

УДК 581.3.582

ГАМЕТОФІТНИЙ АПОМІКСИС У ДЕЯКИХ ВИДІВ ROSACEAE ІЗ ФЛОРИ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Мандрик В.Ю.

Гаметофітний апоміксис у деяких видів Rosaceae із флори Українських Карпат. – В.Ю. Мандрик. – 3 метою виявлення особливостей гаметофітного апоміксису, проведено цитоембріологічне дослідження деяких видів, що належать до великих за обсягом поліморфних і поліплоїдних родів родини Rosaceae. На популяційному рівні вивчалися: *Potentilla erecta* Rausch., *P. aurea* L., *P. argentea* L., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt., *Crataegus monogyna* Jacq., *C. oxyacantha* L., *Alchemilla monticola* Opiz., *A. glabra* Nyeg., *A. subcrenata* Bus.

Аналізується питання генезису нередукованих апоміктичних зародкових мішків диплоспоричного і апоспоричного походження. У факультативних-псевдогамних апоміктів роду *Potentilla* визначено співвідношення статевого і апоміктичного розмноження в популяціях з різних висот зростання. Встановлено наявність у них агамно-статевих комплексів. Розглядаються питання фертильності пилкових зерен та поетапного утворення в межах одного нуцелуса еуспоричних і диплоспоричних зародкових мішків. У видів *Cotoneaster*, *Crataegus* та *Alchemilla* гаметофітний апоміксис визначається як диплоспорія – партеногенез з домінуванням апоспории – партеногенезу. Види роду *Alchemilla* визначаються як автономні апомікти з перевагою апоспории – партеногенезу.

Ключові слова: нуцелус, гаметофітний апоміксис, диплоспорія, апоспорія, партеногенез

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

Gametophyte apomixis in some species of Rosaceae from Ukrainian Carpathian flora. – V.Yu. Mandryk. – With the purpose of revealing features of gametophyte apomixis, cytoembryological research of some species which belong to large scaled polymorphic and polyploid genera of Rosaceae family has been conducted. On population levels were studied: *Potentilla erecta* Rausch., *P. aurea* L., *P. argentea* L., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt., *Crataegus monogyna* Jacq., *C. oxyacantha* L., *Alchemilla monticola* Opiz., *A. glabra* Nyeg., *A. subcrenata* Bus. The question of genesis non reduced apomictic embryo sacs of diplosporic and aposporic origin is analysed. In facultative-pseudogamous apomicts of *Potentilla* genus the correlation of sexual and apomictic reproduction in populations from the different heights of growth is determined. The presence of agamous-sexual complexes in them is stated. The questions of fertility of pollen grains and stage-by-stage formation, within the limits of a nucellus, of eusporic and diplosporic embryo sacs are examined. In species of *Cotoneaster*, *Crataegus* and *Alchemilla* gametophyte apomixis is determined as diplospory – parthenogenesis with prevailing of apospory – parthenogenesis. Species of genus of *Alchemilla* are determined as autonomous apomicts with prevailing of apospory – parthenogenesis.

Key words: nucellus, gametophyte apomixis, diplospory, apospory, parthenogenesis

Address: Uzhhorod National University, Dept. of Botany, 32, A. Voloshyn Str., Uzhhorod, 88000, Ukraine

Гаметофітний апоміксис – одна із форм апоміксису, при якій зародок розвивається з нередукованої яйцеклітини або інших нередукованих клітин зародкового мішка [1, 15].

Гаметофітний апоміксис включає в собі: нередукований партеногенез і нередуковану апогаметію, коли зародки розвиваються відповідно з нередукованої яйцеклітини, синергид або антипод [23].

Гаметофітному апоміксису притаманні і ознаки, що передують утворенню зародка, а саме: 1) порушення в ході мейозу при мегаспорогенезі; 2) повне випадання мейозу і заміна його мітозом, коли зародкові мішки розвиваються із спорогенних клітин – диплоспорично; 3) нередуковані зародкові мішки здатні виникати із соматичних клітин нуцелуса – апоспорично.

В філогенетичній системі *Magnoliophyta* наявні різні форми апоміксису. Особливістю родини Rosaceae є те, що до її складу входять великі поліморфні і поліплоїдні роди, окремим видам яких притаманними є: 1) статеве відтворення; 2) наявність в межах виду одночасно особин як із статевим відтворенням, так і апоміктичним розмноженням; 3) апоміктичне розмноження з наявною дегенерацією генеративних структур, що пов'язані із статевим відтворенням.

