

УДК 634.721:634.725:631.526.325:581.4(470.2)

О. А. Тихонова¹, к.с.-х.н.

О. А. Гаврилова², к.б.н.

Н. А. Пупкова¹, н.с.



¹ФБГНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова» (ВИР), Россия, Санкт-Петербург, o.tikhonova@vir.nw.ru, pupkova.natalia@yandex.ru

²ФБГНУ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Россия, Санкт-Петербург, gavrilova@binran.ru

МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СМОРОДИННО-КРЫЖОВНИКОВЫХ ГИБРИДОВ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

*Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ
в рамках научного проекта № 15-04-06386_а*

Аннотация

Изучены морфо-биологические особенности и хозяйственно-ценные признаки смородинно-крыжовниковых гибридов в условиях Северо-Запада России. Определены сроки наступления основных фенологических фаз с учетом необходимого в условиях региона количества тепла; изучена динамика роста побегов; оценены зимостойкость, самоплодность, продуктивность, устойчивость к болезням и вредителям. Определены отдельные элементы продуктивности и химический состав плодов. Проведено изучение основных стадий микроспорогенеза; морфологии пыльцевых зерен тетраплоидов и их родительских форм.

Выявлено, что пыльцевые зерна гибридов по своей морфологии занимают промежуточное положение между пыльцой смородины и крыжовника. Многообразие форм зерен и наличие мелкогабаритных зерен в образцах является дополнительной характеристикой тетраплоидов.

Исследование особенностей биологии тетраплоидов показало, что условия теплообеспеченности и продолжительность вегетационного периода региона недостаточны для успешного возделывания этих гибридов.

Вместе с тем смородинно-крыжовниковые гибриды обладают важнейшими для селекции признаками – устойчивостью к грибным болезням, невосприимчивостью к почковому клещу и махровости и могут служить ценным исходным материалом для селекции на эти признаки.

Ключевые слова: тетраплоиды, морфология, цветок, плод, зимостойкость, самоплодность, продуктивность, химический состав, смородинно-крыжовниковый гибрид, пыльца

UDC 634.721:634.725:631.526.325:581.4(470.2)

O. A. Tikhonova¹, *doctor of agricultural sciences*

O. A. Gavrilova², *candidate of biological sciences*

N. A. Pupkova¹, *researcher*

¹N. I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Russia, Saint-Petersburg, o.tikhonova@vir.nw.ru, pupkova.natalia@yandex.ru

²Komarov Botanical Institute of RAS, Russia, Saint-Petersburg, gavrilova@binran.ru

MORPHO-BIOLOGICAL FEATURES OF BLACK CURRANT - GOOSEBERRY HYBRIDS IN THE NORTH- WEST OF RUSSIA

*The reported study was funded by RFBR,
according to the research project No. 15-04-06386_ a*

Abstract

The morphological and biological characteristics and economic-valuable traits has been studied in black currant- gooseberry hybrids under conditions of the Russian Northwest. The timing of the main phenophases has been determined taking into account the required accumulated temperatures in the conditions of this region. The features of shoot growth were studied. Winter hardiness, self-fertility, productiveness, resistance to diseases and pests and some elements of productivity and chemical compounds of berries were estimated.

Pollen grains of tetraploid and their parental forms were studied by light and scanning electron microscopy. The main stages of microsporogenesis were investigated .

Pollen grains of hybrids are intermediate in currant and gooseberry pollen by their morphology. The diversity of forms of grains and the presence of small-sized grains are an additional characteristics of tetraploids

The study revealed that the conditions of heat supply and the duration of the growing season is insufficient for the successful cultivation of these hybrids in the region. Black currant-geoseberry hybrids have important characteristics – resistance to fungal diseases, immune to bud mite and reversion and can be used as a valuable initial material in breeding programs.

Key words: tetraploids, morphology, flower, berry, winter hardiness, self-fertility, productivity, chemical compound, currant – gooseberries hybrids, Joštberry, pollen

Введение

Скрещивание крыжовника с черной смородиной и соединение их ценных свойств в одном растении – давняя мечта селекционеров [20]. Она получила свое воплощение, когда с помощью методов экспериментальной полиплоидии была преодолена стерильность отдаленных гибридов. Но путь этот был очень длительным и сложным.

Первые скрещивания между смородиной и крыжовником были выполнены в Йоркшире Кульвервеллом (W. Culverwell) в 1883 году. Побеги полученных гибридов были бесшипными, как у смородины; листья, внешне напоминающие крыжовник, не имели типичного черносмородинного аромата, т. к. на них отсутствовали характерные для черной смородины эфиромасличные железки. Из полученных растений был отобран один сеянец с партенокарпическими мелкими плодами, названный впоследствии *Ribes culverwellii*.

В 1895 г. Wilson повторил скрещивания смородины черной с крыжовником и получил гибридные сеянцы, похожие на гибрид Кульвервэлла – с мелкими 3-х-цветковыми кистями, хорошо развитыми пыльниками, но стерильной пылью [3].

Попытки скрестить крыжовник со смородиной предпринимались в США Людвигом Бербанком. Скрещивание, по словам ученого, было трудным, а гибриды оказались стерильными. «Получение бесшипного крыжовника, – писал Бербанк [2], – несомненно, являлось целью селекционера по отношению ко всем сортам крыжовника. Отсутствие колючек в сочетании с крупными прекрасными ягодами сделало бы крыжовник значительно более популярным».

Ученый пришел к выводу, что, несмотря на родовое сходство с точки зрения ботаников, смородина и крыжовник в действительности – широко уклонившиеся друг от друга таксоны. Вместе с тем Л. Бербанк отмечал, что существует много видов крыжовника и смородины, среди которых можно найти более близкородственные и получить от скрещивания интересные результаты [21].

В нашей стране первые скрещивания смородины с крыжовником связаны с именем И. В. Мичурина. Он скрестил сорт крыжовника Штамбовый с сортом смородины Сеянец Крандаля (*Ribes odoratum* Wendl.) [11]. Полученные сеянцы оказались практически бесплодными.

Начатая еще при жизни И. В. Мичурина работа в Центральной генетической лаборатории по выведению ценного гибрида крыжовника со смородиной [16], была продолжена учеными этого научного учреждения – А. Я. Кузьминым [13], И. А. Толмачевым [23], Н. П. Чувашиной [29, 30] И. Г. Тюниковым [27] и др.

Плодоносящие гибриды между смородиной и крыжовником были получены также на Московской плодово-ягодной станции Н. К. Смольяниновой и на Новосибирской плодово-ягодной станции Д. А. Андрейченко [16].

Созданию фертильных отдаленных гибридов посвятили немало усилий С. Х. Дука [8], И. М. Ковтун [12], Кантор Т. С. [11], Г. А. Бавтута [1] и др.

Однако полученные ими межродовые смородинно-крыжовниковые гибриды, имеющие признаки промежуточного характера, оказались стерильными или завязывали небольшое количество плодов, семена в которых почти всегда отсутствовали [3].

Из зарубежных исследователей, работавших в этом направлении, следует отметить работы Р. Бауэра [31], Ф. Нильсона [35], Р. Найт и Э. Кип [34] и др.

