Оригинальная статья https://doi.org/10.26897/1997-6011-2024-2-125-130 УДК 582.475.4: 581.48: 581.331.2



### КАЧЕСТВО СЕМЯН И ПЫЛЬЦЫ 7 ВИДОВ СОСНЫ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

#### Е.Н. Репин

ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН; 690022, г. Владивосток, пр-т 100-летия Владивостоку, 159, Россия

Аннотация. Целью исследований явилось изучение особенностей генеративного развития интродуцированных видов сосны на материале дендрария Горнотаежной станции. Приведены результаты изучения морфологии и качества пыльцы и семян 7 видов сосны в условиях интродукции Приморского края. Показатели жизнеспособности пыльцы и семян являются важнейшими характеристиками развития мужских генеративных структур. Это в свою очередь определяет степень адаптации вида к внешним условиям при интродукции. Морфометрические показатели пыльцы (длину, высоту тела и воздушных мешков) определяли на микропрепаратах, подсчитывали количество аномальных пыльцевых зерен. Жизнеспособность пыльцы определяли путем ее проращивания в 15%-ном растворе сахарозы в термостате при температуре 25 °C методом «висячей капли». В условиях интродукции обнаружена прямая взаимосвязь количества проросших пыльцевых зерен и интенсивности роста пыльцевых трубок. Всхожесть и энергию прорастания семян определяли по ГОСТ 13056.6-75. Проращивание осуществляли в чашках Петри на фильтровальной бумаге в термостате при постоянной температуре +24°С. Среди исследуемых видов сосны P. banksiana, P. hamata и особенно P. sylvestris обладают достаточно большим потенциалом к благоприятному завершению эмбриональной стадии в генеративном процессе. У этих же видов отмечены наилучшие показатели всхожести и энергии прорастания семян. Степень жизнеспособности пыльцы оказывает прямое влияние на формирование полнозернистых семян.

**Ключевые слова:** развитие интродуцированных видов сосны, жизнеспособность пыльцы и семян, морфология, всхожесть, энергия прорастания

**Формат цитирования:** Репин Е.Н. Качество семян и пыльцы 7 видов сосны в условиях интродукции в Приморском крае // Природообустройство. 2024. № 2. С. 125-130. https://doi.org/10.26897/1997-6011-2024-2-125-130

Original article

# QUALITY OF SEEDS AND POLLEN OF SEVEN SPECIES OF PINE UNDER THE CONDITIONS OF INTRODUCTION IN PRIMORSKY KRAI

#### E.N. Repin

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

Abstract. The purpose of the study is to study the features of generative development of introduced pine species based on the material of the arboretum of the Mountain Taiga Station. The results of studying the morphology and quality of pollen and seeds of pine species under the conditions of the introduction of Primorsky Krai are presented. Pollen and seed viability indicators are the most important characteristics of the development of male generative structures. This, in turn, determines the degree of adaptation of the species to external conditions during introduction. Morphometric indicators of pollen (length and height of the body and air sacs) were determined on micro preparations, and the number of abnormal pollen grains was counted. Pollen viability was determined by germinating it in a 15% sucrose solution in a thermostat at a temperature of 25 °C using the "hanging drop" method. Under the conditions of introduction, a direct correlation was found between the number of germinated pollen grains and the intensity of growth of pollen tubes. Germination and seed germination energy were determined according to GOST 13056.6-75. Germination was carried out in Petri dishes on filter paper in a thermostat at a constant temperature of +24°C. A direct relationship was found between the number of germinated pollen grains and the rate of growth of pollen tubes. Among the studied pine species, P. banksiana, P. hamata, and especially P. sylvestris, have a sufficiently large potential for a favorable completion

of the embryonic stage in the generative process. The same species have the best indicators of germination and seed germination energy. The degree of viability of pollen has a direct impact on the formation of full-grained seeds.

