

КОСЕНКО І.С., ОПАЛКО А.І.[✉], БАЛАБАК О.А., ОПАЛКО О.А., ОКСАНТЮК В.М.

Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України,

Україна, 20300, м. Умань, вул. Київська, 12а, ORCID: 0000-0003-2085-7477, 0000-003-0664-378X, 0000-0002-7435-9783, 0000-0003-3081-0648, 0000-0001-5590-0629

[✉] opalko_a@ukr.net**ПИЛОК ЛІЩИНИ (*CORYLUS* L.) І ФУНДУКА (*CORYLUS DOMESTICA* KOS. ET OPAL.)**

Мета. Дикорослі види ліщини (*Corylus* L.) та відомі під збірною назвою фундук (*Corylus domestica* Kos. et Opal.) культивовані сорти цього роду належать до однодомних роздільностатевих анемофільних рослин родини *Betulaceae* Gray. Унаслідок ранньовесняного цвітіння тичинкових суцвіть більшості *Corylus*, що в Україні відбувається у березні-квітні, їхні квітки можуть пошкоджуватися весняними приморозками, зумовлюючи зменшення врожаю горіхів, тому вивчення особливостей чоловічого гаметофіта має загальнонаукове та прикладне значення для селекції й плідництва. **Методи.** Дослідження пилку сортів фундука, представників *C. avellana* L. та *C. chinensis* Franch. з колекції НДП «Софіївка» НАН України виконували стандартними методами. **Результати.** З'ясувалося, що пилко відібраного в гібридній популяції сіянців 'Гарібальді' × *C. chinensis* сорту 'Софіївський 15' мав більшу схожість із батьківським пилком родителя, аніж із материнським сортом. За фертильністю, розмірами й формою пилкових зерен пилко досліджених *Corylus* характеризувався незначним сорто-формовим поліморфізмом. **Висновки.** Вивчені види й форми *Corylus* L. та сорти *Corylus domestica* Kos. et Opal. мали достатні для вирощування у фундукових садах рівні фертильності пилку.

Ключові слова: *Corylus chinensis* Franch., *Corylus* spp., фертильність пилку, стерильність пилку, діаметр пилкового зерна.

Сорти фундука належать до горіхоплідних рослин роду *Corylus* L. родини *Betulaceae* Gray [1]. Внутрішньородова класифікація *Corylus* дотепер не завершена унаслідок слабкої міжвидової морфологічної диференціації, що спричинило непослідовне використання ботанічної номенклатури культивованих у садівництві різновидів та їхню некритичну регіональну обробку. Це породило багато регіональних видо-

вих латинських назв; натомість широке використання для сортів фундука назви *C. maxima* Mill., невідомого у дикій природі «загадкового таксону» [2], потребує уточнення й ґрунтового таксономічного переоцінювання. До Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні у 2021 році, сорти фундука занесені під узагальненою українською назвою «Ліщина велика (фундук)», латинською – «*Corylus maxima* Mill.», а англійською – «Hazelnut» [3], що не можна визнати цілком правильним, адже велика частина природних популяцій, з яких упродовж багатьох років відбиралися й відбираються дотепер сорти фундука, утворилася внаслідок спонтанної гібридизації між різними видами й різновидами *Corylus*, тож відокремити внутривидові гібриди від міжвидових не завжди легко [4], а тим більше визначити частку *C. maxima* у генотипі конкретного сорту. Дослідження з філогенії й біогеографії роду *Corylus*, виконані наприкінці минулого сторіччя із застосуванням аналізу ДНК-послідовностей ряду представників цього роду [4–6], сприяли уточненню міжвидових зв'язків. Відносна легкість схрещувань між деякими видами, хоча й з певними реципрокними ефектами [7], а також вже згадуване походження багатьох сортів фундука від таких схрещувань дали підстави для їхнього об'єднання в один збірний вид *Corylus domestica* Kos. et Opal. [8].

Культивовані й дикорослі представники *Corylus* належать до однодомних роздільностатевих рослин із різностатевими квітками, що розпускаються до появи листків. Чоловічі (тичинкові) квітки зібрані спіралью у звисаючих циліндричних суцвіттях – *сережках*, які закладаються з літа року, що передують цвітінню. Кожна тичинкова квітка має по чотири роздвоєні тичинки, що оточені чотирироздільною оцвітненою і двома приквітковими лусками. Внаслідок роздвоєності тичинок створюється ілюзія, що їх не чотири, а вісім. Натомість дрібні бруньки, у

© **КОСЕНКО І.С.**, ОПАЛКО А.І., БАЛАБАК О.А., ОПАЛКО О.А., ОКСАНТЮК В.М.

