

І. М. ГОЛУБИНСЬКИЙ, В. М. САМОРОДОВ, Н. П. БЕРЕЗЕНКО

УДК 582.71:581.163+582.734.3+631.811

## АПОМІКСИС У ПЛОДОВО-ЯГІДНИХ РОСЛИН І ІХ ДИКИХ РОДИЧІВ

Апоміксис як загальнобіологічне явище, властиве ряду родин і видів покритонасінних рослин, все більше привертає увагу дослідників. Знання про закони поширення апоміксису і виявлення його елементів у різних груп рослин важливе не лише для розв'язання сугубо ембріологічних проблем, але й для глибшого розуміння питань еволюції, систематики, морфології, фізіології, генетики і селекції. Особливе значення явище апоміксису має для плодово-ягідних культур, однак через недостатню вивченість практично воно майже не реалізоване у цій надзвичайно важливій групі рослин.

Деякі дослідники відмічають велику перспективність досліджень апоміксису у покритонасінних рослин (Поддубная-Арнольди, 1976; Бавтуто, 1977; Банникова, Дзевалтовський, 1977), про те докладних відомостей про його поширення в окремих родинах або групах рослин майже немає (Хохлов, 1967, 1971; Поддубная-Арнольди, 1976). Тож що такі зведення є лише для культурних і диких злаків (Хохлов, Малышева, 1966; Хохлов, 1967, 1970, 1971; Nielsen, Smith, 1968), для інших же родин подібних відомостей ще немає. Тим чаром потреба у таких працях, які стануть основними орієнтирами в роботі генетиків, цитологів селекціонерів, дуже велика. Мета даного огляду — проаналізувати існуючі відомості про наявність і можливе практичне застосування апоміксису в плодових та ягідних рослин у межах всіх родин — Grossulariaceae і Rosaceae.

### Родина Grossulariaceae

*Grossularia* Mill. Відомості про схильність аграсу до апоміксису і його поширення серед представників невеликої кількості видів цього роду тайже відсутні. Рудлоф і Шандерль (Rudloff, Schanderl, 1950, цит. за Хохловим, 1967) експериментально встановили схильність до апоміксису у *Grossularia reclinata* Mill., але не зазнали, яку саме цитологічну форму апоміксису они спостерігали. Виявлено також, що у даного

виду може зав'язуватися без запилення від 3 до 13,2% плодів, які містять 7,4—40,3 апоміктичних насінин на один плід (Бавтуто, 1977). Для *G. reclinata* встановлена також наявність редукованої апогаметії (Мандрик, 1968). В окремих випадках синергіди, після запліднення яйцеклітини, довго зберігають життездатність, розвиваючись у 2—3-клітинні передзародки, що приводить до розвитку в зародковому мішку кількох зародків. Проте нормального розвитку досягає лише той з них, що розвивається з яйцеклітини внаслідок сингамії (Мандрик, 1968). При розгляді зав'язей незапилених квіток аграсу (сорт Чорний негус), вирощеної на висоті 1750 м н.р.м., виявлена багатозародковість, що виникла в результаті розщеплення передзародка, а також додаткові зародки, які розвинулися з клітин нутрелуса (Кобаснідзе, 1971а).

При схрещуванні аграсу з чорною смородиною спостерігалося зав'язування насіння, з якого виростали фертильні сіянці материнського типу (Сергеєва, 1970). Відмічено, що в даному випадку мало місце апоміктичне утворення насіння.