**Keywords:** introduction, pines, pollen, seeds, morphology, viability, germination, germination energy **Format of citation:** Repin E.N. Quality of seeds and pollen of seven species of pine under the conditions of introduction in Primorsky krai // Prirodoobustrojstvo. 2024. No. 2. P. 125-130. https://doi.org/10.26897/1997-6011-2024-2-125-130

Введение. В процессе интродукции древесных растений новые природно-климатические условия могут спровоцировать у них экологический стресс, аномалии роста и развития, а также привести к снижению продуктивности [1-3]. В ряде исследований отмечается превышение значимости климатических и географических факторов воздействия на генеративную сферу хвойных перед техногенными [4-5]. Это обстоятельство важно учитывать при выборе конкретных мест культивирования интродуцируемых видов в пределах региона интродукции. Особенная чувствительность к новым условиям характерна для ювенильной стадии онтогенеза и начала репродуктивной фазы, когда процессы споро- и гаметогенеза входят в соответствие с новым температурным и световым режимом [6]. Изучение генеративной сферы растений в условиях интродукции особенно актуально для выявления их репродуктивной способности. Определение качества пыльцы и семян растений, вступивших в фазу семеношения позволяет судить об их репродуктивной способности и степени адаптации к условиям интродукции.

Работа посвящена сравнительному изучению морфологии и качества пыльцы и семян видов рода *Pinus* при интродукции в условиях южной части Приморского края.

**Цель исследований:** изучение особенностей генеративного развития интродуцированных видов сосны на материале дендрария Горнотаежной станции.

Материалы и методы исследований. Исследования проводились в дендрарии Горнотаежной станции, расположенном в 25 км от г. Уссурийска. Объектами исследований послужили 6 интродуцированных видов сосны: крючковатая (Pinus hamata D. Sosn.), обыкновенная (P. sylvestris L.), горная (P. montana Mill. (P. mugo Turra), веймутова (P. strobus L.), скрученная (P. contorta var. Murrayana Balf.), банкса (P. banksiana Lamb.). В качестве контроля выступал вид местной флоры – сосна густоцветковая (P. densiflora Siebold et Zucc.).

Для каждого вида сосны собирали пыльцу в разные календарные сроки в зависимости от даты начала и окончания цветения. Сбор проводили в первые дни выделения пыльцы в сухую погоду, место взятия образцов — средняя часть кроны с южной стороны.

На микропрепаратах были определены морфометрические показатели пыльцы: длина и высота тела и воздушных мешков. Также был произведен подсчет аномальных пыльцевых зерен.

Используемое оборудование — микроскоп Биомед-6 и окуляр-камера M510 с программным обеспечением ScopePhoto и ToupView.

Условия для определения жизнеспособности пыльцы: проращивание в 15%-ном растворе сахарозы в термостате при температуре 25°C по методу «висячей капли» во влажной камере в трех повторностях. В качестве влажной камеры применяли предметное стекло с углублением посередине.

Пыльцу высевали в день сбора. Общее количество проросших пыльцевых зерен, сформировавших нормально развитую пыльцевую трубку и имеющих отклонения в ее развитии, подсчитывали через 5 дней. Жизнеспособными считали пыльцевые зерна, образовавшие трубки, длина которых была больше диаметра самих зерен [7-9]. В каждом варианте опыта измеряли диаметр и длину 100 нормально развитых пыльцевых трубок [3, 9].

Всхожесть и энергию прорастания семян определяли по ГОСТ 13056.6-97 [10]. При этом среди непроросших семян выделяли категории пустые, загнившие и здоровые непроросшие, количественно выраженные, в процентах от общего числа семян, взятых для анализа.

Статистическую обработку результатов производили стандартным методом [11].

**Результаты и их обсуждение.** По данным метеогруппы Горнотаежной станции, погодные условия в год проведения анализа были близкими к среднемноголетним значениям (табл. 1).

Самые поздние сроки начала фазы пыления – у *P. мидо* и *P. strobus*. У этих же видов самый короткий период разлета пыльцы.

У остальных видов сроки прохождения данной фенофазы являются близкими, а самый протяженный период пыления отмечен у  $P.\ hamata$  и  $P.\ contorta$ .

Значения морфометрических характеристик пыльцы объектов исследований приведены в таблице 2.