У еволюційному аспекті родина Rosaceae знаходиться на нижньому рівні філогенетичної системи, порівняно з родиною Asteraceae, у якій гаметофітний апоміксис також має значне поширення [4].

Окремим видам Rosaceae властиві різні форми апоміксису, зокрема: гаметофітний апоміксис,

пов'язаний із псевдогамією, адвентивна ембріонія, коли в межах зародкових мішків поруч з партеногенезом, знаходяться зародки спорофітного походження – нуцелярна та інтегументальна ембріонія.

Метою нашого дослідження було:

1) вивчити форми апоміксису у представників поліморфних та поліплоїдних родів родини Rosaceae;

2) встановити наявність гаметофітного апоміксису;

3) з'ясувати генезис гаметофітного апоміксису, а саме – із яких клітин нуцелуса розвиваються нередуковані зародкові мішки як джерело гаметофітного апоміксису;

4) вивчити конкурентну здатність гаплоїдних і диплоїдних нередукованих зародкових мішків, що розвиваються у одному й тому ж нуцелусі насінного зачатку;

5) дослідити фертильність пилкових зерен у гаметофітних апоміктів.

Матеріал і методика досліджень

З метою виявлення гаметофітного апоміксису було підібрано дев'ять видів із таких родів Rosaceae:

Рід *Alchemilla* L. Поліморфні і поліплоїдні види: *A. subcrenata* Bus. (2n=90-96), *A. monticola* Opiz (2n=103-109), *A. glabra* Nyeg (2n=64-120) [17, 19, 20-24], *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt (2n=68) [17, 25, 33].

Рід *Crataegus* L. Досліджено два види: *C. oxyacantha* L. і *C. monogyna* Jacq.

Генезис підроду *Maloideae*, до складу якого належить *Crataegus*, дуже складний. Види є ало- і автополіплоїдами (n = 17, зрідка n = 16 (34,36) [16, 17, 29].

Із роду *Potentilla* L. Досліджено: *P. erecta* Rausch, *P. aurea* L., *P. argentea* L. Для видів притаманна поліплоїдія (2n = 28) [17, 22].

З метою вивчення наявності гаметофітного апоміксису і визначення його форми, матеріал фіксували за Навашиним (хромова кислота : формалін : оцтова кислота – 10:4:1), ФОС (формалін : оцтова кислота : етиловий спирт – 10:7:1) та Карнуа (етиловий спирт : оцтова кислота – 3:1).

При вивченні фертильності пилкових зерен застосовували ацетокармінову методику. Життєздатність їх визначали шляхом пророщування пилкових зерен на штучному поживному середовищі (агар-агар і 15-20% розчин сахарози). Кількість дегенерованих пилкових зерен підраховували на підставі даних 15-ти екземплярів рослин із кожного місця збору. Постійні і тимчасові препарати фарбували за Фельгеном та Гейденгайном, підфарбовуючи цитоплазму світлим зеленим та еритрозинном [14].

Результати досліджень та обговорення

Насінні зачатки у видів родини Rosaceae мають потужний красинуцелятний нуцелус і багатоклітинний первинний археспорій.

Внаслідок мітотичних поділів первинних археспоріальних клітин виникає вторинний археспорій і покривний комплекс. Із вторинних археспоріальних клітин формується, шляхом мітозів, дво-триярусний спорогенний комплекс [8, 34].

У досліджених видів дві-три клітини спорогенного комплексу трансформуються у мегаспороцити, інші – зберігають мітотичну активність. У апоміктів такі спорогенні клітини безпосередньо, шляхом мітотичних поділів, здатні розвиватись у нередуковані апоміктичні зародкові мішки.

Отже, у *Rosaceae* утворення нередукованих (диплоїдних) зародкових мішків здійснюється внаслідок випадання мейозу [6-13].

Джерелом нередукованих зародкових мішків є і соматичні клітини нуцелуса. Такі клітини не проходять стадії первинного і вторинного археспорію, не входять в склад спорогенного комплексу і ніколи не трансформуються у мегаспороцити [8-13].

Таким чином, нередуковані зародкові мішки, які визначають і обумовлюють гаметофітний апоміксис, за походженням бувають як диплоспоричні – із археспоріальних клітин нуцелуса, так і апоспоричні – із соматичних клітин, зокрема – із клітин халазальної зони нуцелуса.