*Ribes* L. У смородини апоміксис вивчений краще, ніж в аграсу, і в ней виявлено більша схильність до цього явища. Так, обприскування кастрованих квіток різних сортів *R. nigrum* L., *R. rubrum* L. та *R. vulgare* L а т. гібереліном та індолілоцтовою кислотою спричинилося до утворення у трьох сортів *R. nigrum* від 5 до 16% плодів з нормальним апоміктичним насінням (Затуко, 1962, цит. за Липаєвою, 1965). Для останнього виду відмічено автономний розвиток ендосперму, а також ранні стадії розвитку апоміктичного ендосперму в зав'язях кастрованих і незапилених квіток (Попова, 1968). Заслуговує на увагу той факт, що зародкові мішки та ядра, як у ендосперму, що нормальню розвивався, так і в апоміктичного, були однакових розмірів. При запиленні кастрованих квіток *R. nigrum* (сорти Юннат та Юність) нежиттездатним пилком яблуні ендосперм не утворювався і не відбувався поділ зиготи (Радионенко, 1969), однак при за-

пиленні чужорідним пилком у сорту Боскопський велетень плодів не було, а у сорту Юність з 288 квіток зав'язалось і достигло 10 нормально розвинених плодів з насінням. За даними Е. Я. Кобаснідзе (1971а, б), у сортів Неопадаюча і Алтайська спостерігалися два типи дійсної поліембріонії. Додаткові апоміктичні зародки розвивалися з синергід або внаслідок розщеплення передзародка. Після запилення кастрюваних квіток пилком *Grossularia* Mill. і *Tulipa* L. у сортів Алтайська та Чулківська розвивався апоміктичний ендосперм, у сорту Червоний хрест відмічена синергідна апогамія. Цілком імовірно, що на виявлення апоміксису у смородини в дослідженнях Е. Я. Кобаснідзе вплинуло й те, що вони проводились в умовах гірської місцевості, де схильність рослин до безнасінного розмноження виявляється виразніше.

У *R. nigrum* (сорт Хлудівська, Айстра і гібрид Хлудівська × Перемога) під впливом водних розчинів диметилсульфоксиду (ДМСО), в концентрації від 0,1 до 10,0% на зав'язь кастрюваної квітки, спостерігався диплоїдний партеногенез. При цьому найбільш ефективним виявився 0,2—1,0%-ний розчин ДМСО. У дослідах 1970 р. було зібрано достиглих плодів 4,8—52,4% і 8,0—52,5% повноцінного насіння (Вермель, Солов'єва, 1973а, 1973б). Слід відзначити, що плоди з насінням були одержані і в контролі (без запилення і обробки). На думку авторів, це свідчить про те, що сортам, які вони досліджували, властивий факультативний партеногенез.

При вивченні наукових звітів Майкопської дослідної станції ВІРу одним з авторів даного огляду виявлені результати цікавих досліджень Н. Л. Неронової (1973), які, на жаль, не були опубліковані за її життя. Вони свідчать про значну схильність *R. nigrum* до апоміксису. У 13 сортів *R. nigrum* кастрювали квітки. Одну частину їх запилювали власним пилком, який перед цим нагрівали протягом 4 год до 80°C, другу — ізолювали і залишали без запилення. У першому варіанті одержали від 2 до 16% нормально достиглих плодів з насінням у всіх 13 сортів, у другому — плоди починали зав'язуватись і розвиватись у всіх сортів, але нормально достигло лише 2—10% у восьми сортів. Слід зазначити, що в обох варіантах плоди з насінням найчастіше утворювались у сортів Кентська улюблена, Еліта ЦГЛ 26, Лакстона, Гумзаг, що свідчить про більшу схильність їх до редукованого партеногенезу.

А. Г. Смирнов (1972) протягом двох років вивчав можливість апоміксису у 11 сортів *R. nigrum*, у яких ізолювали кастрювані квітки без будь-якої обробки. Найбільшу схильність до апоміксису виявили сорти Нігрос (28), Пам'ять Мічурина, Голубка, Кокса, Тамбовська, Стаканівка Алтаю, Лія родюча. Кількість апоміктичних плодів варіювала залежно від ступеня самоплідності сорту від 2,3 до 14,7% ( $r=0,88$ ;  $t=0,01$ ), кіль-

кість насінин у одній ягоді — від 1,3 до 21,0. На жаль, А. Г. Смирнов не повідомляє про посів такого апоміктичного насіння і поведінку одержаних з нього сіянців, якщо такі були.

