

УДК 581. 162.4

## ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ КЛІТИН НУЦЕЛУСА (МЕГАСПОРАНГІЯ) ДЕЯКИХ ВИДІВ ROSACEAE ІЗ ФЛОРИ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

В.Ю. Мандрик

**Функціональні особливості клітин нуцелуса (мегаспорангія) деяких видів Rosaceae із флори Українських Карпат.- В.Ю. Мандрик.** - У поліплоїдних видах *Potentilla*, *Alchemilla*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Rosa* археспорії багатоклітинний одно- триярусний. Кількість мегаспороцитів варіабельна. У апоміктів один- три. Халазальна мегаспора або мікропілярна (*Rosa*) розвивається в зародковий мішок. Еуспоричні зародкові мішки дегенерують. Запліднення в них не виявлено. У *Potentilla*, *Alchemilla* апоміктичні зародкові мішки мітотично утворюються із спорогенних клітин нуцелуса. Для видів *Cotoneaster*, *Crataegus* та *Alchemilla* характерно утворення апоспоричних зародкових мішків мітотично із соматичних клітин нуцелуса, що знаходяться в зоні халази. У факультативних апоміктів в популяціях виявлені агамно-статеві комплекси. Форма апоміксису диплоспорія-партеногенез з наявністю псевдогамії. Видам *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Alchemilla* притаманна апоспорія-партеногенез. У *Cotoneaster* і *Crataegus* виявлена псевдогамія. Досліджені види *Alchemilla* є автономними апоміктами. Форма – апоспорія-партеногенез, зрідка диплоспорія-партеногенез та адвентивна нуцелярна ембріонія. *Rosa canina* – статевий вид із складною формою статевого процесу – гетерогамією. В напрямі гаметофітогенезу (утворення спор, диплоспорія) функціонують як спорогенні, так і соматичні клітини нуцелуса. Непарна поліплоїдія не завжди є супутником апоміктичного способу репродукції (*Rosa*).

**Ключові слова:** Нуцелус, мегаспороцити, диплоспорія, апоспорія, партеногенез.

**Адреса:** Ужгородський національний університет, вул. А. Волошина 32, Ужгород, 88000, Україна.

**Functional Peculiarities of Nucellus Cells (Megaspore) of Some Rosaceae Species of the Ukrainian Carpathian's Flora.-V. Ju. Mandryk.** Polyploid species *Potentilla*, *Alchemilla*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Rosa* have one-three layered multicellular archesporium. The number of their megasporocytes is variable It is one-three in apomicts. The chalazal megaspore or microphyllar (*Rosa*) develops into the embryo-sac. Eusporic embryo-sacs degenerate. The fertilization has not been revealed in them. In *Potentilla*, *Alchemilla* the apomictic embryo sacs are mitotically formed of nucellus sporogenous cells. The mitotic formation of aposporic embryo sacs from somatic nucellus cells situated in the zone of chalaza is characteristic of such species as *Cotoneaster*, *Crataegus* and *Alchemilla*. In populations of facultative apomicts agamosexual complexes have been revealed. The apomixic form is diplospory-parthenogenesis with the pseudogamy being present. The apospory-parthenogenesis is inherent in such species as *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Alchemilla*. Pseudogamy has been revealed in *Cotoneaster* and *Crataegus*. The studied *Alchemilla* species are autonomic apomicts. Their forms are apospory-parthenogenesis, rarely diplospory-parthenogenesis and adventive-nucellar embryony. *Rosa canina* is a sex species with a complicated form of sexual process-heterogamy. Concerning gametophytogenesis (spore formation, diplospory) both old-sporogenous and somatic nucellus cells functionate. Polyploidy does not always accompany the apomictic way of reproduction (*Rosa*).

**Key words:** nucellus, megasporocytes, diplospory, apospory, parthenogenesis.

**Address:** Uzhgorod National University, 32, A. Voloshyn St., Uzhgorod, 88000 – Ukraine.

### Вступ

Родина Rosaceae багата на великі за чисельністю видів поліплоїдні роди: *Potentilla* L., *Alchemilla* L., *Rosa* L., *Cotoneaster* Medik., *Crataegus* L. В межах родів існують морфологічно близькі види. Систематики подібні види часто об'єднують в один спільний вид, надаючи їм статус підвидів (sbsp.) [16]. Морфологічна близькість, а, відповідно, і відмінність таких видів, на думку систематиків, зумовлена апоміктичним способом насінної репродукції [19].

