

А.С. КАШИН¹, М.И. ЦВЕТОВА², Ю.А. ДЕМОЧКО¹

¹ Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
E-mail: kashinas@sgu.ru

² Научно-исследовательский институт сельского хозяйства
Юго-Востока, Саратов
E-mail: ravichaf@mail.ru

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕЗИСА КЛЕТОК АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ ПРИ ГАМЕТОФИТНОМ АПОМИКСИСЕ (НА ПРИМЕРЕ АВТОНОМНЫХ АПОМИКТОВ *ASTERACEAE*)



*На примере ряда видов Asteraceae рассмотрены цитогенетические особенности генезиса клеток апикальных меристем у апомиктов. Выявлено, что степень распространения анеу- и миксоплоидов у растений этих видов столь высока (до 30–60 % от числа исследованных растений или их потомков), что есть все основания говорить не о спонтанном, а регулярном, закономерном их возникновении у апомиктов. Показано, что у апоспорового факультативного апомикта *Pilosella officinarum* микрогаметофит с точки зрения уровня пloidности является относительно стабильным элементом системы семенного размножения.*

© А.С. КАШИН, М.И. ЦВЕТОВА, Ю.А. ДЕМОЧКО, 2011

Введение. На протяжении онтогенеза у большинства изученных видов растений может происходить запрограммированная полиплоидизация соматических клеток в органах и тканях в процессе их дифференциации путем политемии, полинемии, эндомиоза и анеуплоидии. Однако в клетках зародышевого пути видовое число хромосом сохраняется неизменным, что и обеспечивает генетическую стабильность вида [1, 2]. Исключения составляют преимущественно гибридные и/или полиплоидные растения, у которых геномная изменчивость, как правило, затрагивает не только дифференцирующиеся соматические клетки, но и апикальные меристемы. Поскольку гибридизация и полиплоидия нарушают генетический баланс, то очевидно, что у таких организмов нарушается внутритканевый и внутриклеточный гомеостаз, особенно в первых поколениях. Это вызывает, как одно из следствий, миксоплоидию и анеуплоидию. Известно, что значительная часть миксоплоидных форм — гибриды [1]. При этом спонтанная гибридизация и полиплоидия — явления, значительно распространенные среди высших растений [3]. Более того, признано, что эволюция цветковых осуществляется в значительной степени именно путем изменения уровней пloidности [4, 5] и гибридогенеза [6]. Считается, что от 50–60 % [7] до 70–80 % [8] видов покрытосеменных, а у некоторых семейств — до 90 % видов [2] имеют аллополиплоидную природу. При этом и амфи-, и аутополиплоидия у растений в природе осуществляется преимущественно с участием либо гаметофитного апомиксиса¹, либо апомейоза² как элемента апомиксиса, ведущего к формированию женских нередуцированных гамет [9–11]. Соматическая полиплоидизация в клетках апикальных меристем растений редка в природе [12]. Но и при очевидности тесной корреляции между полиплоидией, гибридогенезом и апомиксисом [7, 11] причинно-следственные связи между этими явлениями остаются достаточно неопределенными.

¹ Гаметофитный апомиксис — семенное размножение у цветковых, происходящее с чередованием поколений (спорофит — гаметофит — спорофит—...), но без смены ядерных фаз и без оплодотворения яйцеклетки (партеногенетически).

² Апомейоз — развитие нередуцированного мегагаметофита у цветковых из археспоральной (диплоспория) или соматической клетки семязачатка (апоспория).

В настоящей работе на примере растений *Pilosella officinarum* F. Schultz et Sch. Bip. и ряда других автономных факультативных апомиктов *Asteraceae*³ проанализированы степень и характер кариотипической изменчивости в клетках апикальных меристем при гаметофитном апомиксисе. Исследования подобного рода могут быть в дальнейшем базой для молекулярно-генетического изучения природы гаметофитного апомиксиса. Несмотря на большой интерес к выявлению генетических основ и молекулярных механизмов апомиксиса, представления о характере генетического контроля и природе этого явления до сих пор остаются гипотетическими и противоречивыми [13, 14].

Материалы и методы. Микроспорогенез изучали у растений двух популяций *P. officinarum* (22а и 33а) из различных мест обитания Саратовской области. Соцветия фиксировали ацеталкоголем (1:3) и хранили в 75%-ном спирте при 6–10 °С, окрашивали 2%-ным ацетокармином после обработки 4%-ным раствором железо-аммонийных квасцов при 50 °С в течение 20 мин. Давленные препараты готовили в смеси 70 % хлорал-гидрата и 45 % уксусной кислоты, подкрашенной ацетокармином.

Кариотипическую изменчивость вегетирующих растений в популяциях и их потомстве выявляли с помощью подсчета числа хромосом в клетках корневых меристем или меристем надземных побегов на давленных препаратах. Растения в популяциях маркировали, что позволяло их анализировать на протяжении ряда лет. Для подсчета у них числа хромосом использовали корневые меристемы начинающих укореняться горизонтальных надземных или подземных столонов, либо меристемы новообразующихся боковых корней самого материнского растения, либо меристемы надземных побегов в начале ранневесеннего отрастания. Анализ числа хромосом у потомков тех же растений осуществляли в корневых меристемах проростков, которые получены из семян, завязавшихся при различных режимах цветения (свободное цветение, цветение в условиях изоляции нека-

трированных цветков, цветение в условиях беспыльцевого режима). Семена проращивали в чашках Петри в термостате при 25 °С в течение 3–5 сут до достижения длины первичного корня 1–2 см.

При использовании корневых апикальных меристем числа хромосом подсчитывали в клетках кончика корня в зоне деления. Для подсчета числа хромосом апикальных меристем надземных побегов анализировали клетки апекса и инициалей листовых примордиев.

Объектами исследования по кариотипической изменчивости были растения двух уже указанных популяций *Pilosella officinarum*, кроме того исследовали растения одной популяции *Pilosella praealta* (V. ex G.) F. Schultz et Sch. Bip. (22г), двух популяций *Pilosella echiooides* (Lumn) F. Schultz et Sch. Bip. (22ф и 33ф), растений межвидового гибрида *P. × officinarum-vallantii* (22к), двух популяций *Taraxacum officinale* Wigg. (92 и 48а), двух популяций *Chondrilla juncea* L. (67 и 94) и двух популяций *Hieracium umbellatum* L. (93 и 93а). В скобках даны условные номера популяций по полевому журналу.

Материал фиксировали в ацеталкоголе, окрашивали 4%-ным ацетогематоксилином с предварительной обработкой 8-оксихинолином или бромнафталином.

У каждого растения исследовали 15–20 потомков. В каждой апикальной меристеме число хромосом на стадии метафазы подсчитывали не менее чем в 3–7 делящихся клетках.

Результаты исследований. У растений обеих популяций *P. officinarum* (22а и 33а) в разные годы наблюдений встречались растения двух типов: 1) с гермафродитными цветками, несущими пестик и пять пыльников; 2) с женскими цветками, содержащими вместо пыльников пять стаминодиев. В большинстве случаев строение всех проанализированных цветков у одного растения совпадало: все они были гермафродитными или все имели пестик и стаминодии. Доля растений, в цветках которых вместо пыльников обнаружены стаминодии, в разные годы варьировала в интервале 41,17–100,00 %. Лишь единичные растения в стаминодиях имели небольшие участки генеративной ткани. Они содержали микроспороциты на разных стадиях мейоза либо пыльцевые зерна, значительно варьирующие по форме и размеру. При этом

³ Известно лишь два семейства покрытосеменных (*Asteraceae* и *Apiaceae*), у представителей которых в процессе дифференциации клеток не происходит их полиплоидизация [15].