При кастрації квіток, вміщених у ізоляторі, цілій ряд диплоїдних сортів *R. nigrum* і одержані від них тетраплойди утворили 0,6—7,3% ягід, кожна з яких мала від 3,4 до 34,0 насінин (Бавутто, 1976, 1977). При цьому автор відмічає, що між ступенем самоплідності і здатністю до апоміксису у *R. nigrum* існує тісна позитивна кореляція. Дещо іншої думки дотримується В. В. Жданов (1970). В його дослідах при кастрації бутонів з наступною ізоляцією їх у сортів Нарядна і Голубка зав'язалось 1,0—1,8% дрібних (0,15—0,20 г) апоміктичних плодів, у кожному з яких було 2,0—4,3 насінини. Одержані результати не дають В. В. Жданову підстав вважати, що самоплідність сортів *R. nigrum* пов'язана з схильністю їх до апоміксису.

При схрещуванні *R. nigrum* з *R. rubrum* (сорт Голландські червоні) спостерігалось добре зав'язування плодів, близьке до зав'язування при внутрішньовидових схрещуваннях *R. nigrum*. В середньому при такому схрещуванні на один плід припадало 1,5—27,0 виповнених насінин (проти 13,1—51,7 насінини при внутрішньовидових схрещуваннях *R. nigrum*). Схожість такого насіння становила 10,5%. З одержаних сіянців квітувало 80%, але плоди і насіння утворили лише сім рослин. Усі сіянці були матроклінними. З трьох рослин, вирощених з насіння, одержаного від запилення *R. nigrum* пилком *R. americana* у 1964 р., дві виявилися матроклінними і одна — з ознаками обох батьківських форм (Мелехіна, 1970).

#### Родина Rosaceae

*Amelanchier* Medic. Нам майже не відомі пра-ца) вия-ці з апоміксису у цієї культури, хоча останнім часом вона привертає до себе все більшу увагу дослідників. Раніше, при постановці спеціальних досліджень, що мали на меті з'ясувати схильність представників ірги до апоміксису, не одержані позитивних наслідків (Прусс, 1936).

У дослідженнях, які проводяться в лабораторії *Ruticos* біології, генетики і селекції Московського дер-(В а i 1.) жавного університету ім. М. В. Ломоносова, час-Шофер тину кастрюваних квіток *A. stolonifera*, *A. cana*-відповідно *densis* (L.) Medic та *A. spicata* Decais запилення. І лювали сумішшю пилку диплоїдних сортів *Malus* нуце-*domestica* В о g k h., решту квіток залишали безібридиз-запилення. В обох випадках квітки *A. stolonifera* Любська і *A. canadensis* не утворили плодів. Не дала на-перед за-слідків для *A. canadensis* і обробка приймочок 00 мг/л перед запиленням розчинами гібереліну та бор-однак-ної кислоти.

На відміну від цього у *A. spicata* у всіх варі-е редук-антах досліду (запилення пилком яблуні, з об-976). робкою розчинами борної кислоти та гібереліну установив-

,0. На  
посів  
одер-

ятори,  
держа-  
, ягід,  
(Бав-  
ає, що  
о апо-  
коре-  
ується  
ри ка-  
у сор-  
—1,8%  
дів, у  
Одер-  
ністстав  
ит по-

і (сорт  
зав'я-  
я при  
*uigrum*.  
а один  
насінин  
зовидо-  
такого  
сіянців  
или ли-  
ржано-  
*merica-*  
ними і  
м (Ме-

мі пра-  
станнім  
у увагу  
іальних  
схиль-  
те одер-  
36).