Вначале при проведении отдаленных скрещиваний селекционеры пытались решить частные проблемы одной из культур: получение бесшипного крыжовника либо создание сортов черной смородины, устойчивых к почковому клещу за счет введения в геном последней гена *Se* от крыжовника, обеспечивающего высокую устойчивость к данному вредителю. Кроме того, казалось, что в таких гибридах можно будет объединить и лучшие качества обеих культур: бесшипность и высокую витаминность смородины, крупноплодность крыжовника, высокие вкусовые качества обеих родительских форм, устойчивость к болезням и вредителям, особенно к почковому клещу, прямостоячий габитус куста.

Проблема получения фертильных межродовых гибридов была успешно решена методами экспериментальной полиплоидии.

В 50-е годы XX-столетия в Англии, на Ист-Моллингской станции Р. Найтом, Э. Кип и Дж. Паркер при использовании всех доступных приемов селекции (отдаленной гибридизации, полиплоидии, беккрасса, отбора на инфекционном фоне) удалось передать ген *Se*, контролирующей устойчивость к почковому клещу, от крыжовника смородине [15].

В 70-х годах прошлого столетия в результате сорокалетней работы в институте им. Макса Планка (ФРГ) Р. Бауэром был получен первый плодовой смородинно-крыжовниковый гибрид, получивший название Jošta, которое происходило от слияния первых букв немецкого названия смородины (Johannisbeere) и крыжовника (Stachelbeere).

В ГДР, в Институте селекции плодовых культур в Дрезден-Пиллнице известным селекционером Х. Муравски [15] были выведены сорта Jochina и Jochelina, которые являлись отдаленными гибридами между смородиной и крыжовником.

В Швеции, на сельскохозяйственной станции в Альнарпе, межвидовые скрещивания проводил профессор Ф. Нильсон, которым и был получен фертильный смородинно-крыжовниковый гибрид Kroma.

В Венгрии селекционером А. Порпацци создан сорт смородино-крыжовника Riko [15].

В настоящее время эти сорта районированы и успешно возделываются в мягких климатических условиях Западной Европы. Было даже предложено рассматривать их в ранге новой культуры, присвоив ей название рибелярия или латинское название *Ribes × nigrolaria* Rud. Bauer & A. Bauer.

В нашей стране смородинно-крыжовниковые гибриды не получили промышленного распространения. Сведения об особенностях их выращивания на территории России и сопредельных государств немногочисленны и противоречивы. Так, в условиях Закарпатья, по сообщению И. Ю. Фогела [28], сорт Jošta проявляет устойчивость к американской мучнистой росе и антракнозу, имеет достаточную зимостойкость вегетативных органов, но отмечены случаи повреждения цветков весенними заморозками. На Алтае, по наблюдениям Л. С. Санкина [20], напротив, смородинно-крыжовниковые гибриды Jošta и Kroma незимостойки и поражаются американской мучнистой росой. В Республике Коми сорт Jošta также сильно подмерзает (до 4 баллов) и имеет единичное плодоношение [24].

Сведения о возделывании смородинно-крыжовниковых гибридов на территории Северо-Запада России отсутствуют.

В связи с этим задачей нашего исследования явилось изучение морфо-биологических особенностей и хозяйственно-ценных признаков смородинно-крыжовниковых гибридов в условиях Северо-Запада России и определение возможности их выращивания в данном регионе.

Материалы и методика исследований

Особенности биологии смородинно-крыжовниковых гибридов изучали на коллекции черной смородины Павловской опытной станции ВИР, расположенной в г. Павловске Ленинградской области. Исследования проводили по общепринятым методикам [5, 17, 18].

Определение химического состава ягод (сухое вещество, сумма сахаров, аскорбиновая кислота, титруемая кислотность) проведено сотрудниками отдела биохимии ВИР по общепринятым методикам [14]. Р-активные вещества и пектины определяли по методическим указаниям [10] под руководством к.б.н. С. А. Стрельчиной.

При определении продолжительности функционирования рылец пестика проводили кастрацию на стадии бутона. Кастрированные бутоны изолировали с помощью марлевых мешочков. Каждый бутон в кисти нумеровали. Ежедневно отмечали состояние бутона (цветка). После раскрытия цветков опыляли их предварительно подготовленной пылью (искусственное самоопыление) в течение 7...10 дней. Завязываемость ягод учитывали по каждому цветку.

Морфологию пыльцы и исследование прохождения основных стадий микроспорогенеза изучали в лаборатории палинологии БИН РАН. Для исследования с помощью светового микроскопа пыльцевые зерна обрабатывали по стандартному ацетолизному методу [32]. Исследования на сканирующем электроном микроскопе (СЭМ) JEOL JSM – 6390 проводили в Центре Коллективного пользования БИН РАН.

Объектами изучения явились сорта Jošta и Kroma, а также межродовые гибриды смородины и крыжовника Э. Кип – В 1323 /3 и 3231, которые были получены в коллекцию Павловской опытной станции ВИР от А. С. Равкина (ВСТИСП, Москва).

Исходными формами при получении сорта Jošta служили (*Ribes nigrum* × *R. grossularia*) × (*R. nigrum* × *R. divaricatum*).

Сорт Kroma получен от скрещивания гибридных форм (*Ribes nigrum* × *Grossularia*) × (*Ribes nigrum* × *R. niveum*).

Генетическое происхождение гибридов 3231 и В 1323/3 не установлено.

Результаты и их обсуждение

Смородинно-крыжовниковые гибриды являются многолетними ягодными кустарниками с прочными, толстыми, прямыми, бесшипными, опушенными побегами. Кусты этих растений отличаются большей долговечностью ветвей, но меньшей по сравнению с черной смородиной побегообразовательной способностью. По силе роста, тем не менее, смородинно-крыжовниковые гибриды значительно превосходят и смородину, и крыжовник.

Сильнее всего гетерозисный эффект выражен у сорта Jošta, который формирует мощный раскидистый куст с центральными ветвями, направленными вверх и достигающими в высоту до 1,8 м. Отдельные ветви по периферии куста могут быть изогнуты и распростерты в стороны до 1,5 м (таблица 1).

Шведский сорт Kroma имеет компактный мощный куст прямостоячей формы, но с более редким размещением ветвей по сравнению с Йоштой.

Для гибрида В 1323/3 характерны компактные, красивые, прямостоячие кусты высотой до 1,5 м.

Из всех изученных тетраплоидов гибрид 3231, имеющий прямостоячий габитус куста, отличается наиболее сдержанным ростом (таблица 1).

Таблица 1– Параметры куста смородинно-крыжовниковых гибридов

Название образца	Параметры куста, м			Объем куста, м ³
	высота	длина	ширина	
Jošta	1,8	2,3	2,1	8,7
Kroma	1,5	1,9	1,2	3,4
В 1323/3	1,5	1,2	1,3	2,3
3231	1,3	1,2	1,1	1,7

Листья тетраплоидов пятилопастные, блестящие, по внешнему виду больше напоминают листья крыжовника, но крупнее их по размеру (рисунок 1). В отличие от черной смородины, как уже указывалось, они не имеют типичного черносмородинного аромата вследствие отсутствия на них эфиромасличных железок, обуславливающих специфический запах. Верхняя сторона листа имеет интенсивную темно-зеленую окраску. Нижняя сторона листовой пластинки более светлая, опушенная. Интенсивность опушения различна – от густого опушения жилок у гибрида В 1323/3 и чуть разреженного, но с более длинными волосками у тетраплоида 3231 до довольно редкого опушения у сорта Kroma и очень редкого, практически незаметного у сорта Jošta.