яких формуються жіночі (маточкові) квітки, практично неможливо відрізнити від вегетативних бруньок аж до їхнього розпускання, коли між покривними лусками бруньок висовуються червоні приймочки близько 5 мм завдовжки [9]. Кожна така квітка складається із двогніздої нижньої зав'язі з двома шийкоподібними приймочками й прирослої до неї непомітної трьохп'ятилопатевої оцвітини з маленьким зубчастим відгином. Цвітіння й запилення маточкових квіток може починатися залежно від генотипу й умов місцезростання з пізньої осені до пізньої зими. Однак запліднення відбувається лише наприкінці весни або на початку літа [9; 10]. Переважна більшість сортів фундука не спроможна зав'язувати плоди від гейтоногамії (самозапилення у межах рослини чи клону), тому вони потребують перехресного запилення, а, зважаючи на численні алелі гена самонесумісності (*S*-alleles), необхідне не просто запилення чужим пилом будь-якого генотипу, а лише сумісним пилом відповідного за *S*-алелями генотипу [10; 11]. Тому у промислових насадженнях фундука для отримання гарантованих стабільних урожаїв зазвичай рекомендується висаджувати до трьох запилювачів на один основний сорт із додатковим обсаджуванням кварталів саду рослинами ліщини звичайної (*C. avellana* L.), бажано місцевої популяції. У фундуковому саду рослини дикорослої ліщини сприяють кращому запиленню не лише за рахунок поліморфізму *S*-алелей, а також завдяки більшій морозостійкості сережок *C. avellana* порівняно з сережками більшості культивованих сортів фундука [12].

На відміну від багатьох роздільностатевих рослин, в онтогенезі *Corylus* із перших фаз репродуктивного морфогенезу [13; 14] тичинкові й маточкові квітки формуються неоднаково. У них відсутня фаза бісексуальності, а майбутня стать квіткових бруньок закладається з моменту евокації цвітіння, початкової стадії переходу стеблових апексів до розвитку чоловічих або жіночих генеративних органів. Власне ембріональна диференціація розпочинається за впливу специфічної хімічної речовини (евокатора), що виконує функцію внутрішнього подразника, який зумовлює ініціювання розвитку чоловічих і жіночих квіткових зачатків [15].

Розуміючи, що синтез комплексу хімічних речовин евокатора, як і синтез будь-яких інших речовин у клітинах живих організмів, відбува-

ється за контролю генів [14], логічно визнати, що органогенез чоловічих і жіночих репродуктивних структур у рослин регулюється набором генів, факторів транскрипції, малих РНК, гормонів, різноманітних агентів довкілля та епігенетичних чинників [16], взаємодія між якими зумовлює відповідний розвиток андроцею та гінцею. Внаслідок того, що в усіх *Corylus* spp. між запиленням і заплідненням проходить досить великий проміжок часу, а самі процеси запилення й запліднення відбуваються у різних метеорологічних умовах, їхня результативність дуже залежить від температури та відносної вологості повітря, за яких відбуваються ці процеси [17; 18]. Зважаючи на те, що в популяціях гібридів від запилення окремих сортів фундука пилом *C. chinensis* Franch., завезеного з Берлінського ботанічного саду (Botanischer Garten Berlin-Dahlem), в який він був інтродукований з природного ареалу (Китай), нами отримано ряд нових сортів, зокрема 'Софіївський 1', 'Софіївський 2' й 'Софіївський 15' [5], виникла необхідність дослідити пилок фундука і ліщини.

Матеріали і методи

Дослідження пилку рослин *C. avellana*, сортів фундука 'Гарібальді', 'Софіївський 1', 'Софіївський 2', 'Софіївський 15' та представників *C. avellana* ('*Atropurpurea*' й '*Fuscorubra*'), *C. chinensis* й *C. colurna* L. з колекції НДП «Софіївка» НАН України виконували стандартними методами [19]. Пилок збирали з гілок із сережками, зрізаних у другій-третьій декаді січня (після виходу з органічного спокою) і встановлених у слоїки з дистильованою водою в лабораторному приміщенні з температурою повітря 13–16°C. Фотографували та визначали форму й розміри пилових зерен із використанням мікроскопа Levenhuk MED 25.