раторії  
го дер-  
ва, час-  
4. *canap-*  
і запи-  
в *Malus*  
али без  
іала на-  
иймочок  
та бор-

зіх варі-  
ні, з об-

і без обробки, подразнення приймочок кастрованих квіток без запилення) зав'язалось від 0,5 до 12,8% плодів, які містили 0,24—1,5 насінин на один плід. Одержане апоміктичне насіння, як і сподівалися, давало матроклінні сіянці (Солов'єва, 1976). При запиленні ірги сумішшю пилку *Cydonia Mill.*, *Sorbus L.* і *Pyrus communis L.* (сорт Северянка), опроміненого УФ- та γ-променями, одержано плоди з насіння, яке давало виключно матроклінні сіянці (Яковлев, Кравцов, Остапенко, 1971). На жаль, автори не вказують, скільки було апоміктичних плодів та насіння.

*Amygdalus L.* Про схильність цього роду до апоміксису майже немає відомостей, якщо не рахувати того, що у гібридів *A. nana L.* з персиком відмічена поліембронія (Шоферистов, 1974). У дослідах І. М. Рябова (1978) при запиленні понад 1000 квіток *A. nana L.* сумішшю пилку багатьох сортів *Persica Mill.* одержано сіянці типу мигдалю, що дає підстави припускати можливість апоміксису у цієї рослини.

*Armeniaca Scop.* За даними цитоембріологічного дослідження незапліднених зав'язей у абрикоса, у нього має місце апоміктичне утворення ендосперму, при дегенерованих синергідах і яйцеклітині. У сорту Аліпріала виявлений редуктований партеногенез. Наявність даної форми партеногенезу, вперше встановлена для абрикоса, підтверджена цитологічними дослідженнями (Самушиа, 1972). Для *Armeniaca vulgaris L.* відмічена також поліембронія (справжня і несправжня), яка, проте, дуже рідко зустрічається (Елманов, Шоферистова, 1970; Шоферистов, 1974).

*Cerasus Guss.* Експериментально апоміксис у *Cerasus vulgaris Mill.* встановив Чермак-Зейзенег (Tschermak-Seysenegg, 1951), але він не зробив його цитологічний опис. Серед гібридів від схрещування вишні з черешнею (Ідеал × Травнєва) виявлено форми типу вишні, що мали 16 хромосом, тобто були гаплоїдними. Можливо, тут мав місце редуктований партеногенез (Харитонова, 1968). Для *C. vulgaris* відмічені випадки утворення декількох зародкових мішків в одному насінніму зачатку, а також утворення у зав'язі двох насінніх зачатків (Максимова, 1973). *C. fruticosa* (Pal.) G. Wogon. і *C. besseyi* (Bail.) Lippell. схильні до поліембронії (Шоферистов, 1974). Крім того, у *C. besseyi* під впливом гібереліну утворилися плоди без запилення. Цитоембріологічно це було встановлено, як нуцелярна ембронія (Колотева, 1974). При гібридизації черешні з вишнею звичайною (сорт Любська) і *C. fruticosa* з черешнею, оброблених перед запиленням гібереліном (у концентрації 100 мг/л), одержано сіянці материнського типу, однаковий з материнським набір хромосом дає підставу вважати, що в даному випадку має місце редуктований партеногенез (Жуков, Колотева, 1976). Цитоембріологічними дослідженнями встановлено, що інколи у насінніх зачатках шля-

хом апоспорії формуються додаткові зародкові мішки. Останні виявлені на різних стадіях розвитку як після обробки гібереліном, так і без неї; проте О. С. Жуков і Н. І. Колотева (1976) вважають, що стимулятором їх росту є гіберелін. У процесі гібридизації *C. fruticosa* і черешні із застосуванням гібереліну в мікропілярній частині розвиваються додаткові багатоклітинні зародки, шляхом нуцелярної ембріонії формується нормальне насіння, з якого виростають рослини материнського типу. У сорту вишні Пам'ять Вавілова О. С. Жуков і Л. В. Гавриліна (1977) встановили можливість розвитку апоміктичних зародків без запилення.