Рисунок 1 – Листья смородинно-крыжовниковых гибридов

Листовая пластинка кожистая, морщинистая. Исключение составляет сорт Крома, листья которого характеризуются более гладкой поверхностью.

Средняя лопасть листа яйцевидной формы с хорошо заметными выступами по краям; как правило, она длиннее и шире боковых лопастей. У гибридов В 1323/3 и 3231 очень часто встречаются листья, средняя лопасть которых лишь ненамного превышает боковые.

Характер изогнутости листовой пластинки изучаемых образцов различен. Как правило, она может быть изогнута в разных плоскостях.

У сорта Крома края средней лопасти отдельных листьев приподняты, за счет чего она вогнута по центральной жилке таким образом, что создается впечатление свернутости ее в трубку.

У сорта Jošta средняя лопасть листа слегка широко вогнута. Верхушка ее к осени подогнута вниз и направлена чуть в сторону.

У тетраплоида В 1323/3 края средней лопасти и верхняя сторона боковых лопастей приподняты вверх и близко прилегают друг к другу (боковые лопасти как бы «прикрывают» среднюю с боков).

Листовая пластинка гибрида 3231 не имеет четкой изогнутости – края средней лопасти могут быть приподняты вверх лишь с одной стороны, создавая впечатление изогнутости в разных направлениях. Листья часто асимметричны.

Боковые лопасти яйцевидной формы (у образца 3231 – яйцевидные или округлые), крупные (3231 и В 1323/3) и средние (Крома и Jošta) по величине. Часто одна из лопастей развита сильнее (Крома), из-за чего наблюдается асимметрия листа. Жилки боковых лопастей расходятся под острым или прямым углом.

Базальные лопасти от четко выраженных, довольно крупных (3231), до развитых средне (В 1323/3, Крома), с приподнятыми вверх краями (В 1323/3). Жилки базальных лопастей распростерты.

Основание листовой пластинки от щелевидного до открытого – округлого или сердцевидного (рисунок 1).

Черешок листа опушенный, без антоциановой окраски.

Зубцы по краю листовой пластинки двояко городчатые, крупные, с ясно выраженным белым кончиком («коготком»).

Листовые рубцы округлые (3231, Крома) или прямые, слегка закругленные с краев (В 1323/3, Jošta).

Почки яйцевидные, мелкие, с плотным расположением почечных чешуй, слегка

отстоящие от побега.

Цветки крупные – 1,3...1,8 см в диаметре, колокольчатой или округло-колокольчатой формы с широко открытым зевом и длинной, слегка пузырчатой или пузырчато-гранистой трубкой цветоноса (рисунок 2). Чашелистики 0,5...0,8 см длины и 0,35 см ширины, узко-яйцевидной формы (у очень крупных цветков почти ланцетовидные) с округлой или слегка заостренной верхушкой, яркие, малиново-пурпурные, опушенные, в полностью раскрывшемся цветке равномерно дуговидно изогнутые. Лепестки мелкие, яйцевидные, с округлой верхушкой и оттянутым ноготком, зеленовато-белые, с очень бледной, размытой, едва заметной антоциановой окраской по краю, прямостоячие, отстоящие друг от друга. Пестик с двураздельным рыльцем, прямостоячий, длиннее тычинок. Соцветие – одиночная малоцветковая (3...5 цветков) кисть, дуговидно изогнутая во время цветения.



Рисунок 2 – Цветки смородинно-крыжовникового гибрида Jošta

Изучение сроков наступления основных фенологических фаз, проведенное в условиях Северо-Запада России, показало, что вегетация смородинно-крыжовниковых гибридов в этом регионе начинается в среднем 14 апреля при достижении Σ активных (выше +5°C) температур 39,2° (таблица 2).

Таблица 2 – Сроки наступления основных фенологических фаз смородинно-крыжовниковых гибридов

Начало вегетации		Начало цветения		Начало созревания	
<u>Средняя дата</u> варьирование	Σ активных t (выше +5°C), град.	<u>Средняя дата</u> варьирование	Σ активных t (выше +5°C), град.	<u>Средняя дата</u> варьирование	Σ активных t (выше +5°C), град.
<u>14 IV</u> 9 IV...25 IV	39,2 ± 13,8	<u>19 V</u> 8 V...25 V	335,1±37,6	<u>1 VIII</u> 25VII...7VIII	1479,7± 60,0

Спустя 34 дня после выдвижения зеленого конуса, во второй половине мая, начинают распускаться цветки тетраплоидов. Для начала цветения смородинно-крыжовниковым гибридам необходимо накопление суммы активных температур 335,1°. Варьирование по срокам начала цветения в зависимости от условий года составляет 17 дней (8V...25V).

Окрашивание ягод (фаза начала созревания) наступает у тетраплоидов в среднем через 76 дней после начала цветения – 1 августа, что соответствует суммарному количеству тепла 1479,7°.

Если сопоставить сроки наступления основных фенофаз у смородинно-крыжовниковых гибридов и сортов черной смородины (таблица 3), то можно увидеть, что выдвижение зеленого конуса у тетраплоидов совпадает по времени наступления данной фазы с ранними сортами смородины. Фенофаза «начало цветения» проходит в сроки, близкие к поздноцветущим сортам смородины. Для наступления фазы «начало созревания» смородинно-крыжовниковым гибридам требуется накопление больших сумм тепла, и созревание их начинается позже, чем у поздних сортов черной смородины.

Таблица 3 – Сроки наступления основных фенофаз сортов черной смородины

Группы сортов	Начало вегетации		Начало цветения		Начало созревания	
	средняя дата	Σ активных t, град.	средняя дата	Σ активных t, град.	средняя дата	Σ активных t, град.
Ранние	<u>9...13</u> IV	21,9...31,8	<u>7...13</u> V	203,8 $\pm$ 18,0 239,6 $\pm$ 11,3	29 VI...5VII	1050,0 $\pm$ 57,1 1121,0 $\pm$ 32,0
Средние	<u>17...21</u> IV	35,5...45,9	<u>14...18</u> V	241,9 $\pm$ 15,7 285,3 $\pm$ 13,9	<u>12...17</u> VII	1170,0 $\pm$ 35,3 1256,6 $\pm$ 49,7
Поздние	<u>25...30</u> IV	50,9...63,5	<u>20...25</u> V	319,9 344,0 $\pm$ 23,9	<u>18 – 26</u> VII	1266,8 $\pm$ 51,7 1413,7 $\pm$ 42,9

Фенофазы сортов крыжовника несколько отличаются от черной смородины. Вегетация крыжовника начинается 17 апреля – 1 мая; начало цветения – 19...27 мая. Ягоды самых ранних сортов окрашиваются 20...24 июля. С разницей в 5...6 дней начинается созревание основной массы сортов – 26...29 июля. Поздние и очень поздние сорта начинают созревать в период с 30 июля по 16 августа.