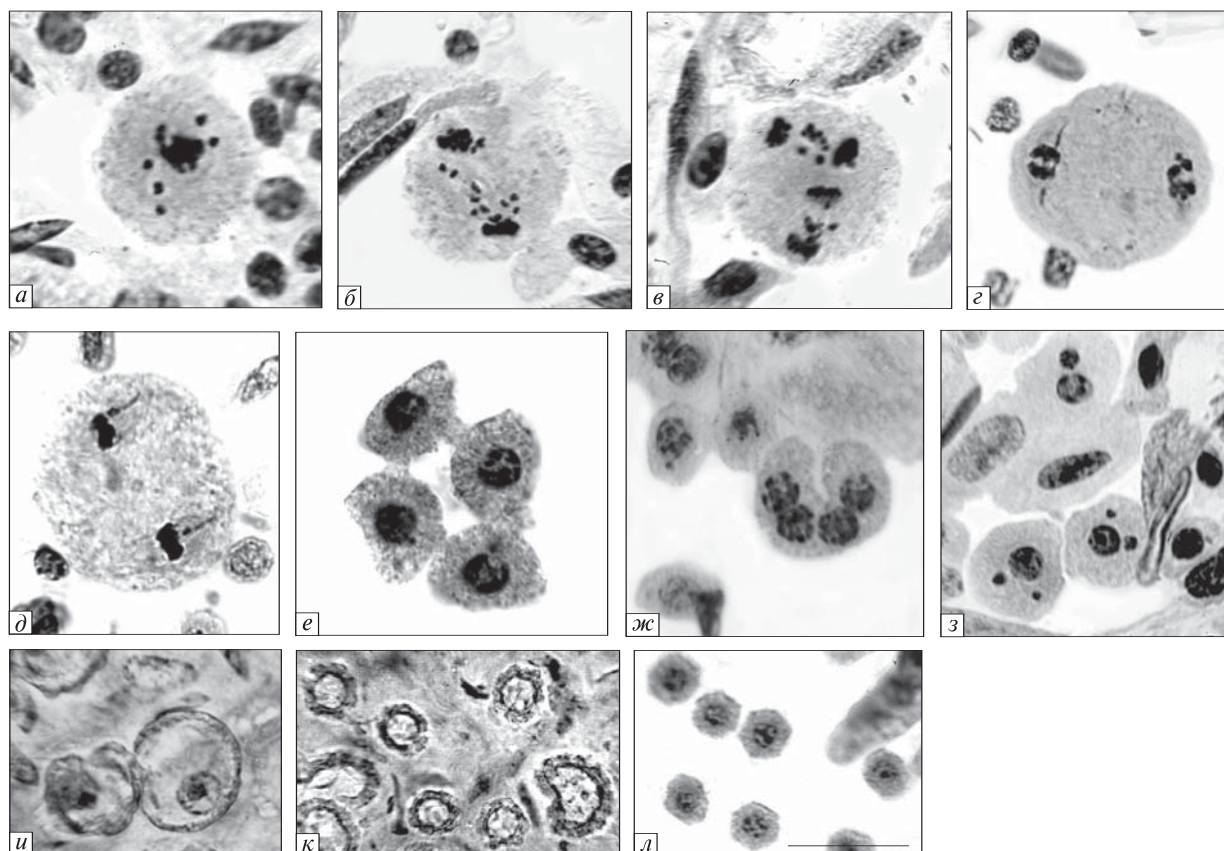


Рис. 1. Некоторые нарушения в процессе формирования пыльцы у *Pilosella officinarum*: а – хромосомы вне метафазной пластинки в М1; б, в – отставание хромосом в телофазе I и II; г, д – тяжи хроматина во II делении мейоза; е – anomальная тетрада микроспор; ж – четырехъядерная структура, образовавшаяся в результате нарушений цитокинеза; з – микроспоры с микроядрами; и – нарушения в дифференциации и формировании оболочки пыльцевых зерен; к – стерильные пыльцевые зерна; л – нормальные микроспоры

вследствие anomального развития стаминодии не могли продуцировать фертильные зрелые пыльцевые зерна.

У растений с гермафродитными цветками наблюдали значительные нарушения процессов микроспорогенеза. В диакинезе от 14,5 до 54,0 % клеток наряду с бивалентами содержали неспаренные хромосомы, что, по-видимому, явилось следствием нарушения конъюгации. Как в первом, так и во втором делениях мейоза в метафазе часть хромосом не включалась в метафазную пластинку, а в ана-телофазе наблюдались многочисленные нарушения расхождения хромосом (в некоторых цветках до 100 % мейоцитов содержали аномалии) (рис. 1, а–в). В результате продукты деления (диады или микроспоры) содержали anomальное число

ядер и/или микроядра (рис. 1, з). В некоторых цветках при эквационном делении часть материнских клеток микроспор (до 17,3 %) содержала отдельные хроматиновые структуры, вытянутые от метафазной пластинки к полюсу веретена деления (рис. 1, г, д).

Наряду с аномалиями в расхождении хромосом во многих мейоцитах во втором делении мейоза наблюдались аномалии в ориентации веретена деления. При этом в некоторых цветках до 10 % мейоцитов содержали параллельно расположенные веретена деления. Как следствие, имело место образование тетрад не свойственной для *Asteraceae* конфигурации (рис. 1, е). В некоторых мейоцитах в конце II деления мейоза был нарушен цитокинез, в результате чего образовывались многоядерные

монады или другие аномальные продукты микроспорогенеза (рис. 1, ж). Сформированные микроспоры зачастую имели аномальную структуру экзины (рис. 1, и) или вообще не формировали двойную оболочку. Из них в последующем формировались стерильные пыльцевые зерна разных размеров и с разным числом пор (рис. 1, к). Однако в некоторых случаях формировались морфологически нормальные, однородные микроспоры (рис. 1, л) и пыльцевые зерна.

Спектр отмеченных нарушений мейоза у изученных растений совпадал, но частота значительно варьировала как у отдельных растений, так и в пределах одного растения. Частота иных аномалий (мосты, фрагментация хромосом и др.) была на уровне 0,1–4,0 %, что не превышает естественного мутационного фона. У всех изученных растений часть клеток на разных стадиях микроспорогенеза дегенерировала.

В микроспорогенезе у растений *P. officinarum* очень редко встречались явления, которые вели бы к варьированию уровня ploидности пыльцы. Число отмеченных монад, имеющих реституционное ядро, после мейоза I составляло менее 1 % от числа возникших диад. В слу-

чаях, когда в ядрах микроспор было возможно подсчитать количество хромоцентров, обнаруживалось, что их число было близко гаплоидному числу хромосом.

Однако при подсчете числа хромосом в апикальных меристемах растений *P. officinarum* было выявлено значительное варьирование уровня ploидности ($2x-7x$) не только на внутрипопуляционном уровне, но и в потомстве индивидуальных растений, полученном при разных режимах цветения (свободном опылении, при цветении в условиях беспыльцевого режима и при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков) (рис. 2, таблица). При этом в потомстве индивидуальных растений даже при цветении в условиях беспыльцевого режима уровень ploидности зачастую был на $1x-3x$ выше или ниже уровня ploидности материнских растений. А в потомстве, полученном при свободном цветении или при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков, превышение уровня ploидности потомков над уровнем ploидности материнских растений зачастую было больше, чем на $1x$ [11].