При прямому схрещуванні *C. tomentosa* (Thunb.) Wall. з *C. fruticosa* зав'язі або не утворювалися, або їх було не більше 2,3% від числа запищених квіток. З висіяного насіння виростили сіянці типової *C. tomentosa*. При зворотному схрещуванні, коли материнською рослиною була *C. fruticosa*, а батьківською *C. tomentosa*, плодів зав'язувалось більше. Всі сіянці були материнського типу. Таким чином, у даному разі можна говорити про апоміктичне утворення насіння як у *C. tomentosa*, так і у *C. fruticosa* під впливом запилення чужим пилком (Казьмин, 1970, 1978).

При запиленні *C. tomentosa* пилком *C. avium* (L.) Moench насіння утворювалось більше, але кінцеві наслідки були ті ж самі, що й при схрещуванні з *C. fruticosa*. У комбінаціях вишні × слива вирощено понад 70 життезадатних сіянців, з них 50 — виявились типу вишні. При запиленні *C. tomentosa* пилком абрикоса дев'ять сіянців мали всі ознаки материнської рослини (*C. tomentosa*) і лише один — безперечні ознаки вишні і абрикоса, тобто був дійсним гібридом (Казьмин, 1978).

*Crataegus L.* Окремі дослідники, які самі, щоправда, не провадили спеціальних досліджень, схильні вважати рід *Crataegus* особливо багатим на апоміктичні види. Саме тому дуже уважно слід виявляти випадки апоміксису у видів цього роду, оскільки він надзвичайно поліморфний, з великою кількістю поліплоїдів. Ще Сакс (Sax, 1931) відмічав, що з вивчених ним 32 видів голоду половина була здана до апоміксису. На жаль, він не навів списку тих видів, з якими працював, а лише відзначив, що при кастрації 25—50 квіток кожного виду й ізоляції їх без запилення зав'язалось: у *C. erecta* — 5, *C. pruinosa* — 7, *C. oxyacantha plena* — 11 плодів. Схильність голоду до автономного апоміксису підтверджувалась і в подальшому (Palmer, 1932). На нашу думку, найбільш ретельні і об'ємні дослідження по виявленню представників роду *Crataegus*, схильних до апоміксису, проведенні в Радянському Союзі (Печеницын, 1973). В умовах Узбекистану з цією метою вивчалось 48 видів голоду. Встановлено, що досліджувані види мають неоднакову здатність до апоміксису: від повної відсутності

сті до облігатного апоміксису. При цьому більша здатність до автономного апоміксису була виявлена у більшої кількості поліплойдних видів, ніж диплоїдних. За здатністю до зав'язування насіння без запилення і запліднення усі 48 видів було поділено на три групи.

До першої групи віднесено види, ступінь апоміктизації<sup>1</sup> яких дорівнював нулю, тобто види, не здатні до утворення насіння без запилення. З 15 видів цієї групи сім було евразійських, решта — американські.

До другої групи увійшли види зі ступенем апоміктизації не вище 75%. Це факультативні апомікти, яким властиве і статеве, і апоміктичне розмноження. Вона налічувала 25 видів; з них три — евразійських, решта — американські.

Третя група (п'ять американських і три евразійських видів) об'єднувала облігатні апомікти — види, у яких ступінь апоміктизації вище 75%. Вони характеризуються лише апоміктичним розмноженням. При цьому за вагою насіння вивчених видів, одержане від автономного апоміксису, помітно не відрізнялось від насіння, одержаного при вільному запиленні.

В інших дослідах (Кур'янов, Кравцов, 1974) при запиленні глоду (круноплідна форма)<sup>2</sup> пилком горобини утворилось 22,2% матроклінних сіянців, а при запиленні сумішшю пилку яблуні і груші — 71%.