Размеры пыльцевых зерен P. натаtа и P. sylvestris близки между собой, как и количеств, %, аномальных зерен. Видимо, здесь сказывается филогенетическое родство этих видов. Пыльцевые зерна P. Strobus близки по размеру местному виду P. Densiflora и имеют наибольшую величину среди изучаемой группы видов. Аномалии пыльцевых зерен не подразделяли на категории, и в таблице указаны их суммарные количества. Наибольшее количество обнаруженных нами аномалий – подковообразная форма тела, наличие одного воздушного мешка, а также мелкие или гипертрофированно крупные по сравнению с нормальными по размеру зернами. Аномальных пыльцевых зерен в образцах меньше всего у P. densiflorau P. banksiana, наибольшее их количество - у P. contorta и P. mugo.

Относительно оценки качества пыльцы у интродуцированных растений возникновение аномальных пыльцевых зерен является одной

из главных проблем. Пыльцевые зерна очень восприимчивы к смене условий среды обитания, что непременно возникает при интродукции, когда у интродуцируемых видов наблюдаются различные нарушения в генеративной сфере [12]. У всех видов сосны доля аномальных пыльцевых зерен невелика и не превышает 10% от общего количества.

При интродукции растения испытывают определенную долю стресса ввиду несоответствия условий среды своим генотипическим реакциям на внешние воздействия. При этом снижается качество пыльцы, наблюдаются многочисленные аномалии пыльцевых трубок. Это приводит к снижению уровня семеношения и формированию мелких недоразвитых семян [13]. Количество проросших пыльцевых зерен у всех видов находится на довольно высоком уровне (табл. 3). При этом *P. sylvestris* по этому показателю ненамного отличается от местной *P. densiflora*. Ненамного меньше эти значения у *P. banksiana*, а наименьшим количеством проросших зерен характеризуются *P. contorta* и *P. mugo*.

Taблица~1. Сроки пыления и погодные условия периода пыления 2017 г. Table~1. Terms of dusting and weather conditions of the period of dusting in 2017

<b>В</b> ид Species	Сроки пыления Dusting period	Среднедекадная/минимальная температура воздуха, °C  Average decade /minimal air temperature, °C	Влажность воздуха, % Air humidity, %	Oсадки, мм Precipitation, mm
Pinus sylvestris var. hamata	21.05-30.05	11,3/6,6	61,4	45,4
P. sylvestris	22.05-29.05	11,3/6,6	61,4	45,4
P. mugo	2.06-6.06	14,3/11,0	77,1	98,3
P. strobus	12.06-18.06	14,0/10,5	76,8	39,9
P. contorta	22.05-1.06	11,3/6,6	61,4	45,4
P. banksiana	19.05-27.05	11,3/6,6	61,4	45,4
P. densiflora	23.05-31.05	11,3/6,6	61,4	45,4

Taблица~2. Морфометрические показатели пыльцевых зерен видов сосны Table~2. Morphometric parameters of pollen grains of pine species

Параметры / Виды Parameters / Species	P. sylvestris var. hamata	P. sylvestris	P. mugo	P. strobus	P. contorta	P. banksiana	P. densiflora
Длина тела, мкм Body length, µm	$37.5 \pm 0.52$	$36,5 \pm 0,58$	$36,3 \pm 0,84$	$43,4 \pm 0,35$	$35,6 \pm 0,43$	$36,7 \pm 0,54$	$42,4 \pm 0,31$
Высота тела, мкм Body height, µm	$34,6 \pm 0,34$	35,2 ±,33	$34,4 \pm 0,29$	$35,9 \pm 0,31$	$34,1 \pm 0,38$	$35,5 \pm 0,37$	$35.8 \pm 0.36$
Длина воздушного мешка, мкм Air sack length, µm	$18,1 \pm 0,33$	$18,5 \pm 0,28$	$18,5 \pm 0,24$	$19,2 \pm 0,22$	$17,7 \pm 0,25$	$18,3 \pm 0,25$	$18,2 \pm 0,29$
Высота воздушного мешка, мкм Air sack height, µm	$27,7 \pm 0,29$	$29,6 \pm 0,34$	$28,4 \pm 0,32$	$25,7 \pm 0,28$	$23,6 \pm 0,36$	$26,6 \pm 0,36$	$24,5 \pm 0,23$
Доля аномальных пыльцевых зерен, % Share of abnormal pollen grains, %	$6,5 \pm 0,28$	$6,3 \pm 0,29$	$8,5 \pm 0,41$	$7,1 \pm 0,38$	9,2±0,33	$5,3 \pm 0,37$	$5,1 \pm 0,36$