Если сравнить даты начала основных фенофаз крыжовника и смородинно-крыжовников гибридов, то мы можем убедиться, что сроки начала вегетации и начала цветения тетраплоидов близки к датам указанных фенофаз ранних сортов крыжовника, а созревание ягод наступает как у поздних его сортов.

Наши исследования показали, что во время вегетации растений, с момента выдвижения зеленого конуса и до начала распускания первых зеленых

листочков, у гибридов Йошта и Крома, так же, как и у известных родительских видов (*Ribes nigrum* L., *R. grossularia* L., *R. divaricatum* Douglas, *R. niveum* Lindl.) происходит микроспорогенез. Стадия тетрад у разных образцов выявлена в период со 2 по 17 апреля. При этом отмечено, что у изученных видов образуются правильные тетрады, тогда как у гибрида Йошта наряду с формирующимися тетрадами, присутствуют и многочисленные полиады. Полностью сформированные пыльцевые зерна обнаружены во всех образцах со второй половины апреля, до начала цветения.

У европейского подвида смородины черной стадии онтогенеза пыльцы проходят на 10 дней позже, а у *R. niveum* на 5 дней раньше, чем у других изученных видов и гибридов.

Как показали исследования, пыльцевые зерна представителей семейства Grossulariaceae сфероидальные, среднего размера, главным образом, от 25 до 40 мкм в диаметре [33]. Как ранее было выявлено авторами [6], пыльцевые зерна крыжовников – меридионально-4-5-бороздно-8-10-поровые (рисунок 3 (6), а смородин – глобально-6-10-порово-оровые (рисунок 3 (5)).

У гибридов (рисунок 3 (1...4)) обнаружены переходные формы пыльцы от меридионально бороздных к глобально поровым, соотношение поровых и бороздных зерен у различных гибридов не одинаково. У тетраплоидов Йошта и Крома не

происходит увеличения размера пыльцевых зерен, но отмечено наличие в образцах мелкоразмерных пыльцевых зерен около 10 мкм в диаметре. У гибридов 3231 и В 1323/3 в целом наблюдается та же картина (рисунок 3 (1,3)).

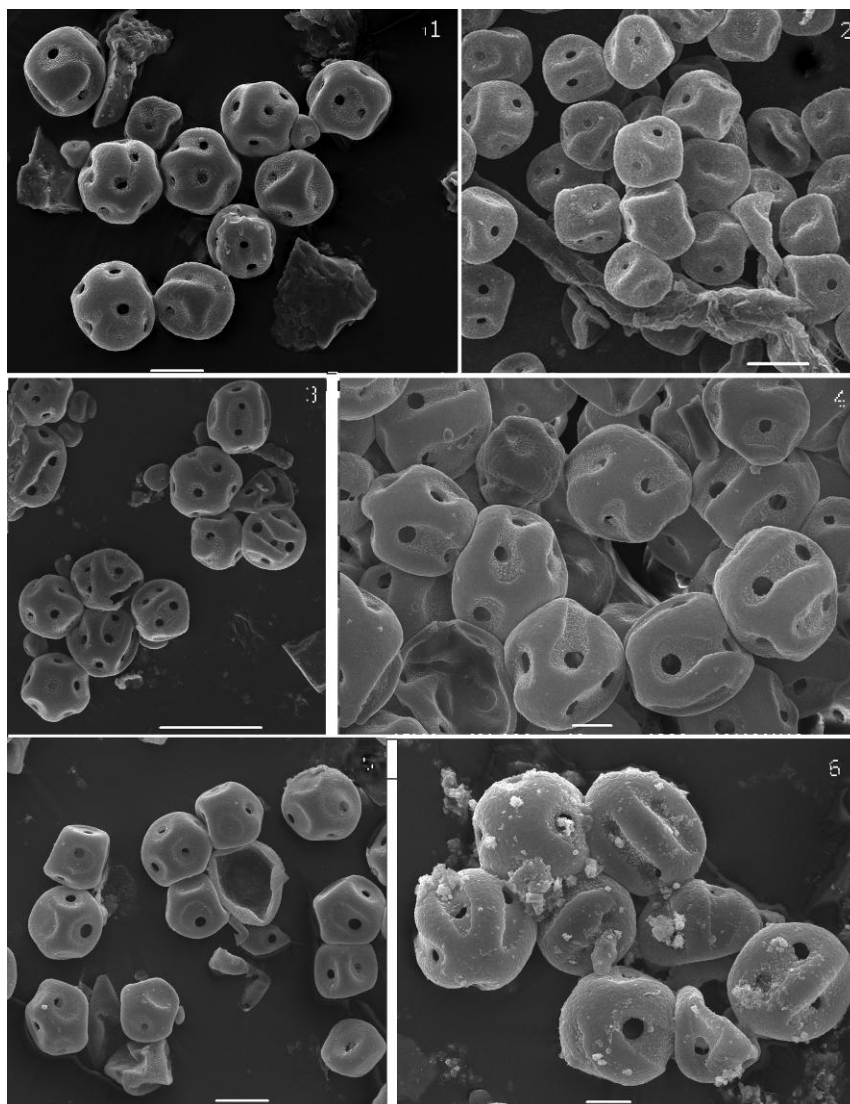


Рисунок 3 – Микрофотографии пыльцевых зерен (СЭМ) гибридов: В 1323/3 (1), Kroma (2), 3231 (3), Jošta (4) и видов - *Ribes nigrum* (5) и *R. divaricatum* (6). Масштабная линейка: 1, 2, 5 – 20 мкм, 3 – 50 мкм, 4,6 – 10 мкм.

Многообразие форм пыльцевых зерен в одном образце является дополнительной характеристикой пыльцы смородинно-крыжовниковых гибридов.

Изучение особенностей роста смородинно-крыжовниковых гибридов показало, что первыми, при прогревании верхних слоев почвы, начинают отрастать прикорневые побеги. Этот процесс начинается примерно за неделю до начала цветения – 7 мая и заканчивается в среднем 30 августа.

Продолжительность роста составляет 116 дней. Длина побега к этому сроку достигает в среднем 113,5 см. Кривые прироста имеют в основном 3-х-вершинный характер.

Рост порядковых побегов начинается чуть позже (17 мая), за 8 – 14 дней до начала цветения. Рост их продолжается в течение 110 дней и заканчивается в среднем 5...10 сентября (рисунок 4). Средняя длина побега к этому сроку составляет 85 см. На 1 м побега формируется 47 почек, из них на долю смешанных приходится 73,8%.