Генезис родів поєднаний з ало- і автополіплоїдією [29, 30, 34-38]. Серед родів Rosaceae наявні різні життєві форми. Багаторічні види, при наявності алогамії між близькими видами, створюють підґрунтя для статевого чи апоміктичного способів насінної репродукції. Насінна репродукція видів, у значній мірі, зумовлена диференціюванням і функціонуванням як спорогенних, так і соматичних клітин нуцелуса та їх похідних – зародкових мішків.

Завданням нашої роботи було:

1) з'ясувати особливості функціонування спорогенних та соматичних клітин нуцелуса насінного зачатку;

2) дослідити послідовність функціонування їх у напрямі розвитку еуспоричних, диплоспоричних та апоспоричних зародкових мішків;

3) визначити форми апоміксису;

4) встановити наявність або відсутність в популяціях агамно-статевих комплексів у факультативних апоміктів та поєднання різних форм апоміксису в межах одного виду.

### Матеріал і методика досліджень

Об'єктами досліджень були види родів Rosaceae: *Potentilla*, *Alchemilla*, *Crataegus* (по три види); *Rosa canina* L. та *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. Матеріал зібраний протягом 1998-2004 років у трьох - п'яти популяціях кожного виду в межах Закарпатської області. Фіксацію здійснювали за Навашиним (хромова кислота : формалін : оцтова кислота -10:4:1) та Карнуа (етилловий спирт : оцтова кислота - 3:1). Препарати фарбували за Фельгеном та Гейденгайном. Цитоплазму підфарбовували світлим зеленим та еритрозином [14].

### Результати досліджень та їх обговорення

Роди, видам яких притаманний апоміктичний спосіб репродукції, є поліплоїдними (*Potentilla*, *Alchemilla*, *Rosa*, *Crataegus*, *Cotoneaster*). Поліплоїдність видів Rosaceae полягає у декілька кратному збільшенні кількості хромосом по відношенню до основного  $n=7$ ;  $n=8$ ;  $n=17$  [17].

Серед видів зустрічаються апомікти з різною формою апоміксису та поліплоїдністю. Генетичною основою апоміксису є блок генів, що визначає регулярний апоміксис [15, 23, 24]. Формується такий блок під час перехресного запилення. Згідно генетичної теорії апоміксису [2, 15, 24] існують гени: 1) ген, що відповідає за випадання мейозу та заміну його мітозом; 2) ген, який зумовлює нездатність яйцеклітини до запліднення; 3) ген, що визначає здатність яйцеклітини утворювати зародок без запліднення.

Сукупність вказаних генів-мутантів зумовлює регулярний апоміксис. Гени є рецесивними [2, 15, 23, 24]. Вважають [17], що багаторічні види нагромаджують рецесивні гени під час алогамії, поки не сформується блок генів-мутантів, які реалізують регулярний апоміксис.

Морфологічним показником діяльності блоку генів, в широкому розумінні, на нашу думку, є апоміктичний спосіб насінної репродукції, а в вузькому – власне ембріологічному, є така успадкована ознака, як функціонування спорогенних та соматичних клітин нуцелуса.

В клітинах спорогенного комплексу мейоз випадає, а мітози призводять безпосередньо до утворення диплоїдних диплоспоричних зародкових мішків, яйцеклітини яких розвиваються у зародки партеногенетично. Поліплоїдність в цілому зменшує потенцію яйцеклітини до запліднення. Види роду *Alchemilla*, що зростають в Українських Карпатах, є класичними об'єктами автономної форми апоміксису [1, 3, 4-13].

Зародок і ендосперм у *Alchemilla* утворюються без впливу пилкової трубки і спермій. Одночасно, високий ступінь поліплоїдності (*A. glabra* Nyeg. -  $2n=64-100$ ; *A. monticola* Opiz. -  $2n=103-109$ ; *A. subcrenata* Bus.-  $2n=90-96$ ) [17], сприяє розвитку у видів адвентивної нуцелярної ембріонії [10].

Необхідно акцентувати увагу і на те, що у поліплоїдних видів Rosaceae, у яких виявлений апоміктичний спосіб репродукції, на ранніх стадіях функціонування спорогенного комплексу, розвиваються ембріональні структури, притаманні статевому відтворенню (мегаспороцити, тетради мегаспор, еуспоричні зародкові мішки).

