

УДК 581.3.582

ЕМБРИОЛОГІЯ *ALCHEMILLA SUBCRENATA* (BUS.) MURB. ТА *ALCHEMILLA XANTHOCHLORA* ROTHM (ROSACEAE) ІЗ ФЛОРИ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Г. Б. Лепіш

Ембріологія Alchemilla subcrenata (Bus.) Murb. та *Alchemilla xanthochlora* Rothm (Rosaceae) із флори Українських Карпат. — Г. Б. Лепіш. — Досліджено ембріональні процеси у *Alchemilla subcrenata* (Bus.) Murb. та *Alchemilla xanthochlora* Rothm. (Rosaceae) із флори Українських Карпат. У всіх популяціях присутні апоміктичні особини. Апоміксис – автономний. Насінний зачаток красинуцелянтний з одним інтегументом. Кількість археспоріальних клітин варіабельна. Запліднення яйцеклітини не знайдено. Виникають апоспоричні зародкові мішки. Ендосперм розвивається без запліднення. Злиття спермію з центральним ядром не виявлено. Ендосперм нуклеарний. Розвиток зародка відбувається по типу *Asterad* var. *Geum*.

Ключові слова: Археспорій, зародковий мішок, апоміксис, зародок, ендосперм.

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

Embryology in some species of the genus Alchemilla L. (Rosaceae). — H. Lepish. — The embryological study was conducted in *Alchemilla subcrenata* (Bus.) Murb. and *Alchemilla xanthochlora* Rothm. (Rosaceae) in Flora of Ukrainian Carpathians. It was found that all populations are presented by the apomictic individuals. Apomixis is autonomous. The ovule is crassinucellate with one integument. The number of archesporial cells varies. Ovicell fertilization has not been revealed. Develops the aposporous embryo sacs. Endosperm develops without fertilization. No fusion of the spermium with the central nucleus has been found. The endosperm is nuclear. Development of the embryo occurs by the *Geum* type.

Key words: Archesporium, embryo sac, apomixis, embryo, endosperm.

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

Вступ

Рід *Alchemilla* L. входить до складу родини Rosaceae. У таксономічному відношенні є одним з найбільш поліморфних родів, характеризується значною поліплоїдністю та різноманітністю форм. Особливістю роду є його репродуктивний процес, пов'язаний з апоміксисом.

Для більшості високогірних видів роду *Alchemilla* залишаються нез'ясованими питання насінного способу розмноження, а саме: статевого відтворення чи апоміксису і, власне, його форм; властива для виду одна форма апоміксису чи декілька його форм в межах одного зародкового мішка або нуцелуса.

Деякі дослідники [2] вважають, що для окремих видів роду *Alchemilla* характерне як статеве розмноження, так і апоміксис. Одні види в межах роду можуть бути статевими, інші – апоміктичними. Навіть у одного і того ж виду може зустрічатися статеве відтворення і апоміксис. Слід відмітити, що в одних і тих же умовах можуть зростати види чи особини одного виду, для яких характерна як статева, так і апоміктична репродукція.

Від наявності статевого розмноження чи апоміксису залежать спадкові ознаки особин, що скла-

дають популяцію, а також і спадкові ознаки виду в цілому.

Не вивчені залишаються також питання чоловічої генеративної сфери, а саме: мікроспорогенез, розвиток та фертильність пилкових зерен.

Завданням нашої роботи було дослідити:

1. розвиток та життєздатність пилкових зерен;
2. структуру й функціонування спорогенного комплексу насінного зачатку та способи розвитку зародкових мішків: наявність еуспорії, диплоспорії або апоспорії;
3. особливості насінневої репродукції та форми апоміксису.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктами дослідження є види роду *Alchemilla* L.: *Alchemilla subcrenata* (Bus.) Murb. та *Alchemilla xanthochlora* Rothm. (Rosaceae) [6] секції *Vulgares* Buser із підроду *Pes–Leonis* Juz. Матеріал зібраний у 2005 р.

Фіксація матеріалу проведена в період від утворення бутонів до завершення цвітіння та на ранніх стадіях утворення насіння. Фіксатором була хром–оцтово–формалінова суміш за Навашиним

(10:4:1). Препарати фарбували за Гейденгайном із підфарбуванням цитоплазми світлим зеленим або еритрозином.

Вивчаючи поліморфність, фертильність та стерильність пилкових зерен, застосовували ацетокармінову методику. Життєздатність визначали шляхом пророщування пилкових зерен на штучному поживному середовищі.