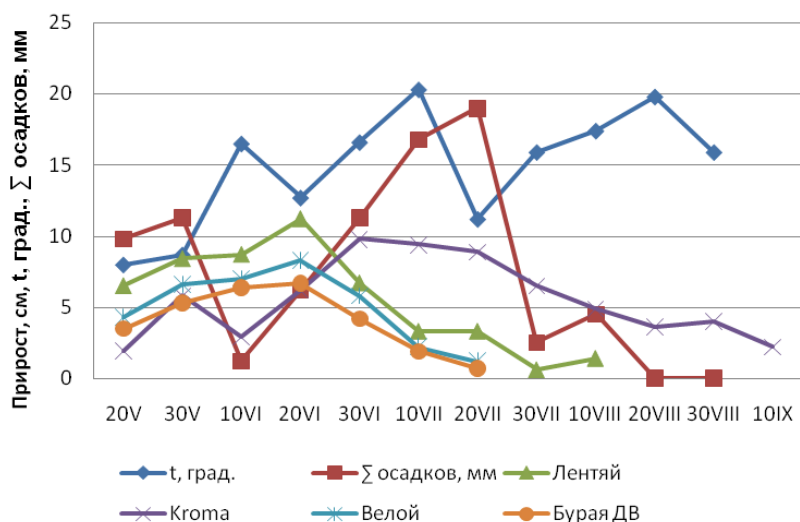


Рисунок 4 – Динамика прироста побегов первого порядка ветвления

В зависимости от условий года у смородинно-крыжовниковых гибридов наблюдается, как правило, 3 (иногда 4) волны роста.

Очень длительный, затяжной рост побегов смородинно-крыжовниковых гибридов приводит к тому, что они «уходят под зиму» с неодревесневшими, почти зелеными побегами и несформировавшейся верхушечной почкой. Это обстоятельство служит, по-видимому, одной из причин их слабой зимостойкости.

Оценка зимостойкости изучаемых образцов, проведенная в условиях Северо-Западного региона, показала, что основной ущерб растениям тетраплоидов наносят низкие минусовые температуры в суровые морозные зимы. При этом происходит подмерзание надземной части растений практически до уровня снегового покрова (рисунок 5). В последние годы такое сильное подмерзание вегетативных органов смородинно-крыжовниковых гибридов наблюдалось практически ежегодно, за исключением мягкой зимы 2014/2015 гг.



Рисунок 5 – Подмерзание куста Йошты в зиму 2013/2014 гг.

Реже встречается другой тип зимних повреждений, который отмечен нами после зимних месяцев 2002/2003 и 2004/2005 гг. – гибель ветвей вследствие зимнего иссушения.

Цветки смородинно-крыжовниковых гибридов не страдают от поздних весенних заморозков в силу того, что цветение их чаще всего проходит в поздние сроки, когда угроза заморозков миновала.

Следует отметить, что даже после очень сильного подмерзания, рано весной из перезимовавших почек нижней части куста развиваются новые, очень сильные, жизненные побеги, которые интенсивно растут в течение всего вегетационного периода и, таким образом, идет восстановление куста (рисунок 5).

В условиях Северо-Запада России, где в период цветения черной смородины и крыжовника нередко сильные, порой ураганные ветры, дожди и невысокие положительные температуры воздуха, когда перекрестное опыление затруднено, а зачастую становится невозможным вообще, особое внимание уделяется способности сорта завязывать плоды от опыления своей пылью, т.е. самоплодности. Только высокосамоплодные сорта способны обеспечить в таких условиях гарантированную урожайность.

Изучение самоплодности смородинно-крыжовниковых гибридов, проведенное нами, показало, что они относятся к группе сортов с хорошей (Kroma) и средней (3231, Jošta, B1323/3) самоплодностью (таблица 4).

Таблица 4 – Завязываемость, масса ягоды и семенная продуктивность смородинно-крыжовниковых гибридов при различных способах опыления

Название сорта	Завязываемость ягод, %			Средняя масса ягоды, г			Количество семян в ягоде, шт.		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Kroma	35,0	54,8	50,5	1,56	1,56	1,9	7	21	8
3231	27,8	65,7	52,9	1,09	1,24	1,24	14	16	16
Jošta	26,9	56,8	37,6	1,32	–	1,73	6	–	7
B 1323/3	21,0	51,9	76,4	1,12	1,4	1,03	7	11	7

Примечание: I – естественное самоопыление; II – искусственное самоопыление III – свободное опыление

В годы с благоприятными условиями для опыления завязываемость ягод при естественном самоопылении значительно возрастает (до 45% у сорта Kroma и до 51,9% у сорта Jošta).

Высокая завязываемость ягод при искусственном самоопылении (таблица 4) свидетельствует о том, что эти сорта самофертильны.

Одной из причин, обуславливающих высокую самоплодность сорта, является продолжительность периода восприимчивости пыльцы рыльцем пестика.

Известно, что у цветка черной смородины рыльце становится готовым к восприятию пыльцы уже в бутоне. При этом, как отмечает Н. М. Павлова [16], оно претерпевает ряд последовательных изменений: от влажного, клейкого и блестящего до тусклого и сухого, затем бурого и, наконец, черного.

Исследованиями Г. П. Раинчиковой [19] и В. В. Жданова [9] показано, что продолжительность «активной жизни» цветка у смородины составляет в среднем 7 дней. У крыжовника, по наблюдениям Г. Г. Гейнца [7], этот период равен 5...8 дням.

Изучение продолжительности активного восприятия пыльцы рыльцами пестиков у смородинно-крыжовниковых гибридов показало, что распускание цветка исследуемых гибридов ничем не отличается от распускания цветков в роде *Ribes* L.,

описанного Н. М. Павловой [16]. Первая стадия характеризуется отгибанием одного из чашелистиков, затем раскрывается чашелистик, расположенный напротив отогнутого или соседний с ним. В соцветии в один день открывается, как правило, по одному цветку. В жаркую погоду может раскрываться до 2 цветков.

Процесс оплодотворения и завязываемости ягод наиболее успешно идет в первые три дня после распускания цветка (таблица 5). На 4-й день отмечается значительное снижение завязываемости. На 5-й день она составляет 17,1...22,1%. На 6-й день после распускания цветка у сорта Jošta и на 7-й у сорта Kroma рыльца пестиков чернеют и становятся практически неспособными к принятию пыльцы.

Таблица 5 – Период восприимчивости пыльцы рыльцем пестика сортов Jošta и Kroma

Дни от начала распускания цветка	Процент (%) завязавшихся ягод			
	Jošta		Kroma	
	среднее	колебания по годам	среднее	колебания по годам
1-й	93,9	87,5...100,0	47,6	–
2-й	77,3	60,0...100,0	55,0	50,0...62,3
3-й	53,9	25,4...69,6	41,3	10,0...82,5
4-й	28,0	11,9...46,4	28,6	0,0...58,3
5-й	17,1	3,3...41,7	22,1	0,0...46,2
6-й	0,0	0,0...0,0	3,1	0,0...6,1
7-й	0,0	0,0...0,0	0,0	0,0...0,0

В зависимости от погодных условий период «активной жизнедеятельности» цветка может изменяться. Так, в жаркую, сухую погоду происходит очень быстрое иссушение секрета, выделяемого железистой тканью рылец, и этот период может сокращаться до трех дней (Kroma).

Несколько меньшая продолжительность активного восприятия пыльцы может быть обусловлена не только высокими положительными температурами, складывающимися в отдельные годы, но и крупными размерами и более нежной консистенцией цветка, а также выраженной гетеростилией по сравнению с цветками черной смородины, имеющими более продолжительный период «активной жизнедеятельности» [25].