Из литературы известно и в наших исследованиях подтверждено, что растениям видов

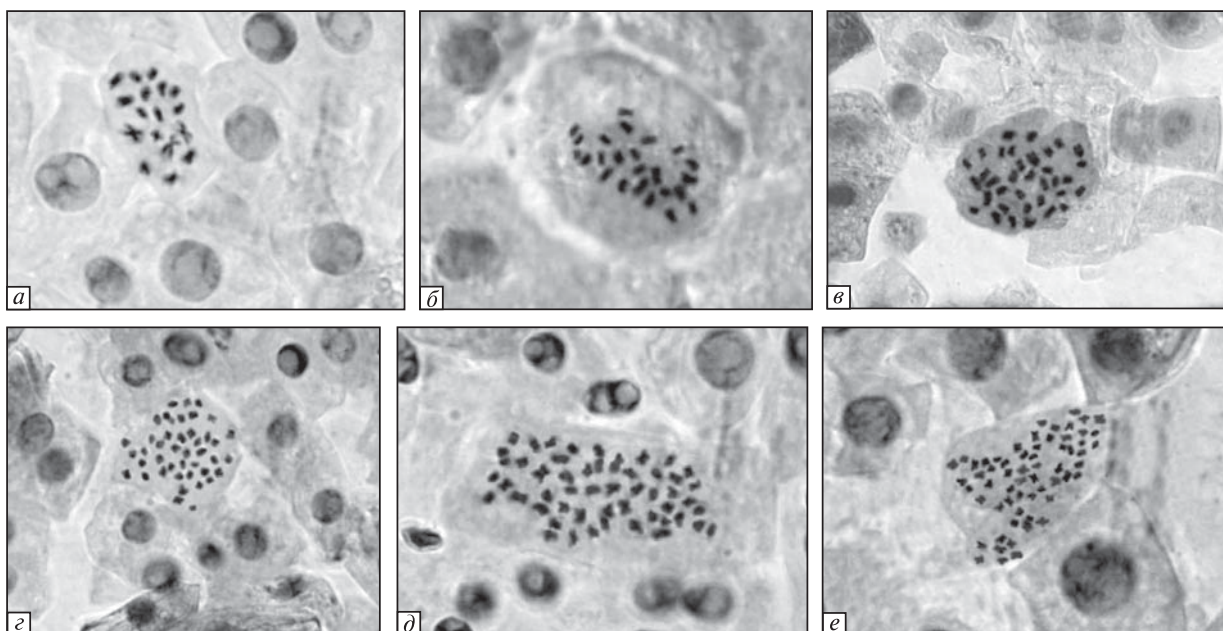


Рис. 2. Клетки разных уровней ploидности в корневых апикальных меристемах *Pilosella officinarum* ($x = 9$) на стадии метафазы митоза: а – диплоидная, б – триплоидная, в – тетраплоидная, г – пентаплоидная, д – гексаплоидная, е – гептаплоидная

Частота поли-, анеу- и миксоплоидии в клетках меристем вегетирующих растений и их потомства при различных режимах цветения в популяциях некоторых видов *Asteraceae*

Режим цветения	Год исследования	Исследовано растений									
		всего, шт.	с потомками или исходными, %								
			2х	3х	4х	5х	6х	7х	анеуплоиды	миксоплоиды	
<i>Pilosella officinarum</i> 22a*											
мат	2002	29		11,8 ± 0,6	23,5 ± 1,1	5,9 ± 0,3				16,4 ± 0,7	58,8 ± 2,8
с/ц	2002	49		42,9 ± 1,4	34,7 ± 1,1	14,3 ± 0,7				11,8 ± 1,2	8,1 ± 0,9
из	2002	46	10,9 ± 0,4	26,1 ± 1,3	47,8 ± 1,7	8,7 ± 0,4				23,9 ± 1,1	6,5 ± 1,1
кас	2002	43	9,3 ± 0,9	48,8 ± 2,1	20,9 ± 1,8	16,3 ± 0,8				16,3 ± 0,9	4,7 ± 0,7
мат	2003	48		37,5 ± 1,9	50,1 ± 2,3	8,3 ± 0,8				12,5 ± 1,2	4,1 ± 0,3
с/ц	2003	50		6,0 ± 0,5	10,0 ± 0,6	22,0 ± 1,2	30,0 ± 1,6	16,0 ± 0,8		18,0 ± 0,7	8,0 ± 0,5
из	2003	46		21,7 ± 0,9	10,5 ± 0,4	23,6 ± 1,1	10,7 ± 0,7	12,5 ± 0,6		13,0 ± 0,9	8,0 ± 0,3
кас	2003	18		22,2 ± 1,4	16,7 ± 1,2	16,7 ± 0,9				22,2 ± 1,6	44,4 ± 2,1
мат	2004	48		2,1 ± 0,2	43,8 ± 1,6	31,2 ± 1,3				22,9 ± 0,8	22,9 ± 0,7
с/ц	2004	32	3,1 ± 0,1	6,2 ± 0,7	46,9 ± 1,9	31,3 ± 1,3	6,2 ± 0,6			15,6 ± 0,9	6,3 ± 0,5
из	2004	32			31,2 ± 1,4	59,4 ± 2,2				12,5 ± 0,8	9,4 ± 0,9
кас	2004	11				27,3 ± 1,4	45,4 ± 2,7			27,3 ± 1,5	27,3 ± 1,7
с/ц	2005	5		80,0 ± 2,0						50,0 ± 2,2	20,0 ± 1,6
из	2005	33		15,2 ± 2,1	60,6 ± 3,8	3,0 ± 0,3				9,1 ± 0,6	21,2 ± 1,6
кас	2005	7			85,7 ± 4,5					14,3 ± 0,8	14,3 ± 1,1
мат	2006	54		14,8 ± 0,9	57,4 ± 3,6	13,0 ± 0,9				22,2 ± 1,4	14,8 ± 1,1
с/ц	2006	30	16,7 ± 1,5	6,6 ± 0,2	60,0 ± 4,7					13,3 ± 0,6	16,7 ± 0,9
из	2006	12			83,3 ± 5,2					8,3 ± 0,8	16,7 ± 2,3
кас	2006	7		28,6 ± 4,7	42,8 ± 6,5					0,0	28,6 ± 3,9
<i>Pilosella officinarum</i> 33a											
с/ц	2002	14	14,3 ± 1,3	85,7 ± 7,8						21,4 ± 2,4	0,0
мат	2003	47		40,4 ± 2,7	46,8 ± 3,5					8,5 ± 0,5	12,8 ± 1,1
с/ц	2003	14		59,1 ± 3,8	22,7 ± 1,3					4,8 ± 0,7	18,2 ± 1,6
из	2003	6		83,3 ± 7,1						0,0	16,7 ± 0,9
кас	2003	5		60,0 ± 10,0						0,0	40,0 ± 8,0
мат	2004	42	66,7 ± 7,4	30,9 ± 2,1	2,4 ± 0,3					21,4 ± 6,2	0,0
с/ц	2004	52	80,8 ± 6,2	3,8 ± 0,2						11,5 ± 0,7	15,4 ± 0,9
с/ц	2005	22	22,7 ± 1,8	36,4 ± 4,1	18,2 ± 1,6					4,5 ± 0,6	22,7 ± 1,3
из	2005	6	83,3 ± 10,5							16,7 ± 1,3	16,7 ± 1,3
мат	2006	59	45,7 ± 6,7	42,4 ± 5,9	1,6 ± 0,3	1,6 ± 0,4				39,3 ± 4,8	8,7 ± 0,4
с/ц	2006	56	53,6 ± 5,3	10,7 ± 1,8	8,9 ± 1,7					17,9 ± 1,9	26,8 ± 3,2
<i>Pilosella praealta</i> 22г											
с/ц	2002	40		60,0 ± 10,0	27,5 ± 1,7	2,5 ± 0,2				10,0 ± 0,8	10,0 ± 0,7
из	2002	21		76,2 ± 11,3	19,0 ± 1,7					14,3 ± 2,1	4,8 ± 0,8
кас	2002	14		35,7 ± 3,2	64,3 ± 4,5					24,4 ± 2,6	0,0
мат	2003	31		38,7 ± 2,9	45,2 ± 4,2					9,7 ± 0,8	16,1 ± 1,4
с/ц	2003	41			92,7 ± 13,1					12,2 ± 0,8	7,3 ± 0,5
из	2003	72		36,1 ± 4,6	31,9 ± 6,1	11,1 ± 0,8				16,0 ± 1,7	20,8 ± 2,3
кас	2003	45		37,8 ± 6,4	37,8 ± 3,7	6,7 ± 0,9				6,7 ± 0,5	17,8 ± 1,1
мат	2004	52		11,5 ± 0,9	61,5 ± 7,4	9,6 ± 0,5				17,3 ± 1,7	17,3 ± 1,6
с/ц	2004	67		6,0 ± 0,7	70,1 ± 9,3	7,5 ± 0,6				22,4 ± 2,1	16,4 ± 1,7
из	2004	72		9,7 ± 0,4	52,8 ± 5,3	30,6 ± 2,5				15,3 ± 1,0	6,9 ± 0,3
кас	2004	55			60,0 ± 11,8	27,3 ± 2,7				20,0 ± 1,9	12,7 ± 1,2
с/ц	2005	17			5,9 ± 0,6	70,6 ± 14,3	17,6 ± 1,4			41,2 ± 3,6	5,9 ± 0,7