Для всех видов сосны в основном характерны нормально проросшие пыльцевые зерна с одной неразветвленной трубкой. У *P. densiflora, P. sylvestris, P. banksiana* и *P. hamata* начало прорастания зафиксировано на второй день, у остальных видов — на третий. Возможно, с этим связано различие в количестве проросших пыльцевых зерен (показатель жизнеспособности пыльцы) между видами за период 5 дней. На шестой день подсчет прекратили по причине активного развития плесневых грибков во всех вариантах опыта.

Длина пыльцевой трубки, фиксируемая у разных видов за одинаковый промежуток времени, может свидетельствовать об энергии прорастания пыльцы. Наибольшая длина пыльцевых трубок через 5 дней после постановки опыта зафиксирована у *P. sylvestris* и *P. banksiana*, наименьший показатель — у *P. contorta* и *P. mugo*. Остальные виды имеют средние значения. Из данных таблицы 3 следует, что для видов сосны с наибольшим количеством проросших пыльцевых зерен характерно и большее значение длины пыльцевой трубки. Относительно размеров пыльцевого зерна такая закономерность не прослеживается.

Посевные качества — это совокупность свойств семян, характеризующих степень их пригодности для посева (в том числе энергия прорастания и всхожесть, отсутствие или наличие признаков болезней).

Наилучшей лабораторной всхожестью характеризуются семена сосен густоцветковой, обыкновенной, Банкса, крючковатой и веймутовой (табл. 4).

Грунтовая всхожесть семян, как и ожидалось, ниже лабораторной и в процентном соотношении повторяет ее показатели. Низкие значения этих двух параметров у сосен горной и скрученной соотносятся с относительно более низкой жизнеспособностью пыльцы этих видов. Исследованиями жизнеспособности пыльцы у разных деревьев сосны не установлена связь между качеством пыльцы и интенсивностью семеношения (урожайностью) дерева [14]. Однако на формирование полнозернистых семян степень жизнеспособности пыльцы оказывает прямое влияние.

Энергия прорастания также является важным показателем качества посевного материала. Семена с низкой энергией прорастания хуже переносят неблагоприятные условия среды, чаще

Таблица 3. Жизнеспособность пыльцы видов сосны Table 3. Pollen viability of pine species

Вид	Кол-во проросших	Длина пыльцевой трубки / Length of pollen tube		
Cracias	пыльцевых зерен, %	$X \pm S_X$ , мкм	CV, %	
	Number of germinated pollen grains, %	$X \pm SX$ , $\mu m$	CV, 70	
P. sylvestris var. hamata	75,2	$65,1 \pm 2,24$	35,4	
P. sylvestris	85,4	$76.1 \pm 1.55$	28,9	
P. mugo	65,8	$63.7 \pm 1.40$	24,6	
P. strobus	71,9	$68,5 \pm 1,55$	32,4	
P. contorta	63,6	$62,7 \pm 2,41$	33,7	
P. banksiana	79,6	$73.4 \pm 2.73$	38,1	
P. densiflora	84,3	$78, 1 \pm 3, 16$	27,5	

**Примечание.**  $X\pm S_x$  — среднее значение и его ошибка; CV — коэффициент вариации

Note. X ± SX is the average value and its error; CV is the coefficient of variation

Таблица 4. Качественная характеристика семян сосен Table 4. Qualitative characteristics of pine seeds

Растения	Энергия Лабораторная Непроросшие с ения прорастания% всхожесть, Иngerminated		_		Грунтовая всхожесть, %	
Plants	Germination	Laboratory	Пустые	Загнившие	Здоровые	Ground
	energy, %	germination, %	Empty	Rotten	Healthy	germination, %
P. mugo	11	21	70	3	6	8
P. densiflora	63	75	20	3	2	46
P. sylvestris	62	66	31	2	1	35
P. strobus	51	62	33	1	4	44
P. sylvestris var. hamata	55	64	28	5	3	36
P. contorta	24	42	51	5	2	18
P. banksiana	63	67	26	4	3	29

подвержены заболеваниям, в условиях питомника они менее конкурентоспособны по отношению к семенам сорных растений и возбудителям болезней. Семена, обладающие низкой энергией прорастания, в итоге имеют низкую всхожесть.