Результати досліджень та їх обговорення

Пилляки чотиригнізді, гнізда зближені попарно у дві теки. Розвиток мікроспорангії – гнізда пилляка можна поділити на три періоди: премейотичний, мейотичний і постмейотичний. Премейотичний період характеризується посиленою мітотичною активністю, внаслідок якої формується стінка пилляка та спорогенна тканина. Під час мейотичного періоду утворюються тетради гаплоїдних мікроспор. У постмейотичному – мікроспори проростають у двоклітинні пилкові зерна – чоловічий гаметофіт.

На ранніх етапах розвитку в субепідермальному шарі мікроспорангії диференціюються тяжі первинних археспоріальних клітин, кількість яких варіює від трьох до п'яти.

Внаслідок периклиального поділу кожної археспоріальної клітини утворюється зовнішній шар – первинні паріетальні клітини та внутрішній шар – вторинні археспоріальні клітини. Функції таких клітин відмінні. Із паріетальних клітин в премейотичний період формується стінка мікроспорангії, а вторинні археспоріальні клітини, після декількох мітотичних циклів, утворюють спорогенні клітини, які здатні трансформуватися в мікроспороцити, тобто материнські клітини мікроспор, що приступають до мейозу.

В залежності від порядку утворення і напрямку диференціювання шарів мікроспорангії, формування відбувається за типом дводольних, у відцентровому напрямі [3, 12].

Розвиток стінки мікроспорангії за типом дводольних полягає в тому, що первинний паріетальний шар поділяється периклиально і утворюються два шари – вторинний паріетальний шар і тапетум.

Вторинний паріетальний шар, мітотично поділяючись, дає середній шар і ендотечії. Середній шар може повторно ділитись і утворювати два–три середні шари.

Таким чином, сформована стінка пилляка складається із трьох–п'яти шарів, а саме із епідерми, ендотечії, який стає фіброзним шаром, двох–трьох середніх шарів і тапетума.

В процесі мікроспорогенезу, згідно наших досліджень, можна виділити декілька критичних етапів: 1) спорогенний; 2) мікроспороцитний; 3) мікроспоровий; 4) гаметофітний.

Перший етап охоплює не всі пилляки і навіть мікроспорангії пиляків, що з'єднані у дві теки. Більша кількість спорогенних клітин трансформується в мікроспороцити, але гине до стадії, або на стадії синапсису профазі першого поділу мейозу, тобто на мікроспороцитному етапі. Незначна кількість мікроспороцитів завершує мейоз, внаслідок чого виникають тетради мікроспор.

На мікроспоровому етапі проявляються аномалії, які супроводжують редукційний поділ.

В профазі першого поділу мейозу виникають уніваленти, які в анафазі розходяться до полюсів асинхронно, що призводить в кінцевому результаті до утворення мікроспор, з незбалансованою кількістю хромосом. Після таких аномалій, внаслідок цитокінезу, виникають поліади – аномальні карликові та гігантські абортивні пилкові зерна. На цьому критичному етапі при утворенні мікроспор, більша частина мікроспор дегенерує, не досягаючи розвитку чоловічого гаметофіта – двоклітинного пилкового зерна. Чоловічий гаметофіт двоклітинний.

Найбільший прояв значної варіабельності морфологічно нормальних пилкових зерен можна спостерігати, вивчаючи розвиток мікроспор на популяційному та міжпопуляційному рівнях.

Для *Alchemilla subcrenata* (Bus.) Murb. та *Alchemilla xanthochlora* Rothm. характерно значне варіювання діаметра пилкових зерен. Морфологічна нормальність пилкових зерен і варіювання їх розмірів перебувають в обернено пропорційному взаємовідношенні, тобто чим більше варіювання розмірів, тим менший процентний склад морфологічно нормального пилку. Кількість морфологічно нормального пилку у досліджуваних видів складає близько 30 %.

Насінні зачатки закладаються на плаценті у вигляді меристематичних горбочків. В першу чергу виникає нуцелус — центральна частина насінного зачатку. У видів роду *Alchemilla* нуцелус потужний — красинуцелятний. Розвинений один інтегумент. На верхівці нуцелуса кінці інтегумента щільно зростаються між собою, тому мікропіле практично відсутнє.

Шляхом периклиальних поділів клітин епідерми розвивається нуцелярний ковпачок, у мікропілярній частині має п'яти–семи шарову будову.