Режим цветения	Год исследования	Исследовано растений									
		всего, шт.	с потомками или исходными, %							анеуплоиды	миксоплоиды
			2х	3х	4х	5х	6х	7х			
из	2005	13			38,5 ± 4,7	30,8 ± 3,2	23,1 ± 2,8			15,4 ± 1,1	7,7 ± 0,5
кас	2005	5		40,0 ± 5,0		60,0 ± 8,0				20,0 ± 3,0	0,0
с/ц	2006	22		63,6 ± 9,8	27,3 ± 3,5					31,8 ± 4,1	9,1 ± 0,7
из	2006	14		7,1 ± 0,5	78,5 ± 11,6					35,7 ± 3,8	14,3 ± 1,4
кас	2006	9		55,6 ± 8,1	22,2 ± 2,7					22,2 ± 1,9	22,2 ± 2,1
<i>P. × officinarum-vallantii</i> 22к											
с/ц	2002	40		47,5 ± 6,3	27,5 ± 2,5					7,5 ± 0,8	7,5 ± 0,6
кас	2002	17	5,9 ± 0,7	35,3 ± 1,8	41,2 ± 5,5					11,8 ± 1,3	0,0
из	2002	5		80,0 ± 14,1	20,0 ± 1,6					20,0 ± 1,1	0,0
с/ц	2003	56		53,6 ± 9,4	41,1 ± 7,7					32,1 ± 3,6	5,3 ± 0,4
из	2003	43		74,4 ± 0,4	18,6 ± 1,6					34,9 ± 3,9	7,0 ± 0,6
кас	2003	23		78,3 ± 12,2	13,0 ± 1,3					30,4 ± 1,5	8,7 ± 0,5
с/ц	2005	15		80,0 ± 10,0	20,0 ± 1,5					20,0 ± 1,5	0,0
из	2005	14		35,7 ± 2,7	57,1 ± 5,2					7,1 ± 0,6	7,2 ± 0,7
с/ц	2006	19			36,8 ± 6,6	15,8 ± 1,7				10,6 ± 1,8	47,4 ± 4,9
из	2006	18			22,2 ± 1,9	50,0 ± 5,5				22,2 ± 1,6	27,8 ± 2,1
кас	2006	10			30,0 ± 3,3	10,0 ± 0,7				40,0 ± 3,8	60,0 ± 7,2
<i>Pilosella echioides</i> 22ф											
с/ц	2002	10		40,0 ± 2,8	40,0 ± 6,3					20,0 ± 3,0	20,0 ± 3,0
с/ц	2004	13	92,3 ± 6,7							30,8 ± 2,9	7,7 ± 0,5
с/ц	2005	14	21,4 ± 1,3	42,9 ± 3,4	28,6 ± 4,7					0,0	7,1 ± 0,5
с/ц	2006	32		56,3 ± 4,9	28,1 ± 2,4					34,4 ± 3,6	15,6 ± 1,1
<i>Pilosella echioides</i> 33ф											
с/ц	2002	12	83,3 ± 7,7	16,7 ± 1,3							0,0
с/ц	2003	8		50,0 ± 9,5	12,5 ± 0,9	37,5 ± 4,1				12,5 ± 0,7	12,5 ± 1,0
с/ц	2004	7				71,4 ± 7,4	28,6 ± 2,8			57,1 ± 6,1	0,0
<i>Taraxacum officinale</i> 92											
с/ц	2002	49	56,6 ± 7,1	34,7 ± 3,4						10,2 ± 1,0	8,7 ± 0,4
из	2002	35	88,5 ± 9,1	2,9 ± 0,3						17,1 ± 0,5	8,6 ± 0,2
кас	2002	39	76,9 ± 10,1	23,1 ± 3,2						15,3 ± 0,7	0,0
с/ц	2003	102		7,8 ± 0,5	84,3 ± 7,6					8,8 ± 0,6	5,9 ± 0,7
из	2003	76	76,3 ± 9,4	17,1 ± 1,1						2,6 ± 0,3	6,6 ± 0,3
кас	2003	82	87,8 ± 9,9	6,1 ± 0,6						13,4 ± 0,8	6,1 ± 0,8
из	2005	66	40,9 ± 6,5	33,3 ± 6,8						19,7 ± 1,2	25,8 ± 3,3
с/ц	2005	90	70,0 ± 9,4	21,1 ± 1,7						21,1 ± 1,6	8,9 ± 0,9
кас	2005	53	52,8 ± 11,2	30,2 ± 5,6						11,3 ± 0,8	17,0 ± 1,5
с/ц	2006	38	7,9 ± 0,6	73,7 ± 5,7						28,9 ± 4,1	18,4 ± 2,2
из	2006	31	12,9 ± 1,0	64,5 ± 3,7						19,4 ± 1,8	22,6 ± 3,1
кас	2006	40	17,5 ± 2,5	45,0 ± 4,1						20,0 ± 1,8	37,5 ± 2,2
<i>Taraxacum officinale</i> 48a											
с/ц	2003	47	70,2 ± 9,7	27,7 ± 3,1						8,5 ± 0,6	2,1 ± 0,3
из	2003	28	78,6 ± 11,1	7,1 ± 0,9						10,7 ± 0,8	14,3 ± 0,6
кас	2003	31	77,4 ± 10,4	35,6 ± 2,7						12,9 ± 0,9	0,0
с/ц	2004	103	3,9 ± 0,2	81,6 ± 7,8						3,9 ± 0,5	13,6 ± 0,9
из	2004	132	15,1 ± 1,0	72,9 ± 8,3						4,5 ± 0,7	12,0 ± 0,6