Результати та обговорення

Порівняння мікрофотографій пилку *C. chinensis*, *C. colurna*, *C. avellana* і його форм '*Atropurpurea*' та '*Fuscorubra*'-1 й '*Fuscorubra*'-2 (рис. 1), як і пилку вивчених сортів (рис. 2), засвідчило невелику різницю у ступені зрілості окремих із них. При цьому пилок сорту 'Софіївський 15' (рис. 2.3), відібраного в гібридній популяції сіянців 'Гарібальді'×*C. chinensis*, мав більшу схожість із пилом батьківського родителя *C. chinensis* (рис. 1.1), аніж з материнським сортом 'Гарібальді' (рис. 2.4).

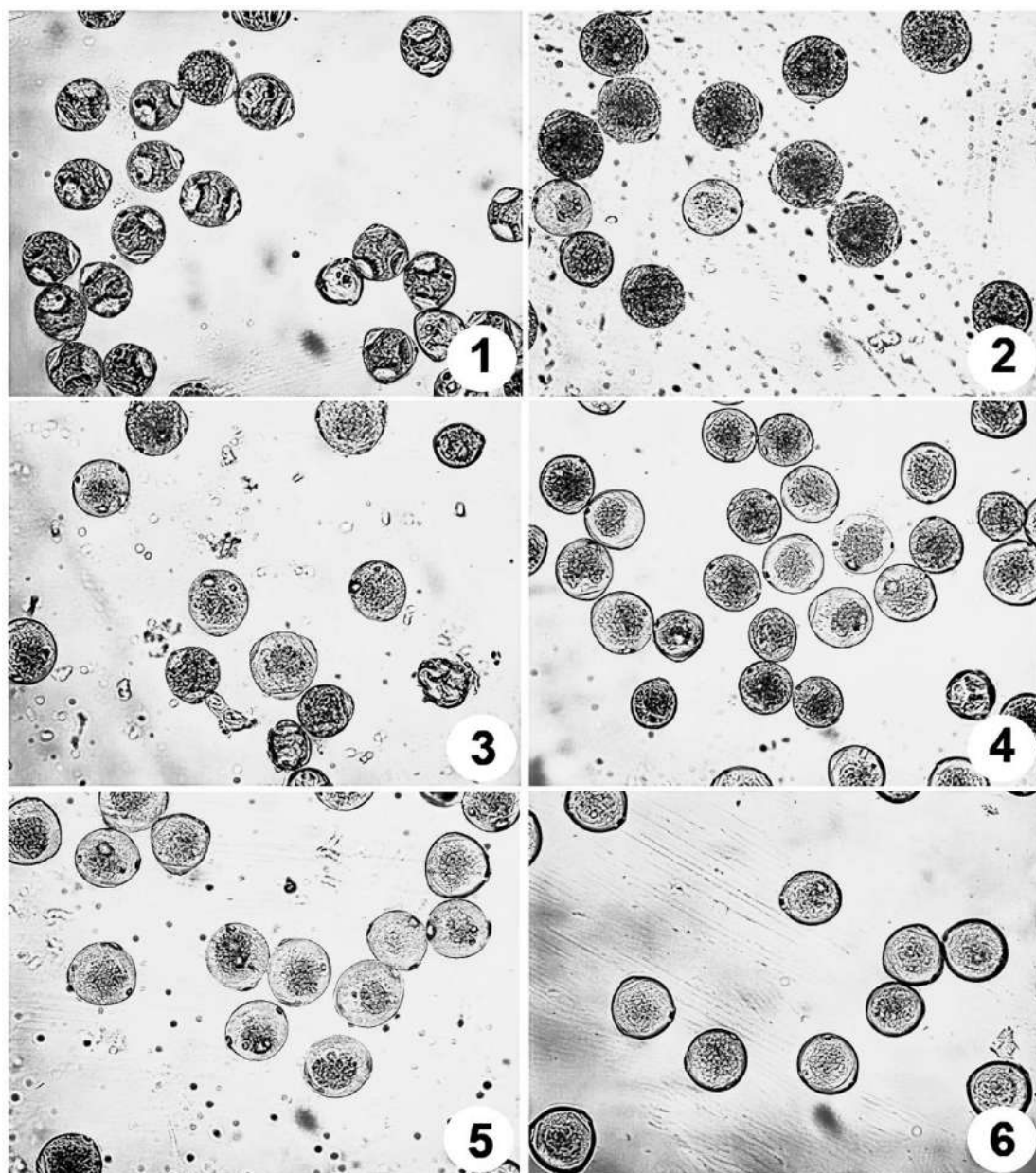


Рис. 1. Пилок видів і форм ліщини: 1 – *Corylus chinensis*; 2 – *Corylus colurna*; 3 – *Corylus avellana*; 4 – *Corylus avellana* ‘Atropurpurea’; 5 – *Corylus avellana* ‘Fuscorubra’-1; 6 – *Corylus avellana* ‘Fuscorubra’-2 (фото зроблені у першій декаді лютого 2022 року).

Пилок місцевої ліщини *C. avellana* дозрівав найшвидше, через дві-три доби після нього – пилок представників *C. chinensis*, потім форм *C. avellana* (‘Atropurpurea’ й обох ‘Fuscorubra’). Ще на дві-три доби пізніше – *C. colurna*, а також сорту ‘Гарібальді’ й частково ‘Софіївський 1’. Потім ‘Софіївський 15’, а ще пізніше – ‘Софіївський 2’.

Зрілі фертильні пилові зерна були жовтого кольору, переважно кулястої форми й мали по одній-три повітряні камери. Аналіз пилку досліджених *Corylus* засвідчив досить високі

показники фертильності, що в усіх вивчених *Corylus*, за винятком сорту ‘Гарібальді’, були у межах $95,2 \pm 3,1$ – $99,8 \pm 4,7$ %, із невеликою часткою стерильних близько-кулястих ($0,1 \pm 4,2$ – $2,5 \pm 0,8$ %) й стерильних деформованих ($0,7 \pm 0,4$ – $2,8 \pm 1,1$ %) пилових зерен. Натомість у ‘Гарібальді’ фертильність пилку була $78,2 \pm 5,3$ % з часткою стерильних $18,2 \pm 0,5$ та деформованих $3,6 \pm 0,2$ %. Стерильні пилові зерна відрізнялися від фертильних менш інтенсивним забарвленням й були деформовані та/або мали нечітко кулясту форму.