Для Rosaceae характерно, що нуцелус містить багатоклітинний жіночий археспорій [3, 4]. На ранніх стадіях розвитку насінного зачатку в центральній частині нуцелуса під епідермою із субепідермального шару диференціюється чотири–п'ять первинних археспоріальних клітин. Кожна з цих клітин поділяється периклиальними перегородками на дві клітини – покривну, обернену в бік епідерми, і вторинну археспоріальну (спорогенну), обернену в глибину нуцелуса. Покривні клітини поділяються декілька разів, утворюючи покривний комплекс.

Серед вторинних археспоріальних або спорогенних клітин виділяється центральна, латеральні та паріетальні клітини. Вони є похідними клітин первинного археспорія, але в залежності від місцеположення, знаходяться на різних етапах диференціювання. Кількість спорогенних клітин різна і залежить від того скільки латеральних клітин первинного археспорія утворює покривні і вторинні археспоріальні клітини.

Центральна клітина може стати спорогенною і трансформуватися у мегаспороцит, або мітотично поділитись і утворювати двоярусний спорогенний комплекс. Латеральні клітини шляхом мітотичних поділів дають дочірні. Іноді мітотично поділяються тільки латеральні клітини вторинного археспорія, в такому разі, спорогенний комплекс стає двоярусним тільки в латеральній зоні. Шляхом поділу латеральних вторинних археспоріальних клітин збільшується кількість спорогенних клітин. Центральна вторинна археспоріальна клітина межує з більш дрібними спорогенними клітинами.

Похідні всіх вторинних археспоріальних клітин здатні трансформуватися у мегаспороцити, або ж дати початок апоміктичним диплоспоричним зародковим мішкам.

Якщо мегаспороцит утворюється із центральної клітини, або її похідних, то латеральні клітини не приступають до мейозу. До і протягом мегаспороцитної стадії, яка є найбільш тривалою, види роду *Alchemilla* не відрізняються від статевих видів.

Зародкові мішки у *Alchemilla* бувають гаплоїдні – нормального *Polygonum* типу (еуспоричні), що розвиваються з тетрад мегаспорангій з мегаспори, диплоспоричні і апоспоричні. Саме апоміктичні зародкові мішки апоспоричного характеру домінують і досягають повної диференціації (Рис. 1). Еуспоричні зародкові мішки утворюються зрідка.

Стиглий зародковий мішок містить у мікропілярній частині яйцевий апарат, який складається з двох синергід і яйцеклітини, три ефемерні антиподи, які розташовані у халазальній зоні; всередині центральну клітину з двома полярними ядрами.

У видів *Alchemilla* є дві синергіди, які мають досить тривалу життєздатність. Їх дегенерація відбувається на стадії двоклітинного проембрію. Центральна клітина — найбільша клітина зародкового мішка. Всередині центральної клітини знаходяться два полярні ядра, які тривалий час контактують і з часом зливаються у ядро центральної клітини. Таке ядро тривалий час не приступає до поділу. Антиподи — найбільш ефемерні структури зародкового мішка і на стадії контактування полярних ядер — дегенерують.

Особливістю видів *Alchemilla* є утворення як диплоспоричних, так і апоспоричних апоміктичних зародкових мішків. Іноді, поділяючись шляхом мітозу, латеральні спорогенні клітини здатні розвиватись у апоміктичні диплоспоричні зародкові мішки. Такі зародкові мішки досягають дво-

чи чотириядерної стадії, дегенерують, а якщо розвиваються, то витісняють нормальні зародкові мішки, що розвиваються із мегаспор.

Апоміктичні зародкові мішки апоспоричного характеру утворюються ще на стадії бутонізації. Вони виникають із соматичних клітин нуцелуса в халазальній частині. Апоспоричні ініціали збільшуються в розмірах, зберігають свою форму до часу диференціювання. Таких ініціальних клітин апоспоричних зародкових мішків у *Alchemilla* буває три–п'ять. Мітози призводять до утворення стиглих зародкових мішків, що мають соматичне походження. Повної диференціації з них досягають один, зрідка два.

У видів роду *Alchemilla* яйцеклітина у зародок розвивається партеногенетично. Вхідження пилкової трубки в зародковий мішок і злиття спермія з ядром центральної клітини або з одним із полярних ядер не виявлено. У досліджених нами видів запліднення не спостерігалось.

В апоспоричному зародковому мішку першим починає розвиватися зародок. Яйцеклітина поділяється задовго до утворення ендосперму, ядро центральної клітини приступає до поділу значно пізніше (Рис. 2).