Режим цветения	Год исследования	всего, шт.	Исследовано растений								
			с потомками или исходными, %								
			2x	3x	4x	5x	6x	7x	анеуплоиды	миксоплоиды	
кас	2004	155	9,0 ± 0,8	78,7 ± 7,7						9,0 ± 0,7	12,3 ± 1,1
с/ц	2005	77	33,8 ± 1,8	45,4 ± 5,2						14,3 ± 1,2	20,8 ± 2,7
из	2005	80	41,3 ± 6,6	43,7 ± 5,8						12,5 ± 0,9	15,0 ± 1,3
кас	2005	54	18,5 ± 1,5	61,1 ± 7,3						14,8 ± 1,0	20,4 ± 2,4
с/ц	2006	41	12,2 ± 0,8	63,4 ± 7,7						36,6 ± 6,4	24,4 ± 2,8
из	2006	19	21,0 ± 1,8	79,0 ± 9,3						21,0 ± 1,5	0,0
кас	2006	18	11,1 ± 0,7	83,3 ± 9,2						16,7 ± 1,3	5,6 ± 0,9
с/ц	2007	27	18,5 ± 2,2	25,9 ± 1,7	14,8 ± 1,1	18,5 ± 1,5				29,6 ± 1,8	22,2 ± 1,4
из	2007	23		26,0 ± 2,4	30,5 ± 2,6	8,8 ± 0,6				26,1 ± 1,5	34,7 ± 2,6
кас	2007	24	16,6 ± 1,7	25,0 ± 1,3	25,0 ± 1,9	12,6 ± 1,1				33,3 ± 2,8	20,8 ± 2,1
<i>Chondrilla juncea 67</i>											
с/ц	2002	36		44,4 ± 5,6	44,4 ± 7,3					22,2 ± 3,1	11,2 ± 0,9
из	2002	33		51,5 ± 6,3	45,5 ± 5,7					15,2 ± 0,8	3,0 ± 0,5
с/ц	2006	7			100,0					11,1 ± 0,7	0,0
из	2006	5		20,0 ± 1,0	80,0 ± 7,0					20,0 ± 1,6	0,0
<i>Chondrilla juncea 94</i>											
с/ц	2003	17		64,7 ± 7,4	17,6 ± 1,2					52,9 ± 8,1	17,6 ± 0,9
из	2003	12		100,0						16,7 ± 1,1	0,0
с/ц	2004	20		95,0 ± 11,3						60,0 ± 7,2	5,0 ± 0,7
из	2004	13		100,0						46,1 ± 8,2	0,0
из	2005	13	7,7 ± 0,5	30,8 ± 1,7	23,1 ± 1,9					23,1 ± 1,2	38,5 ± 5,1
кас	2005	4		25,0 ± 1,3	25,0 ± 4,1					25,0 ± 1,9	50,0 ± 5,3
<i>Hieracium umbellatum 93</i>											
с/ц	2002	7	42,8 ± 6,4	28,6 ± 2,7						42,9 ± 4,1	28,6 ± 3,6
с/ц	2003	36		100,0						25,0 ± 3,1	0,0
с/ц	2004	30	86,7 ± 11,7	10,0 ± 0,9						13,3 ± 0,9	3,3 ± 0,2
с/ц	2005	34	67,6 ± 7,7	26,5 ± 2,1						20,6 ± 1,4	5,9 ± 0,6
<i>Hieracium umbellatum 93a</i>											
с/ц	2002	7	71,4 ± 8,3	14,3 ± 0,9						57,1 ± 3,6	14,3 ± 0,7
с/ц	2003	24	62,5 ± 8,8	37,5 ± 4,1						33,3 ± 5,5	0,0
с/ц	2004	30	93,3 ± 11,7							40,0 ± 9,5	6,7 ± 0,6
с/ц	2005	9	88,9 ± 10,7	11,1 ± 1,3						44,4 ± 6,2	0,0
с/ц	2006	16	81,2 ± 15,1	18,8 ± 1,4						37,5 ± 4,3	0,0

Примечание. с/ц — потомство в условиях свободного цветения; из — потомство в условиях цветения при изоляции некастрированных цветков; кас — потомство в условиях цветения при беспыльцевом режиме; мат — вегетирующие в популяции (материнские) растения. * Условный номер популяции.

Pilosella, в том числе и *P. officinarum*, свойствен с высокой степенью проявления автономный факультативный гаметофитный апомиксис, при котором имеет место апомейоз в форме апоспории [7, 11, 16]. Поэтому приведенные варианты отклонений в уровне ploидности между материнскими растениями и их потом-

ками можно объяснить следующими причинами: 1) в качестве апоспоровых инициалей участвовали клетки семязачатка, имеющие иной уровень ploидности, чем уровень ploидности основной массы клеток апикальной меристемы материнских растений; 2) уровень ploидности в клетках изменялся в ходе митотических де-