Знаковою для апоміктів є невелика чисельність мегаспороцитів. При наявності фертильних пилкових зерен, у еуспоричних зародкових мішках може здійснюватись запліднення епізодично (*Crataegus*, *Cotoneaster*).

Розвиток чоловічої генеративної сфери у апоміктів супроводиться значними аномаліями. Аномалії проявляються в процесі мікроспорогенезу та розвитку чоловічого гаметофіту із мікроспор. Утворення уні- і тетравалентів призводить до нерівномірного розходження хромосом в анафазі першого поділу мейозу. Наслідком другого поділу мейозу є утворення декількох мікро-і макроядер з незбалансованим числом хромосом. При цитокінезі виникають поліади. Такі мікроспори нежиттєздатні або мають відхилення у мітозах при розвитку їх у чоловічі гаметофіти – двоклітинні пилкові зерна. За наявності великого відсотку стерильних пилкових зерен можна констатувати належність виду до апоміктів [17].

На розвиток і фертильність пилкових зерен значно впливають і екологічні фактори (*Potentilla*, *Alchemilla*), зокрема – в умовах високогір'я.

У апоміктів, на ранніх етапах, спорогенний комплекс клітин функціонує як і у статевих видів: є мегаспороцити, утворюються тетради мегаспор та розвиваються еуспоричні зародкові мішки. На підставі наявності таких структур можна констатувати, що апоміктичний спосіб репродукції успадковується паралельно із збереженням статевого відтворення. Апоміктичні види в життєвому циклі мають здатність із спорогенних клітин, поруч з еуспоричними, утворювати апоміктичні (диплоспоричні) зародкові мішки, мітотично, оминаючи мегаспорогенез і утворення

тетрад мегаспор. Диплоспоричні зародкові мішки, як правило, розвиваються у випадку дегенерації мегаспороцитів або уже сформованих еуспоричних зародкових мішків. Швидка втрата життєздатності гаплоїдних еуспоричних зародкових мішків може бути пояснена і відсутністю у них запліднення.

Отже, клітини спорогенного комплексу Rosaceae проявляють дві тенденції розвитку: 1) в напрямі статевого способу насінної репродукції, що призводить до трансформації їх в мегаспороцити, до мегаспорогенезу та еуспорії; 2) апоміктичному напрямі, що проявляється в їх мітотичній активності, наслідком якої є утворення диплоїдних зародкових мішків з диплоїдними їх структурами, що дає можливість реалізуватись регуляторному апоміксису у вигляді такої форми, як диплоспорія – партеногенез.

Диплоспорія, як форма апоміксису, вказує тільки на генезис диплоїдного зародкового мішка. Безпосередньо зародки розвиваються з яйцеклітини (*Alchemilla*, *Crataegus*, *Cotoneaster*) або синергід – апогаметія (*Alchemilla*) [31, 32] у всіх Rosaceae антиподи ефемерні і зародків не утворюють.

Найбільш поширеною формою апоміксису у Rosaceae є апоспорія – партеногенез (*Cotoneaster*, *Crataegus*, *Alchemilla*) [1, 3, 6-12].

Апоспоричні зародкові мішки розвиваються із соматичних клітин халазальної частини нуцелуса. Соматичні клітини-ініціали апоспоричних зародкових мішків виникають по три-п'ять. Закруглюючись, а, згодом, поступово видовжуючись, вони вростають в спорогенний комплекс клітин та їх похідних. Конкурентна здатність апоспоричних ініціальних клітин значно потужніша, ніж спорогенних. Спорогенний комплекс та його похідні поступово дегенерують. Чотириядерної стадії досягають всі апоспоричні ініціали, але повної диференціації набувають один-два апоспоричні зародкові мішки.

За структурою еуспоричні, диплоспоричні та апоспоричні зародкові мішки тотожні із еуспоричними, які належать до Polygonum-типу, але за генезисом (із яких клітин нуцелуса походять) та за розмірами різняться. Диплоїдні апоміктичні зародкові мішки значно більші.

Для видів роду *Potentilla* притаманний факультативний апоміксис. Факультативні апомікти в популяціях складаються із особин, яким притаманне статеве відтворення та апоміктичних - псевдогамних.