Зародок сягає 10–12 клітинної стадії, коли ядро центральної клітини приступає до поділу і розвивається ендосперм без потрійного злиття. Ембріогенез у *Alchemilla* відбувається за класифікацією Д. Джогансена (1950) по типу *Asterad* var. *Geum*.

Апоміктичний спосіб репродукції на перших етапах проявляється у розвитку зародка. В подальшому зародок стимулює розвиток ендосперму, який у *Alchemilla* нуклеарного типу. На наступних етапах розвитку зародка, виникає єдина система ендосперм – зародок, що призводить до повної диференціації зародка.

В тих зародкових мішках, де розвиток зародка не здійснюється, ядро центральної клітини не ділиться, ендосперм не утворюється.

Отже, досліджувані нами види із роду *Alchemilla* належать до автономних апоміктів, в яких до поділу першою приступає яйцеклітина, яка партеногенетично розвивається у зародок. Тим самим, вона стимулює розвиток ендосперму.

Для видів характерний гаметофітний апоміктизм. Домінує апоспорія – партеногенез, зрідка зустрічається диплоспорія – партеногенез та адвентивна нуцелярна ембріонія.

Дослідження скандинавських і середньоевропейських видів *Alchemilla* [18, 19] показали, що у *A. alpina* L., *A. sericata* Rchb., *A. pubescens* Lam., *A. vestita* L. пилкові зерна життєздатні. Часто їх дегенерація настає уже на стадії мікроспороцитів. У *A. alpina*, *A. sericata*, і *A. plicata* Bus. дегенерація вмісту пилкових зерен може відбуватися і раніше, на стадії спорогенної тканини, задовго до перетворення її клітин в мікроспороцити.

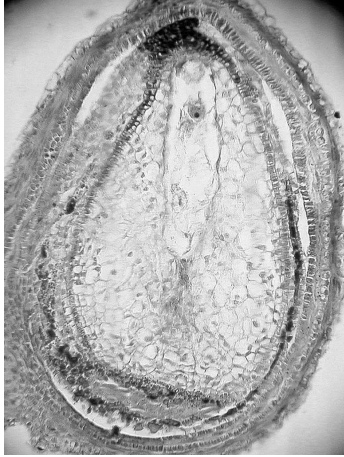


Рис. 1. Аспоспоричний зародковий мішок.

Fig. 1. The asexual embryo sac

Дегенерації можуть підлягати 20–50% спорогенних клітин. Інші клітини приступають до мейозу. Тетради, як правило, дегенерують, і тільки деякі мікроспори звільняються, але і вони підлягають дегенерації ще задовго до початку цвітіння.

Е. Страсбургер [21], досліджуючи морфологію пилкових зерен середньоевропейських *Eualchemilla*, дійшов висновку, що за виключенням деяких субнівальних видів, пилкові зерна в них життєздатні.

Таким чином, було встановлено, що порушення настають при розвитку мікроспор в чоловічій гаметофіт.

Південноамериканські види *Alchemilla* утворюють нормальні пилкові зерна [21]. Аналогічні дані одержані при вивченні африканських видів. Звідси випливає, що наявність нормальних пилкових зерен і здатність їх проростати на приймочці маточки свідчить про можливий статевий спосіб репродукції. Так, вихідним є статеве відтворення, очевидно, існує в умовах високогір'я Південної Америки і Африки.

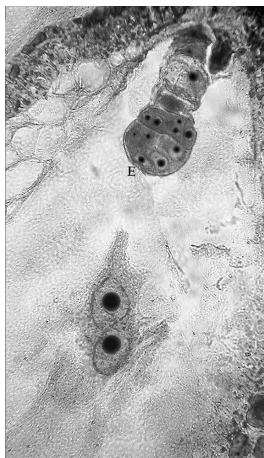


Рис. 2. Зародок. Контакт полярних ядер

Fig. 2. Embryo. The contact of polar nuclei

Автор прийшов до висновку, що африканські, південно– і центральноамериканські види *Alchemilla* мають статеве відтворення, але в них відкриваються тільки ті пиляки, які містять нормально розвинені пилкові зерна.

Досліджуючи гербарні зразки південно– і центральноамериканські види *Alchemilla* [8] виявив, що вони мають різний процент морфологічно нормальних пилкових зерен.