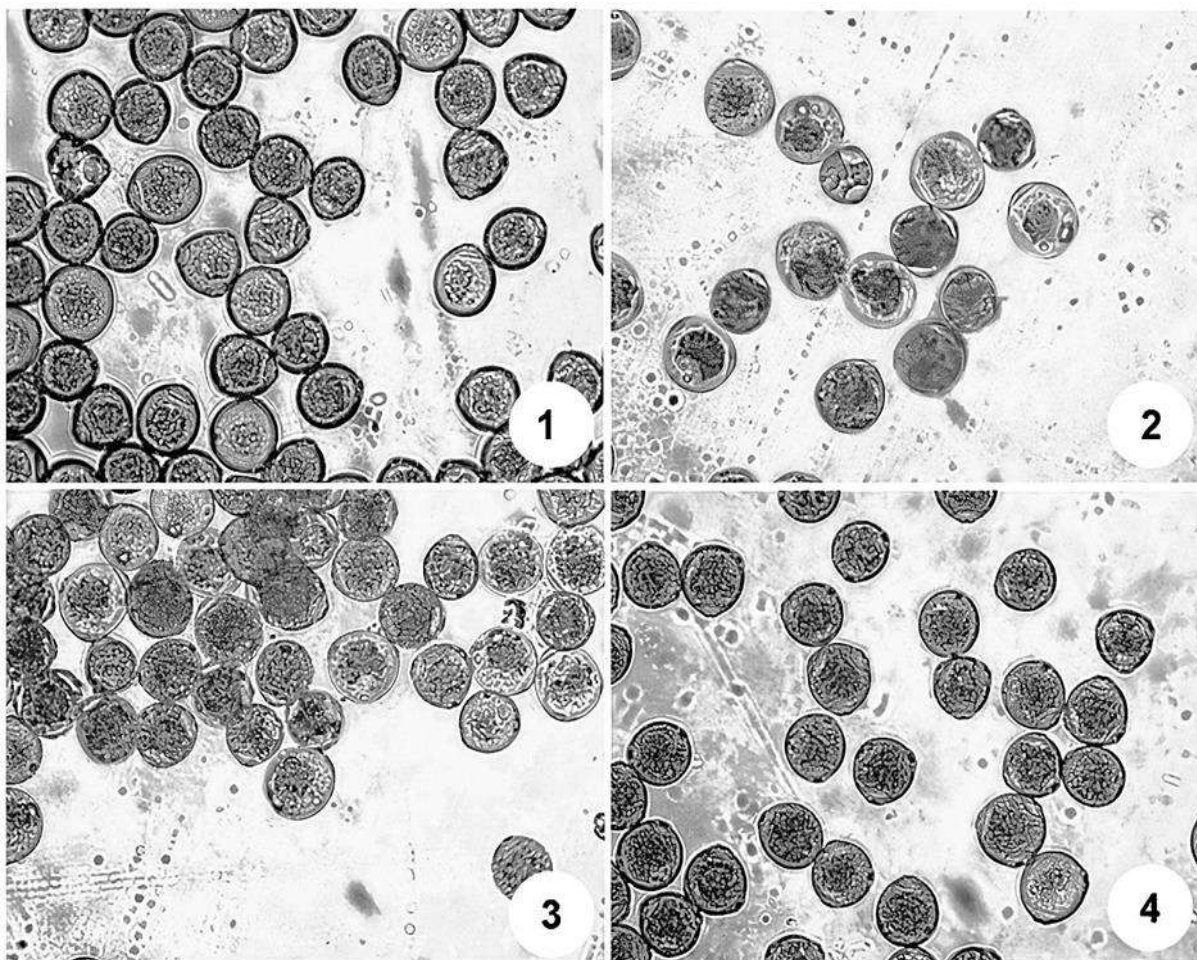


Рис. 2. Пилко сортів фундука: 1 – ‘Софіївський 1’; 2 – ‘Софіївський 2’; 3 – ‘Софіївський 15’; 4 – ‘Гарібальді’ (фото зроблені у першій декаді лютого 2022 року).

Можна припускати, що нижчі показники фертильності пилку цього сорту зумовлені його походженням. Сорт ‘Гарібальді’ (‘Garibaldi’), також відомий як ‘Webbs Garibaldi’, походить із розсадника Річарда Вебба (Richard Webb), що в англійському місті Калькот (Calcot), тож порівняно зі створеними в Умані сортами ‘Софіївський 1’, ‘Софіївський 2’ й ‘Софіївський 15’ виявився менш пристосованим до властивих Центральній Україні коливань метеорологічних умов, що й могло вплинути на якість його пилку (табл. 1).

Показники фертильності пилку сорту ‘Софіївський 15’ істотно перевищили показники материнського компонента схрещування ‘Гарібальді’ × *C. chinensis*, з популяції сіянців від якого нами було отримано цей сорт. Різниця між

фертильністю пилку сорту ‘Софіївський 15’ і батьківського виду *C. chinensis* була недостовірною.