Для видів *P. erecta* (L.) Hampe, *P. argentea* L. та *P. aurea* L. характерний індукований партеногенез (псевдогамія). Зародковий мішок у апоміктичних особин розвивається, переважно, із спорогенних клітин мітотично (диплоспорія) [13].

Диплоїдний зародок утворюється партеногенетично. Особливістю видів *Potentilla* є псевдогамія. Розвиток ендосперма здійснюється

шляхом потрійного злиття двох полярних ядер центральної клітини із спермієм [7, 8, 13].

Псевдогамію, очевидно, слід розглядати як одну із самостійних форм апоміксису, але наближену до статевого процесу. Одночасно слід зауважити, що при визначенні форми апоміксису основним є спосіб утворення зародка. Тому форма апоміксису у *Potentilla* визначається як партеногенез, пов'язаний із псевдогамією [22, 27].

Визначення співвідношення статевого відтворення до псевдогамії в популяціях факультативних апоміктів свідчить, що даний показник дуже варіабельний і, очевидно, залежить як від генетичної структури популяції (успадкування апоміксису), так і від екологічних факторів, які потужно діють в умовах високогір'я.

Дослідження було проведено: для *P. erecta* в п'яти популяціях в різних висотних поясах (140-1300 м н.р.м.), де співвідношення псевдогамії до статевого процесу дуже варіабельне – від п'яти до 95 відсотків.

У *P. aurea* (1500-1900 м) дане співвідношення сягає 20-30%, а у *P. argentea* (140-600м) коливається від 20 до 40% [6-8].

Отже, на популяційному рівні види, яким притаманна псевдогамія, є агамно-статевими комплексами, в яких домінує статеве відтворення. Високий показник фертильності пилоквих зерен у псевдогамних особин (70-80%) свідчить про можливість активного перехресного запилення між статевими і апоміктичними особинами. Кожна локальна популяція факультативних апоміктів видів *Potentilla*, за структурою, є складним комплексом різних за віком особин та варіабельним способом їх насінної репродукції. Така варіабельність створює рівновагу в популяціях щодо стійкості до змін умов зовнішнього середовища, визначає стратегію виду та сприяє існуванню в цілому.

Поліплоїдність виду не обов'язково зумовлює апоміксис. *Rosa canina* L., в систематичному відношенні, є складним, поліплоїдним ( $2n=35$ ) видом [17].

Поліморфність його проявляється у макроморфологічних ознаках, що призвело до виділення мікротипів та мікроморфологічних форм, індифікатором яких є розміри пилоквих зерен та скульптура екзими [2, 16].

В межах виду існують біотипи, які мають 21, 28, 35, 42 і більше хромосом при наявності основного  $n=7$ ;  $2n=14$  [18, 28, 39]. Особливістю виду є те, що, незалежно від набору хромосом в спорогенних клітинах, в профазі першого поділу мейозу утворюється тільки сім бівалентів, а решта хромосом є унівалентами [28, 39].

В межах секції *Rosa caninae*, куди належить *R. canina*, невідомо жодного диплоїдного виду. Конституція пентаплоїдних мікротипів базується на спостереженні за кон'югацією гомологічних

хромосом під час мейозу (в мегаспороцитах) при мегаспорогенезі [28].

В процесі мейозу утворюється сім бівалентів при наявності 21 унівалентів. Отже, під час першого поділу мейозу, в анафазі, розходження хромосом до полюсів здійснюється в такий спосіб, що в ядрі мікропілярної діади знаходяться сім хромосом від бівалентів та всі унівалентні хромосоми (7+21). В ядрі нижньої, халазальної, діади міститься тільки сім хромосом від бівалентів.

Другий поділ мейозу призводить до утворення тетрад, у яких дві верхні мегаспори (мікропілярна та субмікропілярна) мають по 28 хромосом, а нижні (халазальна та епіхалазальна) тільки по сім хромосом (із  $2n=35$ ), пентаплоїдного хромосомного числа, притаманного пентаплоїдному виду *Rosa canina*.

На думку Tackholm [39] та Hurst [28], такий розподіл хромосом в мегаспорах зумовлює розвиток зародкового мішка у *R. canina* із мікропілярної мегаспори.