Так, у видів родів *Alchemilla*, *Potentilla*, *Cotoneaster* і *Crataegus* потенціально можуть утворюватись як диплоспоричні, так і апоспоричні нередуковані зародкові мішки. Паралельно, на початковій стадії функціонування клітин нуцелуса, утворюються мегаспороцити, які здатні здійснювати мейоз. Із халазальних мегаспор тетрад розвиваються гаплоїдні – еуспоричні зародкові мішки. У випадку їх дегенерації, спорогенні клітини мітотичним шляхом формують нередуковані – диплоспоричні зародкові мішки, які призводять до гаметофітного апоміксису [8, 30-32].

Апоспоричні зародкові мішки у видів родів *Alchemilla*, *Cotoneaster* і *Crataegus*, утворюються на пізніших стадіях розвитку нуцелуса, а саме – в період дегенерації гаплоїдних – еуспоричних і диплоспоричних – апоміктичних зародкових мішків. В цей час, в зоні халази, інтенсивно активізуються мітози і виникають ініціалі апоспоричних зародкових мішків, які, згодом, поглинають всі зародкові мішки, що є похідними археспоріального комплексу [2, 8].

Отже, у апоміктів, на різних етапах функціонуючого нуцелуса, спостерігається мітотична активність, яка проявляється при: 1) розвитку потужного багатоклітинного археспорію; 2) формуванні багатоярусного спорогенного комплексу; 3) утворенні апоміктичних зародкових мішків диплоспоричного і апоспоричного походження.

Диплоспорія і апоспорія в нуцелусі одного насінного зачатку, здатна здійснюватись паралельно і одночасно або в послідовному порядку.

Так, у видів *Alchemilla subcrenata*, *A. glabra*, *A. monticola* притаманна наявність як диплоспорії, так і апоспорії з перевагою апоспоричних зародкових мішків. Такі зародкові мішки можуть утворюватись як одночасно, так і в послідовному порядку диплоспорія – апоспорія. Домінуючою є апоспорія. Апоспоричні зародкові мішки, розвиваючись, поглинають всі похідні спорогенного комплексу.

Таким чином, нередуковані зародкові мішки, що призводять до гаметофітного апоміксису, є дипло- і апоспоричні і в генетичному аспекті, щодо плідності, є тотожними [2, 5, 8, 26-28].

У видів роду *Potentilla* гаметофітний апоміксис пов'язаний із псевдогамією. Зародкові мішки розвиваються мітотично із клітин спорогенного комплексу. В основі репродукції виду лежить нередукований партеногенез при наявності псевдогамії. Розвиток ендосперму здійснюється шляхом потрійного злиття (злиття спермія з ядром центральної клітини). Ендосперм, без злиття спермія і полярних ядер, не розвивається [11, 12, 22].

Насінна репродукція видів залежить від ступеня фертильності пилоквих зерен. Таку псевдогамну форму апоміксису можна розглядати як перехідну від статевого відтворення до апоміксису, коли і зародок і ендосперм розвиваються без впливу пилкової трубки і сперміїв.

Популяції *P. erecta*, *P. aurea* і *P. argentea* складаються одночасно із особин як зі статевим способом репродукції, так і псевдогамних. Кожна локальна популяція таких факультативних апоміктів є складним взаємовідношенням багаторічних особин різних поколінь з варіабельним способом репродукції. При наявності фертильних пилоквих зерен і перехресному запиленні особини продукують насіння, що містять зародки з різною спадковою інформациєю.

Таким чином, ембріологічні дослідження видів роду *Potentilla* на популяційному рівні дають можливість визначати репродуктивну структуру популяцій і передбачати стратегію виду в цілому.

Для видів *Potentilla* у особин з факультативним апоміксисом притаманний відносно високий показник фертильності пилоквих зерен. У *P. erecta* 25-85%, *P. aurea* – 60-70%, *P. argentea* – 60-80% - в залежності від місця зростання популяцій.

У *P. erecta* співвідношення статевого відтворення і псевдогамії не знаходиться в прямій залежності від висотних поясів зростання популяцій, що може знайти своє пояснення в наявності широкої амплітуди зростання популяцій переважно в межах нижнього гірського поясу.