За середніми розмірами пилкового зерна, які в усіх вивчених *Corylus* були в межах від 22,70 до 31,38 мікрометрів та за показниками мінімуму від 20,34 (‘Софіївський 1’) до 29,34 мкм (*C. colurna*) й максимуму – від 25,22 (‘Софіївський 1’) до 34,92 мікрометрів (‘Гарібальді’ й ‘Софіївський 15’), різниця становила 27,7–30,7 % (табл. 2).

При цьому в усіх варіантах дослідження коефіцієнт варіації показників діаметра пилкових зерен був меншим 10 %, що свідчить про незначний сорто-формовидовий поліморфізм вивчених *Corylus* за цією ознакою.

Таблиця 1. Фертильність пилку вивчених *Corylus* (2018–2022 рр.)

Вид, сорт, форма	Пилкові зерна, %		
	фертильні	стерильні	деформовані
<i>C. avellana</i>	95,2±3,1	2,0±2,1	2,8±1,1
<i>C. avellana</i> ‘Atropurpurea’	99,6±5,7	0,1±4,2	0,3±2,7
<i>C. avellana</i> ‘Fuscorubra’-1	99,8±4,7	0,1±1,1	0,1±2,4
<i>C. avellana</i> ‘Fuscorubra’-2	99,9±2,8	0,1±1,8	0
<i>C. chinensis</i>	97,4±3,1	1,4±4,2	1,2±0,9
<i>C. colurna</i>	98,2±4,1	1,1±3,6	0,7±0,4
‘Гарібальді’	78,2±5,3	18,2±0,5	3,6±0,2
‘Софіївський 1’	97,1±4,3	1,7±0,7	1,2±1,1
‘Софіївський 2’	97,2±2,7	1,8±0,6	2,0±0,5
‘Софіївський 15’	96,5±5,5	2,5±0,8	1,0±0,7

Таблиця 2. Діаметр пилкових зерен вивчених *Corylus* (2018–2022 рр.)