Для *R. canina*, згідно наших досліджень, притаманний багатоклітинний жіночий археспорій. Спорогенні клітини розташовані в один-три яруси (рис. 1, 2). В мегаспороцитах одночасно трансформуються три, а іноді і більше спорогенних клітин (рис. 1). Мегаспорогенез у них закінчується асинхронно (рис. 3, 4).

В межах нуцелуса паралельно утворюються діади і тетради мегаспор.

Мікропілярна діада і мегаспора завжди більші по відношенню до халазальних (рис. 3, 4). Наші ембріологічні дослідження підтверджують припущення Hurst [28] і Tackholm [39] відносно особливостей розходження хромосом в мейозі при мегаспорогенезі у *R. canina*.

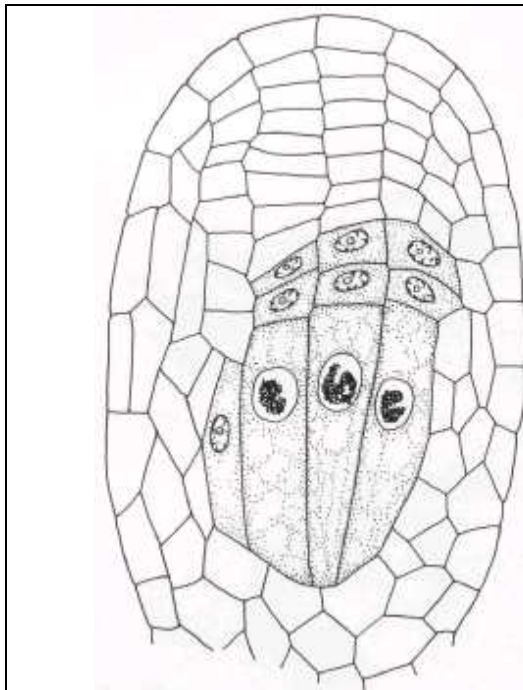


Рис. 1. *Rosa canina* L. Нуцелус насінного зачатку. Одноярусний спорогенний комплекс. Мегаспороцити.

Pic. 1 *Rosa canina* L. Nucellus of the seed embryo. One-layered sporogenous complex. Megaspores.

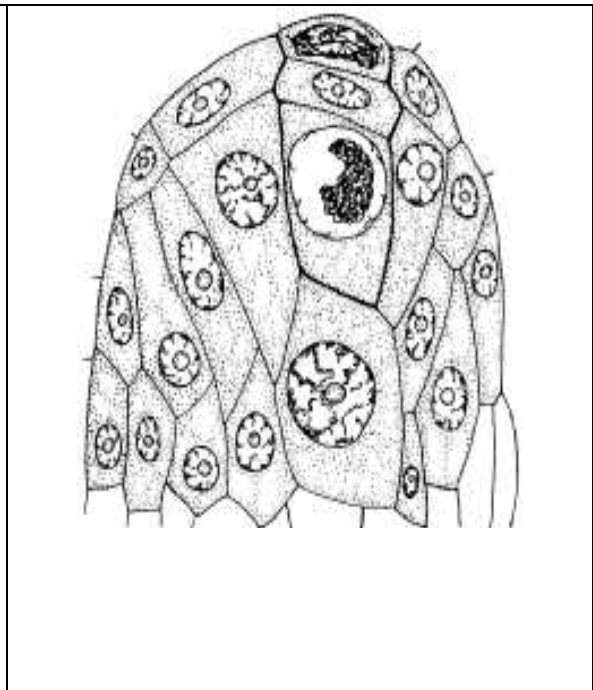


Рис. 2. *Rosa canina* L. Двоярусний спорогенний комплекс. Профаза. Мейоз I. Мегаспороцити.

Pic. 2 *Rosa canina* L. Two-layered sporogenous complex. Prophase. Meiosis I. Megaspores.

Отже, на мікроморфологічному рівні можна констатувати, що плоїдність зумовлює і визначає функціонування клітин в межах тетради мегаспор. Мікропілярна та субмікропілярна мегаспори мають по 28 хромосом, а мегаспори халазального розташування - тільки по сім. Така незбалансованість хромосом в ядрах мегаспор, на думку дослідників [2], зумовлена нерівноцінним розходженням хромосом під час першого поділу мейозу. Таке явище зумовлює особливо складний

статевий процес, який в ембріології рослин визначається як гетерогамія. При гетерогамії тетраплоїдна яйцеклітина запліднюється гаплоїдним спермієм ( $28+7=35$ ). Під час гетерогамії у *R. canina* відновлюється пентаплоїдний набір хромосом ( $2n=35$ ). Нами у *R. canina* виявлений процес запліднення яйцеклітини та злиття спермія з ядром центральної клітини (рис. 5). Таким чином, *R. canina*, незважаючи на пентаплоїдність, є статевим видом.