У *P. erecta*, в різних висотних поясах (140-1300 м н.р.м.), співвідношення статевої репродукції і апоміксису варіює від п'яти до 95 відсотків. В популяціях *P. erecta*, згідно висот зростання популяцій, співвідношення таке: 80-

20%, 70-30%, 95-0,5%, 55-45%, 90-10%, 75-25%; у *P. aurea* (1500-1900 м н.р.м.) – 80-20%, 70-30%, 65-35%; *P. argentea* (140-600 м н.р.м.) – 75-25%, 60-40%, 80-20%, що свідчить про те, що в досліджуваних популяціях переважає статеве відтворення (амфіміксис).

Аналіз способів репродукції в популяціях свідчить про наявність у факультативних (псевдогамних) апоміктів агамно-статевих комплексів.

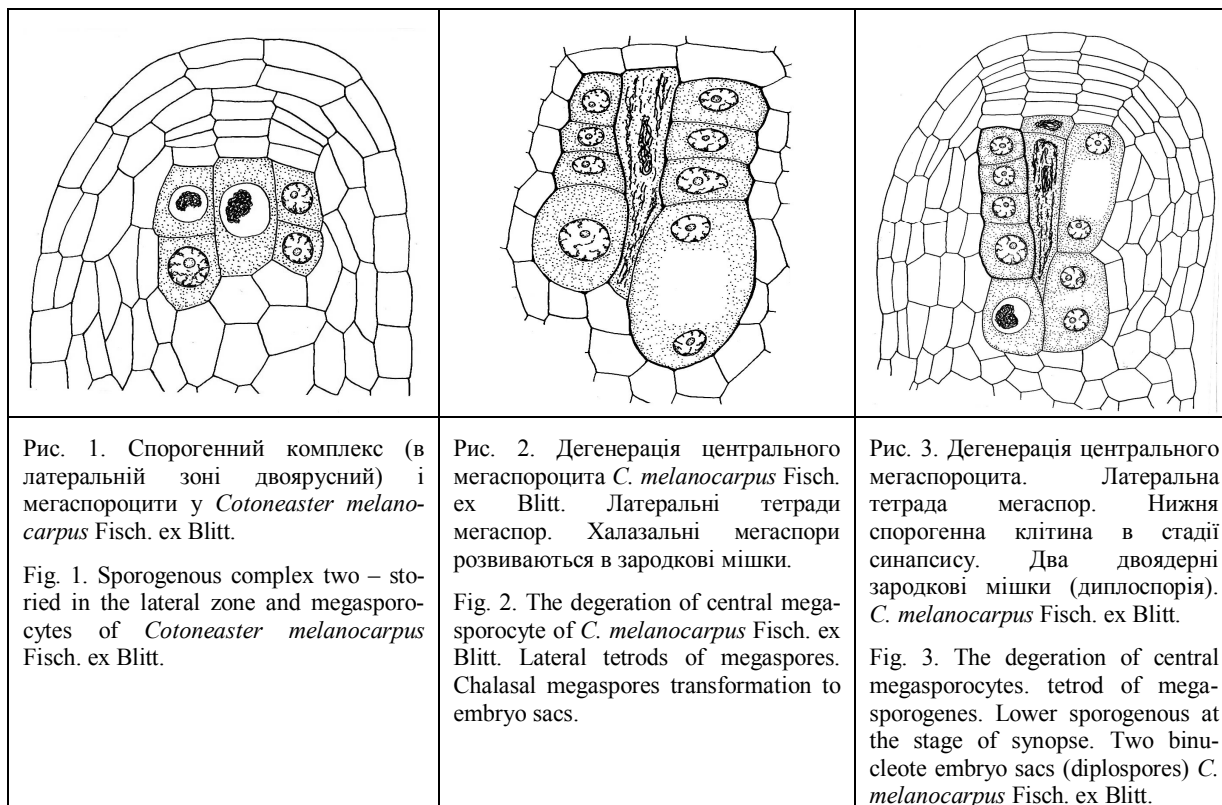
Значний відсоток фертильності пилоквих зерен вказує на здатність до перехресного запилення між особинами з різним способом репродукції, що є визначальним фактором для утворення таких динамічних агамно-статевих комплексів.

У видів родів *Cotoneaster*, *Crataegus* і *Alchemilla* домінуючими є зародкові мішки апоспоричного походження. Розвиток еуспоричних гаплоїдних зародкових мішків на перших етапах розвитку насінного зачатку свідчить, що статеве відтворення у таких видів може здійснюватись епізодично. На більш пізніх стадіях розвитку в нуцелусах таких насінних зачатків спостерігається дегенерація як мегаспороцитів, так і еуспоричних зародкових мішків. Вони, як і весь спорогенний комплекс та його похідні витісняються і поглинаються апоспоричними зародковими мішками, що виникають із соматичних клітин нуцелуса.