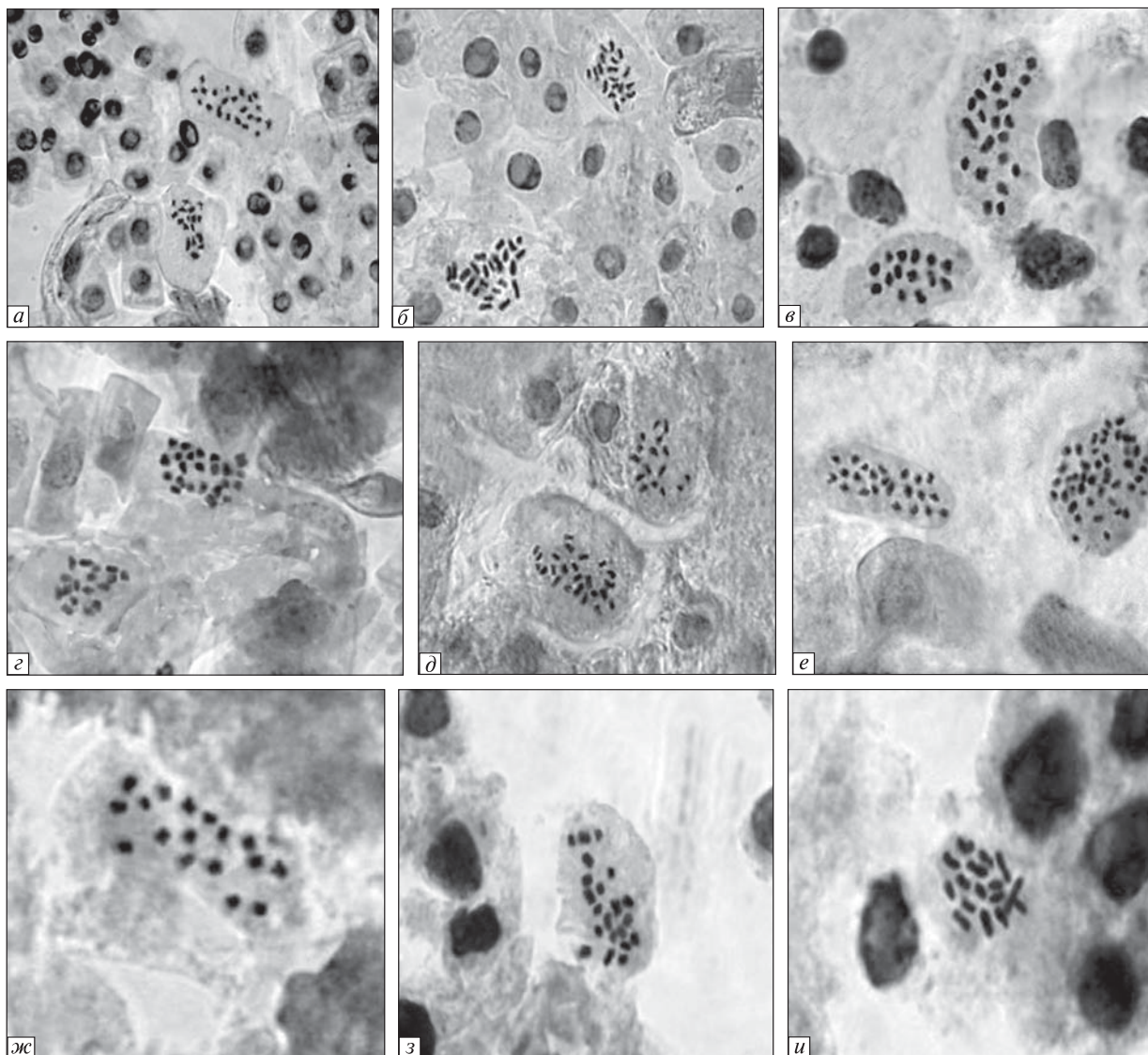


Рис. 3. Миксо- и анеуплоидия в апикальных меристемах: *a* – *Pilosella officinarum* ($x = 9$) ($2x/3x$); *б* – *P. officinarum* ($x = 9$) ($2x/4x$); *в* – *Taraxacum officinale* ($x = 8$) ($2x - 1/3x$); *г* – *T. officinale* ($x = 8$) ($2x/3x$); *д* – *T. officinale* ($x = 8$) ($2x/3x$); *е* – *Taraxacum officinale* ($x = 8$) ($3x - 1/5x + 3$); *ж* – *Taraxacum officinale* 92 ($x = 8$) ($2n = 2x + 1$); *з* – *Taraxacum officinale* 92 ($x = 8$) ($2n = 3x - 2$); *и* – *Chondrilla juncea* ($x = 5$) ($2n = 3x + 1$)

лений при формировании самих апоспоровых инициалей; 3) уровень плоидности в клетках изменялся при формировании из апоспоровых инициалей структур мегагаметофита, а в последующем зародышей или проростков. Безусловно, некоторая часть потомков с меньшим, чем у материнских растений, уровнем плоидности могла возникать и возникала из редуцированных зародышевых мешков. Но это должно было приводить к двукратному уменьше-

нию уровня плоидности потомков по отношению к плоидности материнских растений (при развитии зародышей из яйцеклеток редуцированных зародышевых мешков без оплодотворения) или к уровню плоидности потомков, на 1х большему, чем в редуцированных мегагаметах материнских растений (при развитии зародышей из яйцеклеток редуцированных зародышевых мешков, оплодотворенных гаплоидной пылью). Однако, как следует из таб-

лицы, подобное наблюдали лишь в достаточно незначительной доле обнаруженных случаев расхождений в уровне пloidности материнских растений и их потомков.

Картина кариотипической изменчивости, подобная той, что имела место в популяциях и потомстве индивидуальных растений *P. officinarum*, обнаружена и у других исследованных нами автономных апомиктов Asteraceae, причем не только у апоспоровых (ряда видов *Pilosella*), но и диплоспоровых (виды *Taraxacum*, *Hieracium* и *Chondrilla*) (таблица) [11], что говорит о закономерном, а не случайном характере изменчивости уровня пloidности у автономных апомиктов указанного семейства.

Справедливость подобного заключения в отношении этих автономных апомиктов подтверждается обнаружением у растений, вегетирующих в популяции, и в их потомстве высокой (до 30–60 % от числа исследованных растений или их потомков) частоты анеуплоидии (рис. 3, таблица). При этом в пределах одного апекса зачастую присутствовали клетки до 3–4 уровней пloidности, нередко с числом хромосом, не кратным основному числу. Выявлено, что число лишних или недостающих хромосом при анеуплоидии даже в пределах одного апекса также существенно варьирует.

Обсуждение полученных данных. Итак, в ходе изучения микроспорогенеза у *P. officinarum* выявлена высокая частота нарушений конъюгации в профазе I мейоза, отсутствия спаривания и неправильного расхождения хромосом к полюсам. Известно, что нарушения конъюгации в профазе I обычно приводят к аномальному поведению хромосом в мейозе. Как вторичный эффект отсутствия спаривания хромосом возникают аномалии веретена деления [17]. Поэтому несмотря на то, что нарушения при расхождении хромосом в ходе микроспорогенеза, выявленные нами у *P. officinarum*, в основном совпадают с нарушениями, описанными для мутантов с аномалиями веретена деления [18], более оправданно, на наш взгляд, считать, что они возникают как следствие нарушения конъюгации и отсутствия спаривания хромосом. Это представляется очевидным уже из того факта, что нарушения конъюгации и отсутствия спаривания хромосом в профазе

первого мейотического деления предшествовали аномалиям в формировании веретена деления, которые имели место в мейоцитах только во втором делении мейоза. При этом на стадии конъюгации хромосом веретено деления еще не формировалось, а на последующих фазах первого мейотического деления аномалии в формировании веретена деления не наблюдались. Однако многочисленные нарушения цитокинеза, очевидно, возникали в результате аномалий в формировании системы фрагмопласт – клеточная пластинка, которые в определенных случаях возникают как вторичный эффект отсутствия спаривания хромосом [17].

Следует обратить внимание на то, что все случаи возникновения монад, аномалий в формировании веретен деления или нарушений цитокинеза завершались образованием стерильных пыльцевых зерен, т.е. не приводили к формированию фертильной диплоидной или полипloidной пыльцы. Напротив, как уже отмечалось, в тех случаях, когда микроспорогенез протекал нормально, в ядрах микроспор при их более или менее нормальном развитии число хромосом было близко гапloidному. Это указывает на то, что в процессе микроспорогенеза фертильная пыльца формировалась только тогда, когда она по уровню пloidности была близка к гапloidной. К тому же, как следует из полученных результатов, в микроспорогенезе у растений *P. officinarum* очень редко встречались явления, которые вели бы к существенному варьированию уровня пloidности пыльцы.

Реорганизация клеток тапетального слоя в ходе развития пыльника у исследованных растений *P. officinarum* происходила обычным для Asteraceae путем [19]. Это свидетельствует в пользу того, что процессы, ведущие к образованию стерильных пыльцевых зерен у *P. officinarum*, вероятно, связаны в основном с нарушениями микротрубочкового аппарата в материнских клетках микроспор как вторичного эффекта отсутствия спаривания хромосом и нарушения конъюгации в профазе I. Иначе говоря, большой процент стерильной пыльцы при нормально формирующемся тапетупе указывает на то, что причинами мужской стерильности у исследованных растений являются именно отклонения в нормальном течении

мейоза и гаметофитогенеза, вызванные несбалансированностью генома, а не нарушениями функции клеток тапетума.

Очевидно, что многочисленные отставания хромосом в ана-телофазах обоих делений мейоза вероятнее всего приводили к образованию анеуплоидов, но не сказывались на уровне плоидности. В цветках, в которых формировалась морфологически нормальная пыльца, пыльцевые зерна имели близкие размеры, что также свидетельствовало об отсутствии варьирования уровня плоидности среди них.

Все это приводит к заключению, что в случае формирования диплоидной спорогенной ткани у растений *P. officinarum* преимущественно реализовывался мейоз и формировалась пыльца. В случае полиплоидной спорогенной ткани, вероятно, вместо пыльников формировались стаминодии с абсолютным или почти полным отсутствием спорогенной ткани. Это заключение следует из того факта, что цветки тех единичных растений, в стаминодиях которых отмечены участки генеративной ткани, содержали пыльцевые зерна, значительно варьирующие по форме и размеру, а это обычно указывает на их разную плоидность.