Среди непроросших семян подавляющее большинство относится к пустым. Семян здоровых, но не проросших по невыясненным причинам, — у всех видов минимальное количество. С признаками загнивания — совсем небольшое количество семян, что косвенно может свидетельствовать о благоприятной фитопатогенной обстановке в месте расположения дендрария.

#### Выводы

1. Размеры пыльцевого зерна являются видовой характеристикой и не могут быть отнесены

к критериям оценки качества генеративного процесса.

- 2. Жизнеспособность пыльцы имеет прямую взаимосвязь с интенсивностью роста пыльцевых трубок. У видов, формирующих пыльцу с высокой жизнеспособностью, энергия прорастания и длина пыльцевых трубок выше.
- 3. Значения всхожести и энергии прорастания семян соотносятся с показателями жизнеспособности пыльцы исследуемых видов.
- 4. *P. banksiana*, *P. sylvestris var. hamata*, *P. strobus* и особенно *P. sylvestris* можно признать обладающими достаточно большим потенциалом по отношению к благоприятному развитию эмбриональной стадии в генеративном процессе, и как следствие к формированию полноценных семян при интродукции в условиях Приморского края.

## Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200183-8).

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 124012200183-8).

#### Список использованных источников

- 1. **Некрасов В.И.** Интродукция древесных растений и проблемы лесоведения // Лесоведение. 1991. № 6. С. 74-82
- 2. **Мамаев С.А., Андреев Л.Н.** Роль ботанических садов России в сохранении флористического разнообразия // Экология. 1996. № 6. С. 453-458.
- 3. Владимирова О.С., Муратова Е.Н., Седаева М.И. Пыльца ели сибирской, произрастающей в различных экологических условиях // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25,  $\mathbb{N}_2$  1. С. 98-102.
- 4. **Носкова Н.Е.** Половая репродукция сосны обыкновенной (PinussylvestrisL.) в условиях экологического стресса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2005. 20 с.
- 5. Шкутко Н.В. Развитие генеративных почек у хвойных растений, интродуцированных в БССР // Половая репродукция хвойных: Материалы I Всесоюзного симпозиума. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 1973. Т. 2. С. 132-134.
- 6. **Голубинский И.Н.** Биология прорастания пыльцы. Киев: Наукова думка, 1974. 367 с.
- 7. Горячкина О.В., Седаева М.И. Морфология и качество пыльцы у видов рода Рісеа (PINACEAE) из коллекции дендрария Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН // Растительный мир Азиатской России. № 2 (10). С. 27-32.
- 8. **Ларина Н.П., Носкова Н.Е.** Качество пыльцы сосны обыкновенной в окрестностях г. Тайшета // Проблемы современной аграрной науки: материалы Международной заочной научной конференции. Красноярск: КГАУ, 2012. С. 137-141.
- 9. **Ефремов С.П.** Морфология и жизнеспособность пыльцы желто- и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной на болотах и суходолах Западной Сибири / Пименов А.В., Седельникова Т.С., Петрова И.В., Санников С.Н. // Хвойные бореальной зоны. 2011. № 1-2. С. 126-129.