Вивчення мікроспорогенезу африканських видів [13] показало, що мейоз у них протікає нормально, без особливих порушень, але пилкові зерна, що утворилися, піддаються дегенерації. Враховуючи, що розвиток пилкових зерен досягає утворення генеративної клітини, був зроблений висновок про наявність статевого відтворення.

К.П.Глазунова [1, 2], досліджуючи мікроспорогенез східно–європейських видів *Alchemilla* також відмічає різну ступінь фертильності пилкових зерен. Так, у *A. glaucescens* Wallr., *A. hirsuticaulis* Lindb.fil. пилкові зерна повністю стерильні. У других агамних видів були виявлені нормальні пилкові зерна, фертильність яких досить варіабельна. Так, у *A. acutiloba* Oriz. стерильність становить 23–27%, а у *A. filicaulis* Buser. – 14–52%.

У літературі [8–10, 13, 14] відмічається, що за наявності багатоклітинного ерхеспорія у видів–апоміктів важко визначити такі форми апоміксису як: диплоспорія та аспоспорія у зв'язку з нечіткими відмінностями між спорогенними і соматичними клітинами в латеральній зоні нуцелуса.

Для визначення форми апоміксису потрібно вивчити послідовні стадії розвитку насінного зачатка.

Мітотичні поділи, внаслідок яких утворюється спорогенний комплекс, сприяють його диференціюванню. Соматичні клітини в латеральній частині нуцелуса не проходять через цей важливий етап диференціювання, а саме: первинний археспорій — вторинний археспорій — власне спорогенний комплекс. Така відміна в генезисі спорогенних клітин та латеральних соматичних клітин нуцелуса дає підставу вважати, що всі апоміктичні зародкові мішки, які виникають з латеральних спорогенних клітин, слід вважати диплоспоричними. Їх не можна вважати соматизованими як на це вказує Hjelmqvist [13, 14]. Такі апоміктичні зародкові мішки виникають із тих клітин спорогенного комплексу, які відчленовували покривні. Паріетальні первинні археспоріальні клітини не досягають повного диференціювання, характерного для центральних і латеральних клітин спорогенного комплексу, клітини якого здатні трансформуватись в мегаспороцити і здійснювати мейоз.

У різних видів *Alchemilla* аналіз способів репродукції свідчить, що незважаючи на збереження характерних для статевого відтворення генеративних структур — тетрад мегаспор та еуспоричних зародкових мішків, які з часом дегенерують, такі види є агамним [1, 2, 8–10, 11, 13, 14, 18–20].

Hjelmquist [13], досліджуючи африканські види *Alchemilla argyrophylla* Oliv., *Alchemilla elgonensis* Mildbr., *Alchemilla johnstonii* Oliv. дійшов до висновку, що вони партеногенетичні, а ендосперм розвивається тільки із центрального ядра. Африканським видам притаманний менший зв'язок з апоміктичним способом репродукції, ніж північноєвропейським.

М.А.Плиско [5] у *Alchemilla sarmatica* Jus. виявила автономний апоміксис. К.П.Глазунова [1, 2] відмічає, що для східноєвропейських видів *Alchemilla*: *Alchemilla baltica* G. Sam. ex. Jus., *Alchemilla heptagona* Jus. характерний статевий процес, а у *Alchemilla filicaulis* Buser. виявлена псевдогамія.

R.Ismailow [17] вивчаючи види *Alchemilla*, що зростають в Карпатському регіоні на території Польщі, виявила у всіх десяти видів *Alchemilla* автономний партеногенез і одночасно відмічає наявність адвентивної нуцелярної ембріонії.

Апоміксис і така його форма як адвентивна нуцелярна ембріонія у видів *Alchemilla* вперше була виявлена S.Murbeck [18, 19].

Адвентивна нуцелярна ембріонія, як гомофазна і тільки спорофітна репродукція, має вузький діапазон поширення серед родів і видів *Rosaceae* і найбільш поширена у видів роду *Alchemilla*.

E.Battaglia [7] адвентивну нуцелярну ембріонію розглядає як розмноження, більш близьке до вегетативного, ніж до апоміксису, при якому розвиток

зародка здійснюється із соматичних клітин насінневого способу репродукції.

Наші результати дослідження узгоджуються із відомостями R. Ismailow [17] щодо автономного апоміксису і партеногенезу.