Таким образом, в популяциях *P. officinarum* микрогаметофит является относительно стабильным по уровню плоидности элементом системы семенного размножения. Скорее всего, он несет гаплоидный набор хромосом и формируется только у растений с диплоидной спорогенной тканью через мейоз⁴. Большое количество аномалий микроспорогенеза и микрогаметофитогенеза указывает на то, что и у таких растений микрогаметофит характеризуется высокой частотой анеуплоидии. При оплодотворении такой пыльцой уровень пло-

идности у потомков по отношению к родительским растениям мог увеличиваться на число хромосом, близкое к 1х.

Однако, как показано ранее, в исследуемых популяциях отмечены многочисленные случаи, когда уровень плоидности потомков по отношению к вегетирующим в популяциях растениям возрастал более чем на 1х. Это могло происходить только за счет изменения уровня плоидности в соматических клетках меристем или их производных — апоспоровых инициалах, так как даже при формировании нередуцированных зародышевых мешков и их оплодотворении гаплоидной пыльцой уровень плоидности потомков должен возрасти по отношению к уровню плоидности материнского растения лишь на 1х. На то, что изменчивость уровня плоидности в соматических клетках меристем растений в значительной степени свойственна исследованным апомикам, указывают и полученные данные по высокой частоте встречаемости у них в апикальных меристемах миксоплоидии.

Увеличение плоидности клеток, анеу- и миксоплоидия у высших растений в онтогенезе — обычное явление, но оно, как правило, не затрагивает стволовые клетки апикальных меристем, а реализуется лишь в процессе дифференциации клеток. Как следует из вышеизложенного, в случае автономных апомиков Asteraceae обычным явлением становится изменение уровня плоидности, анеу- и миксоплоидия в клетках апикальных меристем при наличии в пределах одного апекса клеток до 3–4 разных уровней плоидности, зачастую еще и с числом хромосом, не кратным основному числу. У ряда псевдогамных апомиков из других семейств покрытосеменных также ранее обнаруживалась подобная геномная нестабильность либо в клетках меристем отдельных растений, либо в пределах локальных популяций. Так, миксоплоидия была обнаружена у *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae) в апозиготических потомствах диплоидной линии, в меристемах которых наряду с диплоидной фракцией клеток (от 54 до 78 %) наблюдалось присутствие гаплоидной, триплоидной и тетраплоидной фракций в разных пропорциях [20]. Кроме того, миксоплоидия и анеуплоидные ряды были обнаружены у отдельных растений *Poa*

⁴ Подобная система наследования не является уникальной. У цветковых известны и еще более сложные формы сохранения гаплоидного уровня пыльцы. Например, у ряда видов *Rosa* L. секции *Caninae* DC. известно явление перманентной нечетной полиплоидии, когда через пыльцу передается только гаплоидный набор хромосом ($x = 7$), полученный из семи бивалентов, в то время как яйцеклетки содержат 21, 28 или 35 хромосом (полученных из семи бивалентов и 14, 21 или 28 унивалентов) в зависимости от уровня плоидности родительских растений (Tackholm, 1922; Darlington, 1937; цит. по [7]).

pratensis (Poaceae) [21]. У некоторых псевдогамных апомиктов Poaceae (*P. pratensis*, *P. palustris*, *Bouteloua curtipendula*, большинства исследованных видов *Pennisetum* и др.) и Rosaceae (*Potentilla gracilis*) были выявлены длинные полиплоидно-анеуплоидные ряды [7, 21–23], а у представителей других агамокомплексов даже в пределах микровидов или отдельных популяций растений – полиплоидные ряды [7, 11, 24–29].

Все это в комплексе говорит о закономерном сопровождении гаметофитного апомиксиса явлениями анеу- и миксоплоидии, а также о геномной нестабильности апомиктов, проявляющейся на уровне соматических клеток меристем.

Ранее нестабильность генома и изменение уровней ploидности растений у факультативных апомиктов в ряду поколений связывали исключительно с поведением хромосом в мейозе при микро- и мегаспорогенезе [30, 31] и с альтернативностью выбора различных путей реализации на двух ключевых этапах процесса семенного воспроизводства (эуспория – апомейоз, зиготия – апозиготия) [11, 32, 33]. Явление миксоплоидии, обнаруживаемое в клетках апикальных меристем в партеногенетических потомствах растений с мейотической диплоспорией, в частности у *Beta vulgaris*, объяснялось феноменом геномных «онто- или эпимутаций», приводящим к спонтанному возникновению полиплоидных клеток среди диплоидных клеток меристем растений, который должен завершаться быстрой диплоидизацией популяции клеток апикальной меристемы с возвратом растений на прежний уровень ploидности [34, 35]. Максимум, что допускают авторы этих представлений, – это формирование в семязачатках с многоклеточным археспорием мегаспор не только за счет возникновения реституционных ядер из диплоидных археспоридных клеток, но и из тетраплоидных археспоридных клеток за счет полноценного мейоза.

Результаты наших исследований указывают на то, что геномная изменчивость в клетках апикальных меристем у апомиктов не является результатом случайных эпимутаций, а есть следствие характерной для таких форм нестабильности генома в этих клетках на всех ста-

диях онтогенеза растений. Эта нестабильность генома в меристематических клетках растений апомиктичных видов на всех стадиях их онтогенеза, вероятно, является следствием гибридной и полиплоидной природы гаметофитных апомиктов.

В пользу этого свидетельствует, с одной стороны, то, что все они являются полиплоидами и зачастую полиплоидами гибридогенной природы, а с другой стороны – то, что преимущественно лишь у гибридных и/или полиплоидных растений геномная изменчивость затрагивает не только дифференцирующиеся соматические клетки, но и апикальные меристемы.

Выводы. В исследованных популяциях *P. officinarum* микрогаметофит является относительно стабильным в отношении уровня ploидности элементом системы семенного размножения. Скорее всего, он несет близкий к гаплоидному набор хромосом и характеризуется высокой частотой анеуплоидии. При оплодотворении такой пыльцой уровень ploидности у потомков по отношению к родительским растениям может увеличиваться на число хромосом, близкое к 1x. В случае автономных апомиктов Asteraceae обычным явлением становится увеличение или уменьшение уровня ploидности, анеу- и миксоплоидия в клетках апикальных меристем при наличии в пределах одного апекса клеток до 3–4 разных уровней ploидности, зачастую еще и с числом хромосом, не кратным основному числу. В совокупности с литературными данными о характере кариотипической изменчивости у других апомиктов это свидетельствует о закономерном сопровождении гаметофитного апомиксиса явлениями анеу- и миксоплоидии, а также о геномной нестабильности апомиктов, проявляющейся на уровне соматических клеток меристем на всех стадиях онтогенеза растений. Вероятно, это связано с полиплоидной и гибридогенной природой растений видов, которым свойствен гаметофитный апомиксис.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05–04–49001, 08–04–00319).

A.S. Kashin,
M.I. Tsvetova, Yu.A. Demochko

CYTOGENETIC PECULIARITIES
OF CELL GENESIS IN APICAL MERISTEMS
UNDER GAMETOPHYTIC APOMIXIS
(USING AUTONOMOUS APOMICTS OF THE
ASTERACEAE AS AN EXAMPLE)

Cytogenetic peculiarities of cell genesis in apical meristems of apomicts has been analyzed using a series of the *Asteraceae* species as an example. The extent to which aneu- and mixoploids are spread among plants in the investigated populations of the *Asteraceae* species is so high (up to 30–60 % of the studied plants and their offspring), that it seems reasonable to suppose that their rise is a natural phenomenon. It has been shown that in the aposporous facultative apomict *Pilosella officinarum* microgametophyte is a relatively stable element of the seed reproduction system from the point of view of cytotypical variation.