#### References

- 1. **Nekrasov V.I.** Introduction of woody plants and problems of forestry // Lesovedenie. 1991. No. 6. P. 74-82.
- 2. Mamaev S.A., Andreev L.N. The role of Russian botanical gardens in the conservation of floristic diversity // Ecology. 1996. No. 6. P. 453-458.
- 3. Vladimirova O.S., Muratova E.N., Sedaeva M.I. Pollen of the Siberian spruce growing in different ecological conditions // Coniferous boreal zone. 2008. V. 25, No. 1. P. 98-102.
- 4. **Noskova N.E.** Sexual reproduction of Scots pine (Pinus sylvestris L.) under environmental stress: Abstract of the thesis. dis. for the scientific degree cand. biol. Sciences. Krasnoyarsk, 2005. 20 p.
- 5. Shkutko N.V. Development of generative buds in conifers introduced into the BSSR // Sexual reproduction of conifers: Materials of the 1st All-Union. sympos. Novosibirsk, 1973, vol. 2. P. 132-134.
- 6. **Golubinsky I.N.** Biology of pollen germination. Kyiv: Nauk. Dumka, 1974. 367 p.
- 7. Goryachkina O.V., Sedaeva M.I. Morphology and quality of pollen in species of the genus Picea (PINACEAE) from the collection of the arboretum of the Institute of Forestry. V.N. Sukachev SB RAS // Rust. Asian world. Russia. 2012. No. 2 (10). P. 27-32.
- 8. Larina N.P., Noskova N.E. Pollen quality of Scots pine in the vicinity of Taishet // Problems of modern agrarian science: materials of the international. in absentia scientific Conf., Krasnoyarsk, October 15, 2012 / Ministry of Agriculture. farm Ros. Federation, Krasnoyarsk. state agrarian un-t. Krasnoyarsk, 2012. P. 137-141.
- 9. **Efremov S.P.** Morphology and viability of pollen of yellow and red anthered forms of Scots pine in swamps and dry valleys of Western Siberia / Pimenov A.V., Sedelnikova T.S., Petrova I.V., Sannikov S.N. // Coniferous boreal zone. 2011. No. 1-2. P. 126-129.

- $10.\,\Gamma$ ОСТ 13056.6-97. Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. 10 с. URL: https://docs.cntd.ru/document/1200025567?ysclid=l-umfc83l7l618711401.
- 11. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: учебное пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.
- 12. **Левина Р.Е.** Репродуктивная биология семенных растений: (Обзор пробл.). М.: Наука, 1981. 96 с.
- 13. **Некрасова Т.П.** Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 23-31.
- 14. **Беспаленко О.Н.** Индивидуальная изменчивость семеношения и способы создания семенных плантаций сосны обыкновенной в Центральной лесостепи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1985. 24 с. EDN: ZAESQ

#### Об авторе

**Евгений Николаевич Репин,** канд. с.-х. наук, доцент, старший научный сотрудник; ORCID: 0000-0003-0993-4881, revnik59@yandex.ru

#### Критерии авторства / Criteria of authorship

Репин Е.Н. выполнил практические и теоретические исследования, на основании которых провел обобщение и написал рукопись, имеет на статью авторское право и несет ответственность за плагиат.

Поступила в редакцию / Received at the editorial office 28.11.2023 Поступила после рецензирования / Received after peer review vised 21.02.2024 Принята к публикации / Accepted for publication 21.02.2024

- 10. GOST 13056.6-75 Seeds of trees and shrubs. Germination methods. 10 p. URL: https://docs.cntd.ru/document/1200025567?ysclid=lumfc83l7l618711401
- 11. **Schmidt V.M.** Mathematical methods in botany. L.: Publishing House of Leningrad State University, 1984. 288 p.
- 12. **Levina R.E.** Reproductive biology of seed plants. M.: Nauka, 1981. 96 p.
- 13. **Nekrasova T.P.** Influence of air temperature on the formation of pollen of coniferous tree species//Forest Science. 1976. No. 6. P. 23-31
- 14. **Bespalenko O.N.** Individual variability of seed production and methods of creating seed plantations of Scots pine in the Central forest-steppe: specialty 03.02.07 "Genetics": abstract of the dissertation for the degree of candidate of biological sciences / O.N. Bespalenko. Voronezh, 1985. 24 p. EDN ZAESQB.

#### **Author information**

**Evgeny N. Repin,** CSc (Agro), associate professor; senior researcher; ORCID: 0000-0003-0993-4881, revnik59@yandex.ru

Repin E.N. carried out practical and theoretical research, on the ba-

sis of which he carried out a generalization and wrote a manuscript.

has copyright on the article and is responsible for plagiarism.