Для *Cotoneaster melanocarpus* притаманним є те, що центральна вторинна археспоріальна клітина трансформується у мегаспороцит, який, на стадії синапсиса, дегенерує. Латеральні вторинні археспоріальні клітини мітотично поділяються, а після дегенерації центрального мегаспороцита здатні трансформуватись у мегаспороцити і здійснювати мейоз (рис. 1, 2).

Отже, у *C. melanocarpus* розвиваються і гаплоїдні еуспоричні зародкові мішки. Нередуковані зародкові мішки із спорогенних клітин (диплоспорія) утворюються паралельно з мегаспорами або еуспоричними зародковими мішками (рис. 3).

Таким чином, на ранніх стадіях розвитку спорогенний комплекс має як мейотичну, так і мітотичну тенденцію розвитку. Клітини функціонують у двох напрямках. В окремих насінних зачатках із латеральних клітин спорогенного комплексу розвиваються виключно апоміктичні диплоспоричні зародкові мішки, елементи яких мають диплоїдний набір хромосом. У таких насінних зачатках клітини спорогенного комплексу втрачають здатність трансформуватись в мегаспороцити. На завершальному етапі функціонування клітин нуцелуса, в халазальній зоні активізуються мітози у соматичних клітинах, які стають ініціалами апоспоричних зародкових мішків. Апоспоричні зародкові мішки згодом, диференціюючись, витісняють як еуспоричні, так і диплоспоричні, які ще не досягли повної диференціації (рис. 4).



Отже, в *C. melanocarpus* спостерігається гаметофітний апоміксис. Нередуковані зародкові мішки, що розвиваються, є як диплоспоричного, так і апоспоричного походження. Домінуючою формою апоміксису є апоспорія – партеногенез. Партеногенез, очевидно, супроводжується наявністю псевдогамії, коли розвиток ендосперму здійснюється внаслідок злиття спермія з ядром центральної клітини [13]. Така форма апоміксису характерна і для *C. horizontales* Decaisne [2].

Для видів роду *Crataegus* – *C. monogyna* і *C. oxyacantha*, притаманний багатоклітинний археспорій.

У *C. monogyna* і *C. oxyacantha* закладаються одна-три первинні спорогенні клітини. На перших етапах розвитку в мегаспороцит трансформується одна центральна вторинна спорогенна клітина. Мегаспороцити здатні здійснювати мейоз і утворюються із мегаспор еуспоричні гаплоїдні зародкові мішки.

Отже, мейотична потенція у спорогенних клітин зберігається. Мегаспороцити та тетради мегаспор здатні дегенерувати внаслідок чого індукуються мітози і розвиток нередукованих зародкових мішків, домінує апоспорія. В зоні халази виникають одна-три ініціали апоспоричних зародкових мішків. Повного розвитку досягають частіше всього один-два.

Види в межах роду *Crataegus*, за способом утворення зародка в насінні, відносяться до агамних, так як зародки розвиваються

апоміктично, шляхом нередукованого партеногенезу [2, 8].

У видів роду *Alchemilla*: *A. monticola*, *A. glabra*, *A. subcrenata* на перших етапах розвитку в нуцелуса спостерігаються два-три мегаспороцити. У всіх популяціях виявлено утворення тетрад мегаспор і еуспоричні зародкові мішки. Апоміктичні нередуковані зародкові мішки диплоспоричного і апоспоричного походження. Характерні для статевої репродукції структури дегенерують як на стадії мегаспороцитів, так і в період уже розвинутих зародкових мішків. Гаметофітний апоміксис визначається як диплоспорія – партеногенез.

Функціонування спорогенного комплексу дуже нестабільне. У видів *A. glabra* і *A. subcrenata* в зоні халази, із соматичних клітин нуцелуса, утворюються дві-три ініціальні клітини апоспоричних зародкових мішків. Такі клітини утворюють зародкові мішки апоспоричного походження. В цей час всі похідні спорогенного комплексу дегенерують. Повного розвитку досягають один-два апоспоричні зародкові мішки (рис. 5).

У *A. monticola* ядро центральної клітини, без злиття із спермієм, ділиться на стадії двоклітинного проембрію, а іноді тільки при наявності уже кулеподібного зародка, у якого виділяється ембріодерма.