Значительные подмерзания вегетативных органов в суровые морозные зимы и невысокая завязываемость ягод при неблагоприятных погодных условиях во время цветения являются одними из основных причин слабой урожайности тетраплоидов в Северо-Западном регионе России.

Продуктивность растений после суровых зимних месяцев оценивается лишь единичными плодами. В благоприятные годы они завязывают до 1,0...1,2 кг ягод/куст. Сопоставляя эти цифры с размерами куста (табл. 1), мы можем убедиться, что плотность урожая тетраплоидов очень низка. Коэффициент продуктивности составляет лишь 0,14 кг/м³ (Jošta) – 0,7 кг/м³ (3231).

По типу плодоношения смородинно-крыжовниковые гибриды близки к черной смородине, но отличаются от нее по форме плода и его размерам. По этим признакам они ближе к крыжовнику, но значительно уступают ему по величине ягод.

Проведенный механический анализ ягод тетраплоидов показал, что средняя масса их составляет 1,40...1,73 г (таблица 6). Масса наиболее крупных ягод колеблется от 1,78 (3231) до 2,14 г (Jošta).

Таблица 6 – Отдельные элементы продуктивности смородинно-крыжовниковых гибридов

Образец	Масса ягоды, г		Диаметр/ длина ягоды, см	Средняя длина кисти, см	Количество, шт		
	средняя	макси- мальная			цветков в кисти, <u>среднее</u> min-max	ягод в кисти <u>среднее</u> min-max	семян в ягоде
Jošta	1,73	2,14	1,4/1,6	3,3	<u>4</u> 2...5	<u>3</u> 2...5	7
Kroma	1,72	2,04	1,4/1,5	2,7	<u>3</u> 2...4	<u>3</u> 1...4	6
B 1323/3	1,43	1,88	1,3/1,5	4,2	<u>4</u> 3-6	<u>4</u> 2...5	9
3231	1,40	1,78	1,2/1,6	2,6	<u>3</u> 2...3	<u>2</u> 2...3	9

Смородинно-крыжовниковые гибриды имеют темноокрашенные ягоды, округлой или овальной формы, с высокой (0,5...0,8 см длины), сомкнутой чашечкой (рисунок 6). Основание чашечки может быть четко пятигранным (Kroma), пятигранным или округлым (Jošta), округлым или большей частью вытянутой формы с неровными извилистыми краями (B 1323/3) или иметь иную форму – от вытянутого до неправильного (3231). Мякоть ягод зеленоватая, весьма посредственного (с преобладанием кислоты) вкуса.



3231



B 1323/3

Рисунок 6 – Ягоды смородинно-крыжовниковых гибридов

Ягоды содержат от 6 до 9 семян. Установлено [26], что низкая семенная продуктивность тетраплоидов может быть обусловлена аномалиями в развитии зародышевых мешков, что приводит к отмиранию большинства семязпочек на разных этапах развития.

Кисти смородинно-крыжовниковых гибридов короткие – 2,6...4,2 см, несут от 2 до 4 ягод.

Химический анализ ягод смородинно-крыжовниковых гибридов позволил установить, что между изучаемыми образцами нет существенных различий по компонентам общего химического состава плодов (таблица 7).

Таблица 7 – Химический состав ягод смородинно-крыжовниковых гибридов

Образец	Сухое вещество, %	Σ сахаров, %	Титруемая кислотность, %	СКИ	Аскорбиновая кислота, мг/100г
Kroma	18,4	8,6	2,9	2,9	105,5
B 1323/3	19,0	–	–	–	100,4
Jošta	17,4	10,1	2,8	3,6	91,3
3231	21,3	–	–	–	26,3

Ягоды тетраплоидов накапливают в среднем от 18,4 до 21,3% сухих веществ. Из них повышенным содержанием указанных веществ (>20%) обладает номерной образец 3231.

Сорта Jošta и Kroma характеризуются средним уровнем накопления сахаров и относительно невысоким содержанием свободных (титруемых) кислот.

Ягоды сорта Jošta имеют довольно высокий сахаро-кислотный индекс (СКИ). У сорта Kroma этот показатель значительно ниже.

Уровень накопления аскорбиновой кислоты в плодах изучаемых образцов характеризуется довольно близкими значениями, за исключением образца 3231 (таблица 7). Эти показатели сравнимы с содержанием аскорбиновой кислоты в ягодах крыжовника и довольно высоки для этой культуры. Но по сравнению с черной смородиной такой уровень накопления витамина С считается низким.

Химический анализ листьев смородинно-крыжовниковых гибридов показал, что в них, по сравнению с плодами накапливается значительно больше аскорбиновой кислоты – до 379,0 мг/100г у сорта Kroma и до 406,6 мг/100г у сорта Jošta.

Суммарное содержание биологически активных веществ в ягодах гибридов невелико – 94,1 мг/100г у сорта Kroma и 128,9 мг/100г у сорта Jošta. По сравнению с ягодами листья Йошты накапливают в десятки раз больше флавоноидов (2966,8 мг/100г) (таблица 8).

Таблица 8 – Содержание БАВ в ягодах и листьях смородинно-крыжовниковых гибридов

Образец	Σ флавонолов, мг/100г	ΣФКК, мг/100г	Флаваны, мг/100 г			Σ биофлавоноидов, мг/100 г
			Свободные катехины	Проантоцианидины	Конденсированные катехины	
Jošta (ягоды)	6,9	29,5	17,7	7,9	67,0	129,0
Jošta (листья)	614,8	46,7	268,9	1712,9	323,5	2966,8
Kroma (ягоды)	8,4	24,6	12,3	18,1	30,7	94,1

Плоды смородинно-крыжовниковых гибридов являются ценным источником пектиновых веществ (таблица 9).

Известно, что пектиновые вещества адсорбируют бактериальные токсины, соли ртути, свинца, меди [4], т. е. обладают выраженной противорадиационной активностью. Кроме того, пектины способны связывать и выводить из организма холестерина [22].

Согласно полученными нами данным смородинно-крыжовниковые гибриды по уровню накопления пектинов даже превосходят черную смородину, в ягодах которой содержание указанных веществ составляет 0,594% (Черный жемчуг) – 1,010% (Александрина).

Таблица 9 – Содержание пектиновых веществ в плодах смородинно-крыжовниковых гибридов

Образец	Растворимый пектин, %	Протопектин, %	Σ пектиновых веществ, %
Kroma	0,503	0,796	1,299
Jošta	0,376	0,722	1,098

Особую значимость для сорта имеет его устойчивость к болезням и вредителям.

Оценка устойчивости тетраплоидов к американской мучнистой росе (*Sphaerotheca morsuvae* (Schw.) Berk. et Curt., показала, что сорт Jošta и номерные гибриды Э. Кип (В 1323/3 и 3231) проявляют высокую устойчивость к болезни даже в годы эпифитотий. Kroma в годы максимального проявления болезни может поражаться до 0,5...0,8 балла.

Листовыми пятнистостями изученные смородинно-крыжовниковые гибриды поражаются в слабой степени.

В отдельные годы листья тетраплоидов поражаются листовой галлицей (*Dasyneura tetensi* Rubs.) (рисунок 7).