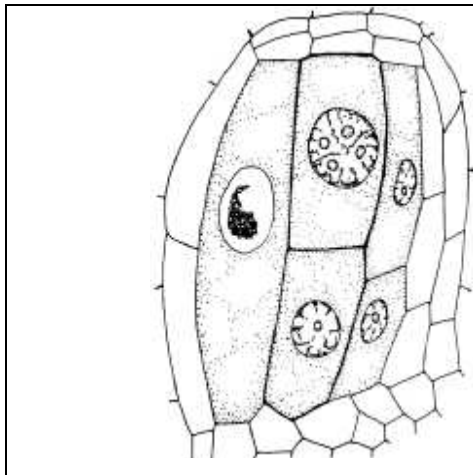


Рис. 3. *Rosa canina* L. Центральна діада мегаспор. Мікропілярна діада більша за халазальну.

Pic. 3 *Rosa canina* L. Central megaspore diad. Micropylar diad is larger than a chalazal one.

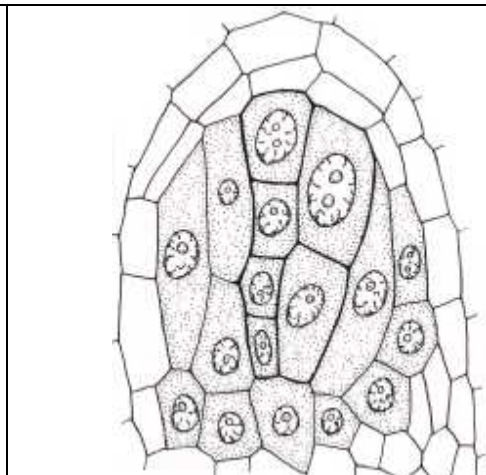


Рис. 4. *Rosa canina* L. Спорогенний комплекс. Діада і тетрада мегаспор.

Pic. 4 *Rosa canina* L. Sporogenous complex. Diad and tetrad of megaspore.

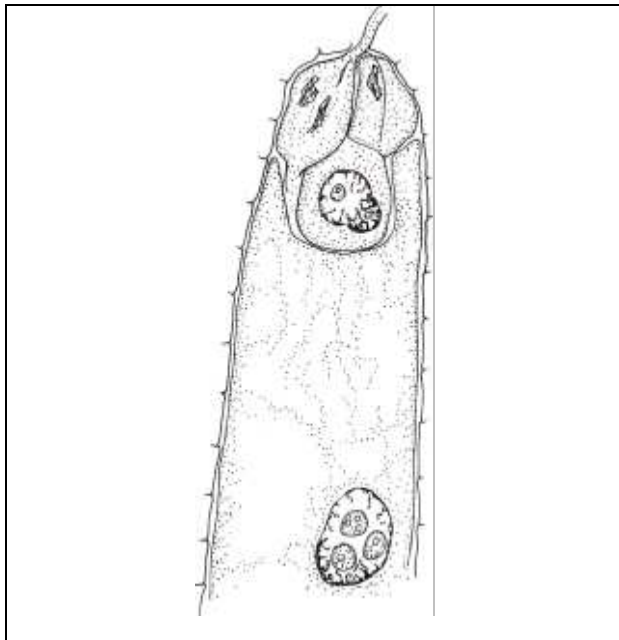


Рис. 5. *Rosa canina* L. Запліднення яйцеклітини та первинне ядро ендосперму.

Pic. 5 *Rosa canina* L. Ovule fertilization and primary nucleus of the endosperm.

процесу, зокрема тих, що мають високий відсоток фертильних пилкових зерен.

#### Висновки

У досліджуваних видів *Potentilla*, *Alchemilla*, *Cotoneaster*, *Crataegus* і *Rosa* археспорій багатоклітинний. Спорогенний комплекс однобагаторусний. Спорогенні клітини функціонують: а) в напрямі трансформації їх у мегаспороцити, утворенні тетрад мегаспор та еуспоричних зародкових мішків; б) набувають мітотичної активності, що призводить до диплоспорії.