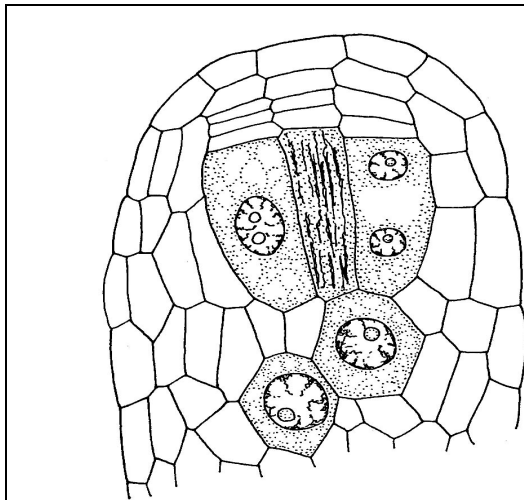


Рис. 4. Дегенерація центрального мегаспороцита. Розвиток диплоспоричних зародкових мішків. У зоні халази соматичні клітини – ініціали апоспоричних зародкових мішків *C. melanocarpus* Fisch. ex Blitt.

Fig. 4. The degeneration of central megasporocyte. Development of diplosporic embryo sacs. Somatic cells in chalazal zone – the initials of aposporic embryo sac *C. melanocarpus* Fisch. ex Blitt.

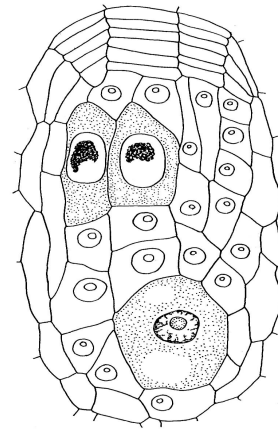


Рис. 5. Розвиток апоспоричного зародкового мішка із соматичної клітини халазальної зони нуцелуса у *Alchemilla glabra* Nyeg.

Fig. 5. Development of aposporic embryo sac from somatic cell chalazal zone nucellus in *Alchemilla glabra* Nyeg.

Для *A. glabra* притаманне тривале контактування полярних ядер які, зливаючись, утворюють ядро центральної клітини, що поділяється тільки після розвитку зародка.

Розвиток зародка у *A. subcrenata* супроводжується поділом ядра центральної клітини, що утворилось внаслідок злиття полярних ядер.

Отже, у видів *Alchemilla* переважає апоспорія-партеногенез. Гаметофітний апоміксис - нередукований партеногенез здійснюється у зародкових мішках апоспоричного походження.

Аналіз ембріональних процесів показав, що для видів великих і поліплоїдних родів *Rosaceae* притаманним є гаметофітний апоміксис. Гаметофітному апоміксису передують розвиток генеративних структур, які пов'язані зі статевим відтворенням [8].

Очевидно, при відсутності запилення і запліднення, при наявності незначного утворення морфологічно нормальних пилкових зерен (36%), еуспоричні зародкові мішки дегенерують, що сприяє розвитку апоміктичних диплоспоричних або апоспоричних зародкових мішків, як підґрунтя гаметофітного апоміксису.

Отже, клітини нуцелуса здатні: утворювати спорогенний комплекс, який потенційно має як мейотичну, так і мітотичну тенденцію. Мітотична активність зберігається і у соматичних клітин. Мітози призводять до утворення нередукованих жіночих гаметофітів – зародкових мішків, яйцеклітини яких здатні партеногенетично розвиватись в зародки.

Досліджені нами види роду *Alchemilla*, де автономно розвивається не тільки зародок, але й ендосперм, можуть визначатись як автономні апомікти.

А.С. Кашин [4], на прикладі *Pilosella* і *Taraxacum*, що належать до родини *Asteraceae*, розглядає гаметофітний апоміксис як нестійку систему, так як при насінному розмноженні квіткових рослин наявність його варіює по роках. Автор вважає, що апоміксис і амфіміксис (статеве відтворення) створює рівновагу в амфі-апоміктичній системі розмноження і сприяє еволюції виду.

Згідно наших даних [6-13], факультативні апомікти в популяціях створюють агамно-статеві комплекси (статеве відтворення і апоміксис), які є, за своєю природою, варіабельними і сприяють існуванню виду в різних екологічних умовах. Очевидно, апоміксис є системою, яка регулює процес репродукції виду, визначає його стратегію і еволюцію.