Вид, сорт, форма	Діаметр пилкового зерна, μm			
	\bar{X}	min	max	CV %
<i>C. avellana</i>	28,42	22,71	31,94	7,02
<i>C. avellana</i> ‘Atropurpurea’	26,58	22,42	30,91	4,56
<i>C. avellana</i> ‘Fuscorubra’-1	28,71	24,01	31,10	3,14
<i>C. avellana</i> ‘Fuscorubra’-2	28,42	23,28	31,04	2,12
<i>C. chinensis</i>	23,57	21,14	26,01	5,57
<i>C. colurna</i>	31,38	29,34	33,02	5,24
‘Гарібальді’	29,78	21,83	34,92	6,05
‘Софіївський 1’	22,70	20,34	25,22	5,23
‘Софіївський 2’	26,68	23,28	31,04	3,76
‘Софіївський 15’	31,23	25,41	34,92	6,12

Висновки

Показники пилку сорту ‘Софіївський 15’ були ближчі до батьківського виду *C. chinensis*, аніж до материнського сорту ‘Гарібальді’. Ви-

вчені види й форми *Corylus L.* та сорти *Corylus domestica* Kos. et Opal. характеризувалися достатніми рівнями фертильності пилку для вирощування у фундукових садах.

References

1. Chase M. W., Christenhusz M. J. M., Fay M. F., Byng J. W., Judd W. S., Soltis D. E., ... & Stevens P. F. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2016. Vol. 181, № 1. P. 1–20. doi: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>.
2. Holstein N., el Tamer S., Weigend M. The nutty world of hazel names—a critical taxonomic checklist of the genus *Corylus* (*Betulaceae*). *European Journal of Taxonomy*. 2018. Vol. 409. P. 1–45. doi: 10.5852/ejt.2018.409.
3. Hazelnut. *Corylus maxima* Mill. State Register of plant varieties suitable for dissemination in Ukraine in 2021. Kyiv: Ukrainian Institute for Plant Variety Examination. 2021. P. 495–496. Retrieved from: <https://sops.gov.ua/reestr-sortiv-roslin>.