Соматичні клітини нуцелуса, що знаходяться в халазальній зоні нуцелуса, розвиваються в апоспоричні апоміктичні зародкові мішки (*Alchemilla*, *Cotoneaster*, *Crataegus*). В популяціях факультативних апоміктів (види *Potentilla*) існують агамно-статеві комплекси. Форми апоміксиса (у апоміктичних особин) є диплоспорія-партеногенез з наявністю псевдогамії.

Видам *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Alchemilla* притаманна апоспорія-партеногенез. У *Cotoneaster* виявлена псевдогамія. Досліджені види *Alchemilla* є автономними апоміктами.

У *Cotoneaster* спостерігалась псевдогамія [1, 7]. Такі особливості *Cotoneaster* підтвержені і для видів *Cotoneaster* флори Естонії [33].

Види роду *Crataegus*, згідно наших досліджень [11], мають автономний апоміксис, але серед них можливі і потенційно псевдогамні види, як це виявилось у видів *Cotoneaster*. До автономних апоміктів, в умовах Українських Карпат, слід віднести види *Alchemilla*. Серед видів *Alchemilla* не виключена наявність псевдогамії і статевого

Основною формою апоміксиса є апоспорія-партеногенез, зрідка - диплоспорія-партеногенез та адвентивна нуцелярна ембріонія.

*Rosa canina* – статевий вид з наявністю складної форми статевого процесу-гетерогамії. Отже, в напрямі гаметофітогенезу функціонують всі клітини нуцелуса. Поліплоїдія не завжди є супутником апоміктичного способу насінної репродукції.