Рисунок 7 – Поражение листовой галлицей (*Dasyneura tetensi*)

Особого внимания заслуживает высокая устойчивость изученных образцов к почковому клещу и махровости. На протяжении 25 лет наблюдений не выявлено случаев повреждения растений почковым клещом и поражением их махровостью.

Выводы

Изучение особенностей биологии смородинно-крыжовниковых гибридов в условиях Северо-Запада России позволило выявить следующее.

Условия теплообеспеченности и продолжительность вегетационного периода в данном регионе являются для смородинно-крыжовниковых гибридов недостаточными. Длительный, затяжной рост побегов тетраплоидов приводит к тому, что древесина их не успевает полностью вызреть до наступления зимних холодов, и, как следствие этого, побеги растений подмерзают, часто почти до уровня снегового покрова.

Низкая зимостойкость является одной из основных причин слабой продуктивности растений в данном регионе. Вследствие этого промышленная культура смородинно-крыжовниковых гибридов на Северо-Западе России является

нецелесообразной.

Вместе с тем смородинно-крыжовниковые гибриды обладают важнейшими для селекции признаками – устойчивостью к американской мучнистой росе, невосприимчивостью к почковому клещу, устойчивостью к пятнистостям листьев и могут служить ценным исходным материалом для селекции на эти признаки.

Пыльцевые зерна гибридов по своей морфологии занимают промежуточное положение между пыльцой смородины и крыжовника. Многообразие форм зерен и наличие мелкогабаритных зерен в образцах является дополнительной характеристикой тетраплоидов.

Литература

1. Бавтуто, Г. А. Обогащение генофонда и создание исходного материала плодово-ягодных культур на основе экспериментальной полиплоидии и мутагенеза: автореф дис. ... д-ра биол. наук – Тарту: Тартусский ун-т, –1980. – 49 с.
2. Бербанк, Л. Двенадцать других замечательных ягодных растений, являющихся материалом для скрещивания при создании новых форм // Избранные сочинения. М.: изд-во иностр. лит-ры. – 1955.– С. 416-429.
3. Бученков, И. Э. Использование аллоплоидии в селекции смородины и крыжовника / Бученков, И. Э., Чернецкая, А. Г. // Вестник ПолесГУ. Сер. Природоведческие наук. – 2013. – №1. – С. 3-9.
4. Вигоров, Л. И. Сад лечебных культур. – Свердловск. 1976. – 171 с.
5. Витковский, В. Л. Изучение динамики роста побегов, формирование почек и цветков у плодовых растений. Методические указания. – Л., 1979.– 59с.
6. Гаврилова, О. А. Разнообразие форм пыльцевых зерен и их распределение у некоторых видов и гибридов крыжовниковых. /О. А. Гаврилова, О. А. Тихонова // Тр. Карельского научн. центра РАН. – Петрозаводск, 2013. – №3. – С. 82-92.
7. Гейнц, Г. Г. Биология цветения и оплодотворения крыжовника // Сб. работ членов НСО ЛСХИ. – Л., 1953. Вып. I. – С.80-87.
8. Дука, С. Х. Новая форма ягодного растения. // Яровизация. 1940. – №3. – С. 119-122.
9. Жданов, В. В. Биологические особенности цветения, опыления и оплодотворения сортов и сеянцев черной смородины в связи со степенью их самоплодности. // Селекция, сортоизучение, агротехника плодовых и ягодных культур. – Орел, 1971. – Т. V. – С.114-121.
10. Исследование биологически активных веществ плодовых культур. Методические указания. / под ред. Г. Б. Самородовой-Бианки – Л., 1989 – 81 с.
11. Кантор, Т. С. К проблеме стерильности смородинно-крыжовниковых гибридов. // Культура черной смородины в СССР. – М., 1972. – С. 448-455.
12. Ковтун, И. М. Об эффективности разных способов выведения бесшипного крыжовника. // Биология и селекция плодовых и ягодных культур. – Киев, 1962. – Вып. 39. – С.23-34.
13. Кузьмин, А. Я. Отдаленная гибридизация в семействе крыжовниковых / А. Я. Кузьмин, Н. П. Чувашина // Отдаленная гибридизация растений и животных. – М., 1960. – С. 187-192.
14. Методы биохимического исследования растений / под ред. А. И. Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430 с.
15. Огольцова, Т. П. Селекция черной смородины – прошлое, настоящее, будущее. – Тула: Приокское кн. изд-во, 1992. –383с.

16. Павлова, Н. М. Черная смородина. – М. –Л., 1955. – 276 с.
17. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под общ. ред. Г. А. Лобанова. – Мичуринск, 1973. – С.158-198.
18. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. – Орел: ВНИИСПК, 1999. – С. 351-373.
19. Раинчигова, Г. П. Биология цветения и опыления сортов черной смородины различного происхождения в условиях Белоруссии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск, 1971. – 22 с.
20. Санкин, Л. С. Селекция смородинно-крыжовниковых гибридов на Алтае // Состояние и перспективы развития ягодоводства в СССР. – Мичуринск, 1990. – С. 60-63.
21. Сергеева, К. Д. Крыжовник. – М.: Агропромиздат, 1989. – 208с.
22. Соколов С. Я., Замотаев И. П. Справочник по лекарственным растениям. – М., 1988. – 463 с.
23. Толмачев, И. А. Пути получения плодовых гибридов между *Ribes* и *Grossularia* // Тр. ЦГЛ им. И. В. Мичурина. – Мичуринск, 1953. – Т.V. – С. 157 -181.
24. Тимушева, О. К. Итоги интродукции: плодово-ягодные растения / О. К. Тимушева, М. Л. Рябинина // Вестник института биологии Коми НЦ УБО РАН – Сыктывкар, 2011. – № 6. – 37-44.
25. Тихонова, О. А. Смородинно-крыжовниковые гибриды в условиях Северо-Запада России. Белгород: Политекра, 2006. – С. 48-56.
26. Трунин, Л. Л. Исследование биологических и цитогенетических особенностей индуцированных полиплоидных форм черной смородины и крыжовника: автореф дис. ... канд. биол. наук – Мичуринск, 1983. – 16 с.
27. Тюников, И. Г. Отдаленная гибридизация в селекции черной смородины // Культура черной смородины в СССР. – М., 1972. – С.373-378.
28. Фогел, И. Ю. Биологические особенности, продуктивность и размножение Йошты в условиях Закарпатья : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. –Самохваловичи, 1993. – 26 с.
29. Чувашина, Н. П. Тетраплоидные формы черной смородины, полученные воздействием колхицина // Культура черной смородины в СССР. – М., 1972. – С.363-372.
30. Чувашина, Н. П. Цитогенетика и селекция отдаленных гибридов и полиплоидов смородины. – Л.: Наука. – 1980. – 121 с.
31. Bauer R. Yosta, eine neue Beerehobstart aus der Kreuzung Schwarze Yohan-nisbure x Stachelbeere. // Erwerbs. Obstbau, 1978. –Vol. 20, № 6. – P. 116-119.
32. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. // Angiosperms. Stockholm, 1952. – 539 p.
33. Gavrilova O. A. Apertural pollen types in the Grossulariaceae family/ Gavrilova O. A. ,Tikhonova O. A.// Abstracts of 6th Balkan Botanical Congress. – 2015. – P. 25.
34. Knight R. L., Keep E., Briggs J. B., Parker J. H. Transference of resistance to black currant gall mite, *Cecidophyopsis ribis*, from gooseberry to black currant // Ann. appl. biol. – 1974. – 76(1). – P. 123-130. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1974.tb01362.x
35. Nilsson F. Amphidiploid species in the genus *Ribes*. Rept. 14 Int. Hort. Congr., Scheveningen, 1955.