Гаметофітному апоміксису, притаманному видам великих поліморфних і поліплоїдних родів *Cotoneaster*, *Crataegus* і *Alchemilla* також передують утворення ембріональних структур, пов'язаних із статевим відтворенням. Спорогенні клітини трансформуються в мегаспороцити, здійснюється мейоз, утворюються мегаспори і еуспоричні зародкові мішки [3, 8, 24]. Такі генеративні структури, на пізніших етапах розвитку насінного зачатку, часто дегенерують. Одночасно розвиваються і апоміктичні нередуковані зародкові мішки. Таким чином, не виключене у даних видів і епізодичне статеве відтворення [3].

Відносити такі види до облігатних (автономних) апоміктів можна тільки на підставі кінцевої реалізації утворення зародка і ендосперма. Такими відносно облігатними апоміктами є досліджені види *Alchemilla*, у яких на даному етапі розвиток зародка передуює

розвитку ендосперму, що розвивається без впливу пилкової трубки.

Для видів *Cotoneaster* і *Crataegus*, очевидно, притаманна і псевдогамія [2, 3, 6-13].

Висновки

1. Для досліджених видів родів *Potentilla*, *Cotoneaster*, *Crataegus* і *Alchemilla* притаманним є гаметофітний апоміксис. Походження нередукованих зародкових мішків диплоспоричне і апоспоричне. Зародки розвиваються із яйцеклітин. Визначення апоміксису – диплоспорія – партеногенез, апоспорія – партеногенез.

2. В нуцелусах, на перших етапах розвитку, розвиваються еуспоричні зародкові мішки, в яких, внаслідок статевого процесу, після запліднення, здатні утворюватись зародки. На пізніших стадіях розвитку мітотично, із спорогенних або соматичних клітин, утворюються апоміктичні зародкові мішки і розвиток зародка здійснюється без запліднення яйцеклітини – партеногенетично.

3. В популяціях факультативних-псевдогамних апоміктів видів роду *Potentilla*

спостерігається варіабельне співвідношення статевого відтворення і апоміктичного розмноження. Наявні статеві та апоміктичні особини. Перехресне запилення, при наявності варіабельності фертильних пилкових зерен, призводить до зміни динаміки як статевого відтворення, так і псевдогамії.

4. У видів родів *Cotoneaster* і *Crataegus* гаметофітному апоміксису передують утворення еуспоричних зародкових мішків, що не виключає наявність епізодичного статевого відтворення та псевдогамії. Тому гаметофітний апоміксис не може вважатись повністю облігатним, автономним.

5. У досліджених видів роду *Alchemilla* виявлено як еуспоричні зародкові мішки, що дегенерують, так і гаметофітний апоміксис – диплоспорія-партеногенез, апоспорія-партеногенез. Розвиток зародка передують розвитку ендосперму, що виникає без впливу спермія. Очевидно, даний апоміксис можна визначити як автономний.