Література

1. Гасинець Я.С. Ембріологія *Cotoneaster horizontalis* Decaisne (Rosaceae) // Наук. вісник УжНУ (Ужгород). Сер. Біологія.– 2005.– 16.– С. 69-73.
2. Грант В. Видообразование у растений.– М.: Мир, 1984.– 258 с.
3. Колесник О.Б. Ембріологія видів триби Sanguisorbeae (Rosaceae): Автореф. дис. ... канд. біол. наук.– Ужгород, 1996.– 19 с.
4. Колесник О.Б. Диференціація і функціонування клітин археспоріального комплексу у *Alchemilla monticola* Opiz. В умовах високогір'я Українських Карпат //Наук. вісник Чернівецького ун-ту (Чернівці). Біологія.– 2004.– Вип. 223.– С. 137-151.
5. Крч Х.Л. Ембріологія *Potentilla argentea* L. //Наук. вісник УжДУ (Ужгород). Сер. Біологія.– 2000.– 7.– С. 138-140.
6. Мандрик В.Ю. Особенности семенной репродукции видов сем. Rosaceae в природных популяциях (на примере флоры Карпат): автореф. дис. ...д-ра биол. наук.– Ленинград, 1990.– 48 с.
7. Мандрик В.Ю. *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. (Rosaceae) //Укр. ботан. журн.– 1994.– 51, №1.– С. 86-93.
8. Мандрик В.Ю. Статевий процес і апоміксис у *Potentilla argentea* L. (Rosaceae) //Укр. ботан. журн.– 1994.– Т. 51, №2-3.– С. 103-109.
9. Мандрик В.Ю. Агамно-статеві комплекси в популяціях деяких факультативних апоміктів з родини Rosaceae //Наук. вісник УжДУ (Ужгород). Сер. Біологія.– 1997.– №4.– С. 54-56.
10. Мандрик В.Ю. Ембріологія видів роду *Alchemilla* (Rosaceae) //Наук. вісник УжНУ (Ужгород).– Сер. Біологія.– 2003.– №12.– С. 29-37.
11. Мандрик В.Ю. Особливості насінної репродукції *Crataegus mollis* Schell. (Rosaceae) // Там же.– 2004.– №14.– С. 85-91.
12. Мандрик В.Ю. Форми апоміксису у видів (Rosaceae) із флори Українських Карпат // Там же.– 2005.– №16.– С. 87-94.
13. Мандрик В.Ю., Ментковская Е.А. Цитозембриологическое исследование некоторых популяций *Potentilla erecta* (L.) Намре в Украинских Карпатах (Оплодотворение, развитие эндосперма и зародыша) //Ботан. журн.– 1978.– 63, №9.– С. 1321-1334.
14. Наумов Н.А., Козлов В.Е. Основы ботанической микротехники.– М.: Сов. наука, 1954.– 307 с.
15. Петров Д.Ф. Генетические основы апомиксиса.– Новосибирск: Наука, 1999.– 276 с.
16. Флора УРСР.– К.: Вид-во АН УРСР, 1954.– Т. 6.– С. 177-280.
17. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР.– Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978.– 224 с.
18. Хромосомные числа цветковых растений.– М.: Изд-во АН СССР, 1969.– 638 с.
19. Юзепчук С.В. Апомиксис и эволюция //Науч. сессия ЛГУ. 1946 Г.:Тез. докл.– Л., 1946.– с. 8-13.
20. Czupik R. Embryological studies in *Potentilla* L. 2. *P. arenaria* //Acta biol. Crac. Ser. bot.–1962a.–5.– P. 29-41.
21. Czupik R. Embryological studies in *Potentilla* L. 3. Hybrids between *P. crantzii* and *P. arenaria* //Acta biol. Crac. Ser. bot.– 1962b.– 5.– P. 43-61.
22. Czupik R. Controversy Around Apomixis //Ibid.– 2000.– 42, №2.– P. 55-59.
23. Gustafsson F. Sind die Canina-Rosen apomiktisch? //Notis.– 1931.–S. 21-30.
24. Gustafsson A. The constitution the *Rosa canina* complex //Hereditas.– 1944.– 30.–P.405-428.
25. Hakansson A. Untersuchungen uber die Embryologie einiger *Potentilla* Formen //Lunds univ. Arsskr.– 1946.– 45, №5.– S. 3-68.
26. Hjelmqvist H. The embryology of African *Alchemilla* species //Bot. notis.– 1956.– 109, №1.– P.21-32.
27. Hjelmqvist H. The embryo sac development of some *Cotoneaster* species //Ibid.– 1962.– 115, №2.– P. 208-236.
28. Hurst C. Embryo-sac formation in diploid and polyploidy species of Rosaceae //Proc. Roy. Soc. London B.– 1931–1932.– 109–P.126-148.
29. Munijamma M. Phypys J.B. Cytological proof of apomixes in *Crataegus* (M., Phypys J.B. Studies in *Crataegus*. A note on the occurrence of diplospory in *Crataegus dissona* Sarg. (Maloideae, Rosaceae) //Con. J. Genet. Cytol.– 1984.– 26.– P. 249-252.
30. Munijamma M. Phypys J.B. Cytological evidence for sexuality in some diploid and tetraploid species of North American hawthorns //Can. Bot.– 1985.– 63.– P. 1319-1324.
31. Murbeck S. Partenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla* //Lunds. Univ. Arsskr.– 1901.– 36, №7.– S. 1-41.
32. Murbeck S. Uber Anomalien in Baue des Nucellus und des Embryosackes bei Partenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla* //Ibid.– 1902.– 38, №2.– S. 1-10.
33. Ploompuu T. Native *Cotoneaster* of Estonia //Dendrologiliset uurimused Eestis.– Tallinn, 1999.– P. 38-54.
34. Ptak K. Cyto-embryological infestigation on the Polish representatives of the genus *Crataegus* L. 1 Chromosome numers: embryology of diploid and tetraploid species //Acta biol. Crac. bot.– 1986.– 28.– P.107-122.
35. Rickett H.W. Forms of *Crataegus pruniosa* //Bot. Gaz.– 1936.– 97.– P. 788-793.
36. Rutishauser A. Fortpflanzungsmodus und meiose apomiktischer Blütenpflanzen //Protoplasmalogia.– 1967.– 6, №3.– S. 1-245.
37. Sax J.S. Polyploid and apomixis in *Cotoneaster* //J. Arnold. Arbor.– 1954.– 35.– P. 334-365.
38. Smith G. L. Studies in *Potentilla* L. 1. Embryological investigations into the mechanismus of agamospermy in british *P. tabernaemontani* Achers //New. Phytol.– 1963.– 62.– №3.– P. 264-282.
39. Tackholm G. Zytologische Studien uber die Gattung *Rosa* //Acta horti berg.– 1922.– 7.– S. 97-381.

Отримано: 10. листопада 2005 р.

Прийнято до друку: 5 травня 2006 р.