*Cydonia Mill.* При міжродовому схрещуванні айви з яблунею частина потомства була материнського типу. Це дає підстави вважати, що айва до певної міри також схильна до апоміксису (Щербенев, 1972).

У грузинських сортів айви (Сакомпоте, Лагодехіс мсквіlnакопа, Кахурі даборцвілі) цитологічними дослідженнями виявлені розвиток кількох археспоріальних клітин, з яких розвивались додаткові зародкові мішки. Крім того, в зародкових мішках поряд з розвитком яйцеклітини спостерігався й розвиток зародка з однієї з синергід. Таким чином, у *C. oblonga* відмічена як справжня, так і несправжня поліембріонія (Самушиа, 1978).

*Fragaria L.* Щодо апоміксису у *F. ananassa* D u c h. склалось кілька різних тлумачень і точок зору. Більшість дослідників вважає, що у *F. ananassa* D u c h. не встановлена схильність до апоміксису, а облігатний апоміксис у неї взагалі відсутній.

Міллярде (Millardet, 1894) вперше описав появу матроклінних сіянців за віддаленої гібридизації гетероплойдних видів суниць. Пізніше це явище (воно одержало назву «несправжньої гібридизації», або «міллярдизму») було виявлене цілим рядом дослідників (Кузьмин, 1938; Шаш-

<sup>1</sup> Апоміктизація (термін С. С. Хохлова, 1965a) являє собою відношення кількості плодів, що зав'язалися без запилення, представлена в процентах, до кількості плодів, утворених при вільному запиленні.

<sup>2</sup> На жаль, автори не зазначають видової назви глоду.

кин, 1957; Дука, 1959; Круглова, 1959; Солнцева, 1965; Lengley, 1926; Ichijima, 1930; Schimann, 1931). Однак ембріологія прояву міллярдизму не вивчена її досі. Вважають, що появи «несправжніх гібридів» сприяє їх партеногенетична природа (Федорова, 1935; Розанова, 1938). Проте Н. В. Сухарева (1966, 1978a) — і з нею не можна не погодитись — ставить під сумнів таку гіпотезу, оскільки появи «несправжніх гібридів» передує запилення. Були спроби викликати у суниць автономний апоміксис, залишаючи ізольованими чисто жіночі та двостатеві квітки або ж запилюючи їх чужорідним чи убитим пилком (Шангін-Березовський, 1962; Березенко, 1966; Mangelsdorf, East, 1927). В умовах Майкопської дослідної станції ВІРу у 46 сортів *F. ananassa*, досліджуваних на здатність до апоміксису виявлено схильність до утворення нормально схожого насіння при стимулюванні розвитку зародка пилком *Potentilla L.*, а також без участі пилку (Череватенко, 1974). Сіянці, вирощені з апоміктичного насіння, і за фенотипом і цитологічно були тотожні материнському сорту.

У деяких сортів з двостатевими квітками (Зенга-Зенгана, Георг Зольдвелль, Редглоу, Красуня Загір'я, Шуекроп та Сочинська рання) при запиленні пилком *Potentilla* плоди були більш високими, ніж без запилення. У 26 сортів з двостатевими квітками і 12 сортів з жіночими квітками плодів не одержали. Внаслідок тривалої роботи з окремими сортами суниць в умовах м. Мічурінська Тамбовської обл. (РРФСР) встановлена можливість стимулятивного факультативного апоміксису, здатність нередукованих яйцеклітин суниць розвиватись без запліднення (Зубов, Жуков, Колотєва, 1977). Н. В. Сухарева (1978a), яка протягом багатьох років вивчала апоміксис у видів роду *Fragaria L.*, дійшла висновку, що для його представників типовою є диплоїдна спонтанна псевдогамія і що цю форму нестійкого апоміксису можна індукувати, використовуючи пилок, оброблений фізичними мутагенами. У ході цитомібріологічних досліджень у *F. ananassa* виявлено тенденція до утворення зародкових мішків з мегаспор однієї тетради (Беридзе, 1963; Березенко, 1969, 1970), справжня (Беридзе, 1963; Березенко, 1970) і несправжня поліембріонія (Солнцева, 1957; Беридзе, 1963; Березенко, 1967). Для *F. ananassa* (сорти Колгоспниця, Комсомолка, Київська рання 2, Коралова 100), *F. orientalis* Lozin., *F. campestris* Duch. та *F. collina* Ehrg. виявлений такий елемент стійкого апоміксису, як утворення додаткових зародкових мішків. Три зародкових мішки в одному нуцелусі насінного зачатка відзначено у *F. orientalis* (Сухарева, 1976) і чотири зародкових мішки у *F. grandiflora* Ehrg. (Березенко, 1969). Для *F. vesca* L. встановлений редукований партеногенез (Шангін-Березовський, 1962), а для *F. orientalis* — гаплоїдна псевдогамія (Петров, Санкін, Сухарева, Лукина, 1968).