О.С. Кашин,
М.И. Цветова, Ю.О. Демочко

ЦИТОГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ГЕНЕЗИСУ
КЛІТИН АПІКАЛЬНИХ МЕРИСТЕМ
В РАЗІ ГАМЕТОФІТНОГО АПОМІКСИСА
(НА ПРИКЛАДІ АВТОНОМНИХ
АПОМІКТІВ ASTERACEAE)

На прикладі ряду видів *Asteraceae* розглянуто цитогенетичні особливості генезису клітин апікальних меристем у апоміктів. Виявлено, що рівень розповсюдження анеу- і міксоплоїдів у рослин цих видів настільки високий (до 30–60 % від числа проаналізованих рослин чи їхніх нащадків), що є сенс говорити не про спонтанне, а про регулярне їхнє виникнення у апоміктів. Показано, що у апоспорового факультативного апомікту *Pilosella officinarum* мікрогаметофіт з точки зору каріотипічної мінливості є відносно стабільним елементом системи насіннєвого розмноження.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Кунах В.А. Біотехнологія лікарських рослин. Генетичні та фізіолого-біохімічні основи. – К.: Логос, 2005. – 730 с.
2. Гриф В.Г. Мутагенез и филогенез растений // Цитология. – 2007. – **49**, № 6. – С. 433–441.
3. Otto S.P., Whitton J. Polyploid incidence and evolution // Annu. Rev. Genet. – 2000. – **34**. – P. 401–437.
4. Bennett M.D. Perspectives on polyploidy in plants—ancient and neo // Biol. J. Linn. Soc. – 2004. – **82**. – P. 411–423.
5. Soltis D.E., Soltis P.S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution // Trends Ecol. Evol. – 1999. – **14**, № 9. – P. 348–352.
6. Цвелев Н.Н. О значении гибридизации в эволюции высших растений // Эмбриология цветковых растений (терминологии и концепции.) Т. 3. – СПб., 2000. – С. 137–141.
7. Grant V. Plant speciation. – New York : Columbia Univ. Press, 1981. – 563 p.
8. Masterson J. Stomatal size in fossil plants – evidence for polyploidy in majority of Angiosperms // Science. – 1994. – **264**, № 5157. – P. 421–424.
9. Bretagnolle F., Tompson J.D. Gametes with the somatic chromosome number. Mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants // New Phytol. – 1995. – **129**. – P. 1–22.
10. Roche D., Hanna W.W., Ozias-Akins P. Is supernumerary chromatin involved in gametophytic apomixis of polyploidy plants? // Sex Plant Reprod. – 2001. – **13**. – P. 343–349.
11. Кашин А.С. Гаметофитный апомиксис как устойчивая система семенного размножения у цветковых. – Саратов : Науч. кн., 2006. – 309 с.
12. Harlan J.R., Wet J.M.J. de, On O. Winge and a prayer: the origins of polyploidy // Bot. Rev. – 1975. – **41**. – P. 361–390.
13. Koltunow A., Grossniklaus U. Apomixis : A developmental perspective // Annu. Rev. Plant Biol. – 2003. – **54**. – P. 547–574.
14. Kantama L., Sharbel T.F., Schranz M.E. et al. Diploid apomicts of the *Boecheira holboellii* complex display large-scale chromosome substitutions and aberrant chromosomes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2007. – **104**, № 35. – P. 14026–14031.
15. D'Amato F. Cytogenetics of plant cell and tissue cultures and their regenerates // Plant Sci. – 1985. – **3**, № 1. – P. 73–112.
16. Koltunow A.M., Johnson S.D., Bicknell R.A. Sexual and apomictic development in *Hieracium* // Sex. Plant Reprod. – 1998. – **11**. – P. 213–230.
17. Dawe R.K. Meiotic chromosome organization and segregation in plants // Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol. – 1998. – **49**. – P. 371–395.
18. Шамина Н.В., Дорогова И.В., Перельман П.Л. Нарушения мужского мейоза у гороха *Pisum sativum* L., вызываемые мутацией *ms3* // Цитология. – 2000. – **42**, № 4. – С. 404–410.
19. Дорогова Н.В., Шамина Н.В. Особенности цитокинеза в клетках высших растений // Цитология. – 1994. – **36**, № 9/10. – С. 899–915.
20. Юданова С.С. Миксоплоидия клеточных популяций сахарной свеклы и ее связь с репродуктивными признаками : Дис. ... канд. биол. наук. – СПб, 2004. – 108 с.
21. Мирошниченко Е.Я. Факультативно-псевдогамный апомиксис и каріологічний поліморфізм в роді *Poa* L. // Апоміксис у рослин і тварин. – Новосибірськ, 1978. – С. 224–236.
22. Schmelzer G.H. Review of *Pennisetum* section *Brevivalvula* (Poaceae) // Euphytica. – 1997. – **97**. – P. 1–20.

23. Пулькина С.В., Тупицына Н.Н. Полиплоидные комплексы в роде *Hieracium* L. (Asteraceae) // Turczanowia. — 2000. — № 3(4). — С. 79–81.
24. Gadella T.W.J. Some notes on the origin of polyploidy in *Hieracium pilosella* aggr. // Acta. Bot. Neerl. — 1988. — 37, № 4. — P. 515–522.
25. Matzk F., Meister A., Brutovska R., Schubert I. Reconstruction of reproductive diversity in *Hypericum perforatum* L. opens novel strategies to manage apomixis // Plant J. — 2001. — 26, № 3. — P. 275–282.
26. Suda J., Krahulcova A., Travnicek P. et al. Genome size variation and species relationships in *Hieracium* subgenus *Pilosella* (Asteraceae) as inferred by flow cytometry // Ann. Bot. — 2007. — 100. — P. 1323–1335.
27. Mraz P., Singliarová B., Surfus T. et al. Cytogeography of *Pilosella officinarum* (Compositae): Altitudinal and longitudinal differences in ploidy level distribution in the Czech Republic and Slovakia and the general pattern in Europe // Ann. Bot. — 2008. — 101. — P. 59–71.
28. Kelley A.M., Johnson P.G., Waldron B.L. et al. A survey of apomixis and ploidy levels among *Poa* L. (Poaceae) using flow cytometry // Crop Sci. — 2009. — 49. — P. 1395–1402.
29. Cosendai A.-C., Hörandl E. Cytotype stability, facultative apomixis and geographical parthenogenesis in *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae) // Ann. Bot. — 2010. — 105. — P. 457–470.
30. Fagerlind F. Die Samenbildung und die Zytologie bei agamospermischen und sexuellen Arten von *Elatostema* und einigen nahestehenden Gattungen nebst Beleuchtung einiger damit zusammenhängender Probleme // K. Sven Vetenskapsacad Handl. — 1944. — 21 (4). — P. 1–130.
31. Rutishauser A. Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen // Protoplasma. — 1967. — 1, № 3. — P. 1–243.
32. Nogler G.A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. — Berlin, 1984. — P. 475–518.
33. Д'Амато Ф.Д. Значение полиплоидизации органов и тканей репродуктивной системы // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. Т.2. — М.: Агропромиздат, 1990. — С. 92–149.
34. Малецкий С.И., Малецкая Е.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. — 1996. — 32, № 12. — С. 1643–1650.
35. Малецкий С.И., Колодяжная Я.С. Генетическая изменчивость в популяциях соматических клеток и ее влияние на репродуктивные признаки у покрытосеменных растений // Усп. соврем. биологии. — 1999. — 119, № 2. — С. 128–143.

Поступила 14.10.09