4. Chen Z-D, Manchester S. R, Sun H-Y. Phylogeny and evolution of the *Betulaceae* as inferred from DNA sequences, morphology, and paleobotany. *American Journal of Botany*. 1999. Vol. 86. P. 1168–1181.
5. Kosenko I. S., Opalko A. I., Balabak O. A., Opalko O. A., Balabak A. V. Hazelnut (*Corylus domestica* Kos. et Opal.) research and breeding at NDP «Sofiyivka» of NAS of Ukraine. *Temperate Horticulture for Sustainable Development and Environment. Ecological aspects*. [Eds.: Larissa I. Weisfeld, Anatoly I. Opalko, Sarra A. Bekuzarova.]. Oakville; Waretown: Apple Academic Press, 2019. Ch. 13. P. 237–267+D,E,F.
6. Yang Z., Zhao T., Ma Q., Liang L., Wang G. Comparative genomics and phylogenetic analysis revealed the chloroplast genome variation and interspecific relationships of *Corylus* (*Betulaceae*) species. *Frontiers in Plant Science*. Vol. 2018, № 9. P. 927 (1–13). doi: 10.3389/fpls.2018.00927.
7. Erdogan V., Mehlenbacher S. A. Interspecific hybridization in hazelnut (*Corylus*). *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2000. Vol. 125, № 4. P. 489–497.
8. Kosenko I. S., Opalko A. I. Dynamics of *Corylus* L. genus as corroboration of N. I. Vavilov's law about the homologous rows in the inheritable variability. *Introduction of plants at the beginning of the XXI century: Achievement and perspectives*. Proc. of the II Inter. Sc. Conf. devoted to the 120th anniversary from the day of birth of academician N. I. Vavilov. Kyiv: Phytosociocentre. 2007. P. 70–74. [in Ukrainian]
9. Germain E. The reproduction of hazelnut (*Corylus avellana* L.): a review. *Acta Horticulturae* (Netherlands). 1994. Vol. 351. P. 195–209.
10. Mehlenbacher S. A. Chilling requirements of hazelnut cultivars. *Scientia Horticulturae*. 1991. Vol. 47, № 3–4. P. 271–282.
11. Mehlenbacher S. A. Geographic distribution of incompatibility alleles in cultivars and selections of European hazelnut. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2014. Vol. 139, № 2. P. 191–212.
12. Molnar T. J. *Corylus*. *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Forest Trees* [Ed.: Chittaranjan Kole]. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. Ch. 2. P. 15–48. doi: 10.1007/978-3-642-21250-5_2.
13. Jona R. *Corylus*. En. Filbert. Hazel; Fr. Noisetier; Ge. Hasel (nuss); It. Nocciolo; Sp. Avellana. *Handbook of Flowering* [Ed.: Abraham H. Halevy]. Boca Raton: CRC Press, 2019. Vol. 2, Ch. 49. P. 333–340. doi: 10.1201/9781351072540.
14. Harkess A., Leebens-Mack J. A century of sex determination in flowering plants. *Journal of Heredity*, 2017. Vol. 108, № 1. P. 69–77. doi: 10.1093/jhered/esw060.
15. Germain E., Sarraquigne J.-P. *Le noisetier*. Paris: Ctifl INRA, 2004. 301 p.
16. De Jong T. J., Shmida A., Thuijsman F. Sex allocation in plants and the evolution of monoecy. *Evolutionary Ecology Research*. 2008. Vol. 10, № 8. P. 1087–1109.
17. Çetinbaş-Genç A., Cai G., Vardar F., Ünal M. Differential effects of low and high temperature stress on pollen germination and tube length of hazelnut (*Corylus avellana* L.) genotypes. *Scientia Horticulturae*. 2019. Vol. 255. P. 61–69. doi: 10.1016/J.SCIENTA.2019.05.024.
18. Guastella D., Sigwebela M., Suarez E., Stubbs O., Acevedo J., Engelbrecht G. Effect of photo-selective shade nets on pollination process and nut development of *Corylus avellana* L. *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. Art. 602766. P. 1990 (1–12). doi: 10.3389/fpls.2020.602766.
19. Pausheva Z. P. *Praktikum po tsitologii rasteniy*. Moskva: Agropromizdat. 1988. 271 s. [in Russian].

KOSENKO I.S., OPALKO A.I., BALABAK O.A., OPALKO O.A., OKSANTYUK V.M.

National dendrological park "Sofiyivka" of NAS of Ukraine, Ukraine, 20300, Uman, Kiyivska str., 12A

HAZEL (*CORYLUS* L.) AND HAZELNUT (*CORYLUS DOMESTICA* KOS. ET OPAL.) POLLEN

Aim. Wild hazel species (*Corylus* L.), and hazelnut (*Corylus domestica* Kos. et Opal.) cultivars are the monoecious anemophilous plants of the birch family (*Betulaceae* Gray). Due to the early spring catkins bloom of most *Corylus*, which occurs in March–April in Ukraine, their flowers may be damaged by late spring frosts, causing a decrease in the yield of nuts. That's why the study of the characteristics of the male gametophyte is of general scientific and applied importance for breeding and fruit growing. **Methods.** Study of pollen of hazelnut cultivars, representatives of *C. avellana* L., and *C. chinensis* Franch. from the collection of NDP "Sofiyivka" of the National Academy of Sciences of Ukraine was done using standard methods. **Results.** It turned out that the pollen of the 'Sofiyivsky 15' (cultivar selected from the hybrid population of 'Garibaldi' × *C. chinensis* seedlings) had a greater likeness to paternal parent pollen than maternal parent pollen. According to the fertility, size, and shape of pollen grains, the pollen studied by *Corylus* spp. is characterized by a slight cultivar-form-species polymorphism. **Conclusions.** The studied species and forms of *Corylus* L., and *Corylus domestica* Kos. et Opal. cultivars were characterized by sufficient levels of pollen fertility for their cultivation in hazelnut orchards of all agro-climatic zones of Ukraine.

Keywords: *Corylus chinensis* Franch., *Corylus* spp., pollen fertility, pollen sterility, pollen grain diameter.