лепилов С.М. // Субтропическое и декоративное садоводство. 2007. Т. 40. С. 124–130.
19. Кузьмина Т.Н., Шевченко С.В. // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2014. Т. 112. С. 59–64.
20. Яковлев М.С. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae – Juglandaceae. Ленинград, Наука, 1981. С. 7–25.
21. Шамров И.И. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Санкт-Петербург: Мир и семья, 1997. С. 297–307.

Кузьмина Т. Н.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН»

Кузьмина Т. Н., кандидат биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории репродуктивной биологии и физиологии

E-mail: tnkuzmina@rambler.ru

Federal State Budgetary Institution of Science "Nikitsky Botanical Garden - National Science Center of the Russian Academy of Sciences"

Kuzmina T. N., candidate of Biology Sciences, Senior researcher of laboratory of reproductive biology and physiology of plants

E-mail: tnkuzmina@rambler.ru

MORPHOGENESIS OF DAYLILY (*HEMEROCALLIS* X *HYBRIDA* HORT.) SEEDS

T. N. Kuzmina

Federal State Budgetary Institution of Science
"Nikitsky Botanical Garden - National Science Center of the Russian Academy of Sciences"

Abstract. Daylily (*Hemerocallis* × *hybrida* hort.) is one of the most popular flower crops in landscape design and floriculture. Selection of *Hemerocallis* new cultivars is aimed at breeding of highly-ornamental varieties, adapted to the climatic environmental conditions of different regions. Traditional selection techniques require complex estimation of species reproductive system. However, low indexes of seed formation are observed among the species and varieties of *Hemerocallis* L. genus, also there is no detail information on seed genesis which makes it difficult to find the reasons of fruits and seeds abortion.

The objective of this paper is to define the peculiarities of seed formation in *Hemerocallis* × *hybrida* diploid ('Wally Nance') and tetraploid ('Cherry Eyed Pumpkin') varieties considering the conjugation of embryo, endosperm and somatic structures development.

Ovaries and seeds of the examined varieties were reported within one month after artificial pollination in the framework of the study. The reported material was used for permanent cytoembriological preparations, which were colored with hematoxylin and alcian blue. Light microscope AxioScop A.1 (Carl Zeiss, Germany) was used for analysis of preparations.

Analysis of cytoembriological preparations showed that *Hemerocallis* × *hybrida* endosperm is of nuclear type at early stages. From the 9th -10th days after pollination cell structures start to form in the endosperm.

Inner integument of ovule obliterates in the course of seed development. Seed coat is outer integument derivatives. In the mature seed it is formed by large epidermal cells and flattened subepidermal cells.

Embryogenesis of *Hemerocallis* × *hybrid* starts on the 3rd day after pollination and corresponds to Asterad-type. The processes of histogenesis and organogenesis are observed in the embryo on the 20th -22nd days after pollination. On the 30th day the seed is fully developed and contains mature embryo. Mature embryo *Hemerocallis* × *hybrid* includes a large cotyledon, shoot apex and embryo root. The border between hypocotyls and cotyledon is poorly marked.

In general, development processes of diploid and tetraploid varieties are similar. The difference is only in the size of embryo. The length of tetraploid type embryo is 0.54±0.02 mm, and diploid type embryo – 0.37±0.02mm.

The analysis of embryo genesis stages, endosperm and seed somatic structures showed that obliteration of inner integument tissue occurs during proembryonic period, as well as parenchymatous growth of outer integument and nuclear endosperm formation. During embryonic period of embryo development, endosperm is converted into cellular structure and goes through main stages of seed coat differentiation. The greatest number of ovary abortions is observed from the 1st day till the 5th day after pollination, which may be explained by the absence of egg fertilization and disorders on the initial stage of embryogenesis. Fruit abortion on the 10th -20th days after pollination is associated with embryonic stage of embryo development. During these periods varieties *Hemerocallis* × *hybrid* are exposed to the abortion of fruits and seeds most of all.

Thus, the most vulnerable periods for *Hemerocallis × hybrida* seed genesis are considered to be the periods of fertilization, proembryonic and embryonic periods before the stage of active growth and embryo differentiation.

Keywords: *Hemerocallis*, daylily, morphogenesis, seed, embryogenesis, embryo, endosperm, seed coat.

REFERENCES

1. Ulanovskaya I.V., "Dendrology, floriculture and landscape gardening", Materials of International Scientific Conference, June 5 – 8, 2012, Yalta, 2012, p. 135.
2. The American *Hemerocallis* Society, online cultivar database. Available at: <http://www.daylilydatabase.org> (accessed 29.01. 2018).
3. Krokmal' I.I. Avtoref. diss. cand. biol. nauk. Yalta, 2005, 21 p.
4. Lepilov S.M., Lepilova L.A., *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo*, 2007, Vol. 40, pp. 130–138.
5. Shilova N.V., Dolganova Z.V., *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2009, Vol. 10, No. 60, pp. 35–39.
6. Krestova I.N. Avtoref. diss. cand. biol. nauk. Vladivostok, 2010. 20 p.
7. Savchenko M.I., Komar G.A. *Morfologiya tsvetka i reproduktivnykh protsess u pokrytozemnykh rastenii*. Moscow–Leningrad, Nauka Publ., 1965. p. 74–113.
8. Huber H. *Mitt. Bot. Staatssamml.*, 1969, Vol. 8, No. 2, pp. 219–538.
9. Komar G. A., *Botanicheskii Zhurnal*, 1982, Vol. 67, No. 6, pp. 800–805.
10. Oganezova G.G., *Botanicheskii Zhurnal*, 1993, T. 78, № 12, pp. 9–23.
11. Kuzmina T.N., "Current issues of plant growing and ornamental horticulture at the beginning of XXI century", Materials from the International theoretical-and-practical conference, Sept. 22-26, 2014, Sochi, 2014, pp. 219 – 226.
12. Pausheva Z.P., *Praktikum po tsitologii rastenii*. Moscow, Agropromizdat Publ., 1988, 217 s.
13. Zhinkina N.A., Voronova O.N., *Botanicheskii Zhurnal*, 2000, Vol. 85, No. 6, pp. 168–171.
14. Shamrov I.I., *Botanicheskii Zhurnal*, 1999, Vol. 84, No. 10, pp. 1–35.
15. Shamrov I.I., *Botanicheskii Zhurnal*, 1999, Vol. 84, No. 2, pp. 13–33.
16. Kuzmina T.N., "Modern phytomorphology", 2nd International Scientific Conference of Plant Morphology, May 14 –16, 2013, Lviv, Ukraine, Vol. 3, 2013, pp. 183–188.
17. Komar G.A., *Sravnitel'naya anatomiya semyan*. Leningrad, Nauka Publ, 1985, Vol. 1, pp. 82–83.
18. Lepilov S.M., *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo*, 2007, T. 40. pp. 124–130.
19. Kuzmina T.N., Shevchenko S.V., *Byulleten Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2014, Vol. 112, pp. 59–64.
20. Yakovlev M.S., *Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rastenii*. Winteraceae – Juglandaceae, Leningrad, Nauka Publ., 1981. pp. 7–25.
21. Shamrov I.I., *Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii*. St. Petersburg, Mir i sem'ya Publ., 1997, vol. 2. pp. 297–307.