1. Барна М.М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії.- К.: Видавничий центр «Академія», 1997.- 272 с.
2. Гасинець Я.С. Ембріологія деяких видів Rosoideae та Maloideae (Rosaceae) у флорі Українських Карпат.: Автореф. дис.... канд. біол. наук. Київ, 2006.- 24 с.
3. Глазунова К.П. Апоміксис у восточноєвропейских представителей рода *Alchemilla* L.: Автореф. дис.... канд. биол. наук.-М., 1983.- 17 с.
4. Кашин А.С. Гаметофітний апоміксис як неустойчивая система семенного размножения у цветковых.- Саратов: Научная книга, 2006.- 310 с.
5. Колесник О.Б. Диференціація і функціонування клітин археспоріального комплексу у *Alchemilla monticola* Opiz. в умовах високогір'я Українських Карпат // Наук. вісник Чернівецького університету.- Вип. 223: Біологія.- Чернівці, 2004.- С. 137-150.
6. Мандрик В.Ю. Ембріологічне дослідження деяких видів роду *Alchemilla* L. // Укр. ботан. журн., 1976.- 33, №5.- С. 476-480.
7. Мандрик В.Ю. Форми апоміксису у представителів родини Rosaceae // Бюлл. ГБС 1980.- Вип. 116.- С. 86-93.
8. Мандрик В.Ю. Особенности семенной репродукции видов сем. Rosaceae в природных популяциях (на примере представителей флоры Карпат) // Автореф. дисс.... д-ра биол. наук.- Л., 1990.- 48 с.
9. Мандрик В.Ю. Ембріологічне дослідження *Crataegus oxycantha* L. і *Crataegus monogyna* Jacq. (Rosaceae) // Наук. вісник УжДУ. Сер. Біол., №2, -1995.- С. 36-39.
10. Мандрик В.Ю. Агамостатеві комплекси в популяціях деяких факультативних апоміктів з родини Rosaceae // Наук. вісник УжДУ.- Серія Біологія, №4.- 1997.- С. 54-56.
11. Мандрик В.Ю. Апоміксис у *Potentilla argentea* L. (Rosaceae) // Наук. вісник УжДУ.- Серія Біологія, №6.- 1999.- С. 41-45.
12. Мандрик В.Ю. Результати ембріологічних досліджень видів родини Rosaceae // Наук. вісник УжДУ.- Серія Біологія, №7.- 2000.- С. 129-131.
13. Мандрик В.Ю. Особливості насінної репродукції *Cotoneaster melanocarpus* Fisch ex Blytt. (Rosaceae) // Наук. вісник УжДУ. Серія Біологія, №19.- 2006.- С. 66-72.
14. Наумов Н.А., Козлов В.Е. Основы ботанической микротехники.- М.: Сов. наука, 1954.- 307 с.
15. Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембріологія покритосемянных растений.- М.: Наука, 1976.- 507 с.
16. Хохлов С.С. К методике выявления апоміксису у покрытосемянных растений / Апоміксис и цитозембріологія растений.- Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1968.- С. 136-140.
17. Хромосомные числа цветковых растений.- Ленинград, 1969.- 637 с.
18. Battaglia E. Apomixis // Recent advances in the embryology of Angiosperms / Dehli, 1963.- P. 221-265.
19. Böös G. Über Partenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung *Alchemilla* nebst einiger in Zusammenhang damit stehenden Fragen //Lunds. univ. Arssr.- 1917.- 13, №4.- P. 1-31.
20. Böös G. Der experimentelle Nachweis der Partenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung *Alchemilla* //Bot. Notis.- 1920.- P. 145-150.
21. Böös G. Neue embryologische Studien der *Alchemilla arvensis* (L.) Scop. Ibid.- P. 209-250.
22. Czapic R. Controversy Around Apomixis // Acta biol. Crac. ser. bot.- 2000.- 42 №2.- P. 55-59.
23. Gustafsson A. Apomixis in higher plants 1. The mechanism of apomixis // Lunds. univ. Arssr.- 1946.- 42, №3.- P. 1-68.
24. Hjelmquist H. The embryology of African *Alchemilla* species // Bot. Notis.- 1956.- 109, №1.- P. 21-32.
25. Hjelmquist H. The embryo sac development of some *Cotoneaster* species // Ibid.- 1962.- 115, №2.- P. 208-236.
26. 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.
27. Ismailow R. Further Caryological studies in species of *Alchemilla* L. from the series Calycinae Bus. (Section Brevicaulon Rothm) // Ibid.- 1982.- 24.- P. 127-141.
28. Ismailow R. Cyto-embryological studies on *Alchemilla* L. // Species Calycinae Buser. 1. Microsporangium and microsporangogenesis // Ibid.- 1984.- 26.- P. 1-17.
29. Munijamma M., Phipps J.B. Cytological proof apomixis in *Crataegus* (Rosaceae) // Amer. J. Bot.- 1979.- 66, №2.- P. 149-166.
30. Mürbeck S. Partenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla* // Lunds. univ. Arsskr.- 1901a.- 36, №7.- S. 1-41.
31. Mürbeck S. Über das Verhalten des Polenschlauches bei *Alchemilla arvensis* und das Wesen chalasogamie // Ibid.- 1901b.- 36, №9.- P. 1-18.
32. Mürbeck S. Anomalien in Baue des Nucellus und Embryosackes bei Partenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla* // Ibid.- 1902, №2.- P. 1-10.
33. Sax J.S. Polyploid and apomixes in *Cotoneaster* // J. Arnold. Arbos.- 1954.- P.334-365.
34. Smith G. Studies in *Potentilla* L. 1. Embryological investigations into the mechanism of agamospermy in british *P. tabernaemontani* Achers // New. Phytol.- 1963.- 62,- №3.- P. 264-282.

Отримано: 09 лютого 2009 р.

Прийнято до друку: 05 березня 2009 р.