Висновки

1. Значний поліморфізм пилкових зерен, спричинений аномаліями в ході мейозу при мікроспорогенезі є чинником високої ступені їх стерильності.
2. Жіночий археспорій багатоклітинний. Спорогенний комплекс дво–три ярусний. Кількість спороцитів два–три. Еуспоричні зародкові мішки утворюються зрідка. Для *Alchemilla subcrenata* можлива диплоспорія, коли окремі спорогенні клітини шляхом мітозу розвиваються у диплоїдні апоміктичні зародкові мішки. В халазальній зоні нуцелуса виникають апоспоричні ініціальні клітини, які мітотично розвиваються в апоміктичні апоспоричні диплоїдні зародкові мішки.
3. Зародок утворюється з яйцеклітини без запліднення – партеногенетично. Розвиток зародка передє утворенню ендосперма. Ендосперм розвивається без злиття ядра центральної клітини зі спермієм. Для видів характерний гаметофітний апоміксис. Домінує апоспорія – партеногенез. Зрідка зустрічається диплоспорія – партеногенез та адвентивна нуцелярна ембріонія.

1. Глазунова К. П. Микроспорогенез *Alchemilla glaucescens* Wallr. // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. – 1981. – 4. – С. 31–35.
2. Глазунова К. П. Апоміксис у восточноєвропейських представителів роду *Alchemilla* L.: Автореф. Дисс. ...канд. биол. наук. – М., 1983. – 17 с.
3. Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоембриология покрытосеменных растений. – К.: Наук, думка, 1978. – 220 с.
4. Мандрик В. Ю. Особенности семенной репродукции видов сем. *Rosaceae* в природных популяциях (на примере флоры Карпат): Автореф. дисс. ...д-ра биол. наук. – Л., 1990. – 48 с.
5. Плиско М. А. Эмбриологическое изучение апоміксиса у представителей семейства *Rosaceae* и *Compositae* / Апоміксис и селекция. – М.: Наука, 1970. – С. 87–100.
6. Хромосомные числа цветковых растений. – Ленинград, 1969. – 637 с.
7. Battaglia E. Apomixis // Recent advances in the emriology of Angiosperms / Denli, 1963. – P. 221–265.
8. Böös G. Über Partenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung *Alchemilla* nebst einager in Lusammen–hang damit stehenden Fragen // Lunds univ. Arssr / – 1917 / – 13, N4. – P. 1–37.
9. Böös G. Der experimentelle Nachweis der Partenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung *Alchemilla* // Bot. Notis. – 1920. – P. 145–150.
10. Böös G. Neue embryologische Studien über *Alchemilla arvensis* (L.) Scop. // Ibid. – 1924. – P. 209–250.
11. Szapik R. Controversy Around Apomixis // Acta. biol. Crac. ser. bot. – 2000. – 42. N2. – P. 55–59.
12. Davis G. Z. Systematic embryology of Angiosperms. – New York: Wiley, 1966. – 528 p.
13. Hjelmquist H. The embryology of African *Alchemilla* species // Bot. Notis. – 1956. – 109, N1. – P. 21–32.
14. Hjelmquist H. The embryo sac development of some *Cotoneaster* species // Ibid. – 1962. – 115, N2. – P. 208–236.
15. Ismailow R. Caryological studies in species of *Alchemilla* L. from the series *Calycinae* Bus. (Section *Brevicaulon* Rothm. // Acta Biol. Crac. ser. bot. – 1981. – 23. – P. 117–130.
16. Ismailow R. Further Caryological studies in species of *Alchemilla* L. from the series *Calycinae* Bus. /Section *Brevicaulon* Rothm. // Ibid. – 1982. – 24. – P. 127–141.
17. Ismailow R. Cyto–embryological studies on *Alchemilla* L. /Species *Calycinae* Buser/. 1. Microsporangium and microsporo-genesis // Ibid. – 1984. – 26. – P. 1–17
18. Mürbeck S. Partenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla* // Lunds. univ. Arsskr. – 1901a. – 36, N7. – S. 1–41.
19. Mürbeck S. Über das Verhalten des Polenschlauches bei *Alchemilla arvensis* und das Wesen der Chalasogamie // Ibid. – 1901b. – 36, N9. – P. 1–18.
20. Mürbeck S. Anomalien in Baue des Nucellus und des Embryosackes bei Partenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla* // Ibid. – 1902, N2. – P. 1–10.
21. Strasburger E. Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeinen Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben // Jahrb. wiss. Bot. – 1905. – 41. – P. 88–164.

Отримано: 9 червня 2006 р.

Прийнято до друку: 13 червня 2006 р.