References

1. Bavguto, G. A. (1980): The enrichment of the gene pool and the establishment of the initial material of fruit crops on the basis of experimental polyploidy and mutagenesis. [Agr. Sci. Doctoral. Thesis]. Tartu University, Tartu. (in Russian).

2. Berbank L. (1955): Twelve other wonderful berry plants, which are material for breeding and creation of new forms. In: Selected Writings. Izdatel'stvo inostrannoi literatury, Moscow: 416-429. (in Russian).
3. Buchenkov I. E., Chernetskaya A. G. (2013): Use of polyploidy in breeding of black currant and gooseberry. *Nature bulletin of Palesky State University series in natural sciences*, **1**: 3-9 (in Russian).
4. Vigorov L. I. (1976): Garden of medicinal crops. Sverdlovsk. (in Russian).
5. Vitkovskii V. L. (1979): Studying of the dynamics shoots growth, the formation of buds and flowers in fruit plants. Methodical instructions. Leningrad. (in Russian).
6. Gavrilova O. A., Tikhonova O. A. (2013): Diversity of pollen grain shapes, and their distribution across some grossulariaceae species and hybrids. *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science. Experimental biology*, **3**: 82-92. (in Russian).
7. Geints G. G. (1953): Biology of flowering and fertilization of gooseberries. In: The collection of papers of members of the scientific student society of The Leningrad Agricultural Institute. Leningrad, **1**: 80-87 (in Russian).
8. Duka C. H. (1940): The new form of berry plant. *Yarovizatsiya [Vernalization]*, **3**: 119-122. (in Russian).
9. Zhdanov V.V. (1971): Biological features of flowering, pollination and fertilization varieties and seedlings of black currant in connection with the degree of their self-fertility. In: Breeding, variety trials, agrotechnics of fruit and berry crops. Orel, (5), 114-121. (in Russian)..
10. Samorodova-Bianki G. B. (ed.) (1989): Studying of biologically active substances of fruit crops. Methodical instructions. Leningrad. (in Russian).
11. Kantor T. C. (1972): About the problem of sterility black currant – gooseberry hybrids. // Black currant in the USSR. Moscow. (in Russian).
12. Kovtun I. M. (1962): The effectiveness of different methods of creation thornless gooseberry. In: A. I. Shepelskii et al. (eds.) Biology and breeding of fruit crops. Gosselkhozizdat, Kiev, **39**: 23-34. (in Russian).
13. Kuzmin A. Ya., Chuvachina N. P. (1960): The distant hybridization in Grossulariaceae family. In: The distant hybridization of plants and animals. Academy of Sciences of the USSR, Moscow: 187-192. (in Russian).
14. Ermakov A.I. et al. (eds.) (1987): Methods of Biochemical Investigation of Plants. Leningrad, Agropromizdat. (In Russian).
15. Ogoltsova T.P. (1992): Black currant breeding – the past, present and future. Tula, Priokskoe knizhnoe izdatel'stvo. (in Russian).
16. Pavlova N. M. (1955): Black currant. Moskva – Leningrad. (in Russian).
17. Lobanov G. A. (ed.) (1973): Program and methods of variety investigation of fruit, berry and nut crops. Michurinsk. (in Russian).
18. Sedov E. N. (ed.) (1999): Program and methods of variety investigation of fruit, berry and nut crops. Orel, VNIISPK. (in Russian)
19. Rainchikova G. P. (1971): Biology of flowering and pollination of black currant varieties of different origin in conditions of Belarus. [Biol. Sci. Cand. Thesis], Minsk. (in Russian).
20. Sankin L. S. (1990): Breeding of black currant – gooseberries hybrids in condition of Altai. In: Status and prospects of development of berry-culture in the USSR. Michurinsk: 60-63. (In Russian).
21. Sergeeva K. D. (1989): Gooseberries. Agropromizdat, Moscow. (in Russian).
22. Sokolov C. Ya., Zamotaev I. P. (1988): Handbook of Medicinal Plants. Moscow. (in Russian).

23. Tolmachev I. A. (1953): Ways to produce fertile hybrids between *Ribes* and *Grossularia*. In: Proceedings of central genetic laboratory, TsGL, Michurinsk, **5**: 157-181 (in Russian).
24. Timusheva O. K., Ryabinina M. L. (2011): Result of introduction: fruit crops. *Vestnik instituta biologii Komi NTs UrO RAN* [*Herald of The Institute of Biology Komi Research center of Ural Division of the Russian Academy of Sciences*], **6**: 37-44. (in Russian).
25. Tikhonova O. A. (2006): Black currant – gooseberries hybrids under conditions of the Russian Northwest. Politerria, Belgorod. (in Russian).
26. Trunin L. L. (1983): The study of biological and cytogenetic features induced polyploid forms of black currants and gooseberries. [Biol. Sci. Cand. Thesis]. VNIIS, Michurinsk. (in Russian).
27. Tyunikov I. G. (1972): Hybridization in breeding of black currant. // Black currant in the USSR. Moscow. (In Russian).
28. Fogel I. Yu. (1993): Biological features, productivity and propagation «Jošta» in condition of Subcarpathian Ruthenia. [Agri. Sci. Cand. Thesis]. Belarusian Scientific Research Institute for Fruit Growing, Samokhvalovich. (in Russian).
29. Chuvashina N.P. (1972): Tetraploid forms of black currant creating under influence of colchicines. In: Culture blackcurrant in the USSR. Moscow: 363-372. (in Russian).
30. Chuvashina N.P. (1980): Citogenetics and breeding of black currant hybrids and polyploids. Nauka, Leningrad. (in Russian).
31. Bauer R. (1978): Yosta, eine neue Beerehobstart aus der Kreuzung Schwarze Yohan-nisbure × Stachelbeere. *Erwerbs. Obstbau*, **20(6)**: 116-119. (in German).
32. Erdtman G. (1952): Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm.
33. Gavrilova O. A., Tikhonova O. A. (2015): Apertural pollen types in the Grossulariaceae family. In: Bogdanovic, S., Jogan, N. (eds.) Book of abstracts – 6th Balkan Botanical Congress, Rijeka, September 14-18. 2015: 25.
34. Knight R. L., Keep E., Briggs J. B., Parker J. H. (1974): Transference of resistance to black currant gall mite, *Cecidophyopsis ribis*, from gooseberry to black currant. *Annals of Applied Biology*, **76(1)**: 123-130. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1974.tb01362.x
35. Nilsson F. (1955): Amphidiploid species in the genus *Ribes*. Rept. 14 Int. Hort. Congr., Scheveningen.