*Malus Mill.* У диких видів експериментально встановлений апоміксис для *M. sieboldii* (Rehd.) Olden, 1953; Hielmquist, 1957), причому Ольден (Olden, 1953) відмічає для цього виду високий ступінь псевдогамії. Відомі результати читоембріологічних досліджень, що свідчать про наявність апоспорії у *M. hupehensis* (Рамр.) Rehd. і *M. sieboldii* (Поддубная-Арнольди, 1976). Висока схильність до апоміксису властива також *M. toringoides* (Rehd.) Hughe. та *M. sikkimensis* Koenig, поряд із здатністю останнього виду до статевого розмноження і гібридизації з деякими іншими видами роду *Malus* Mill. (Липаєва, 1965). Плоди з насінням, після запилення квіток власним пилком, убитим шляхом витримування його при температурі 80° С протягом 4 год, одержано у *M. coronaria* Mill. Постановка такого ж досліду з *M. joensis* Brigitte позитивних результатів не дала (Грюнер, Медвежкова, 1977). В той же час залишені без запилення й будь-якого впливу квітки *M. coronaria*, *M. niedzwetzkyana* Dieck. та *M. prunifolia* (Willd.) Borkh. не утворювали партеногенетичного насіння протягом трьох років (1965—1967) випробувань (Кичина, 1970).

Серед поширеніших у Сибіру та на Далекому Сході ранеток та півкультурок у семи сортів ранеток описано апоспоричні комплекси і утворені з них зародкові мішки (Лизнев, 1968). При цьому відмічено, що у півкультурок процент апоспорії був вищим, ніж у ранеток. Для ряду сортів дрібноплідних яблунь встановлена наявність багатоклітинного археспорію, що призводить до утворення структурно складних гаметофітів — еклітін (у *M. domestica* (L.) Borkh., Жу-джерела несправжньої поліембріонії. Виявлено також випадки злиття полярних ядер у ранеток (1978a), після запліднення одного з них і початок розвитку, що диплойдного ендосперму з одного запліднено-плойдного ядра (Лизнев, Сухарева, 1968). У 12 сортів пестійкого ранеток і півкультурок, які протягом 13 років пеговуючи перевіряли на схильність до апоміксису, плоди без запилення зав'язувались у 2,4—18% квіток, з 1—6 насінинами на один достиглий плід (див. мішків таблицю) (Нікітин, 1975). У цих же сортів при 3; Бере-Бробці маточок кастраторах квіток розчинялися випадки утворення зародкових мішків із соматичними клітинами нутцелуса (Шмаргонь, 1964). Що ж стосується апоміксису дикої *M. domestica* Borkh., то деякі експериментатори навіть стверджували відсутність у її сортів нутцелуса, навіть стверджували відсутність у її сортів *M. domestica* (Суничного статевого процесу і заміну його апоспорією) (Суничний, 1963). Для *M. domestica* (Кронгауз, 1957), який виявив апоміксисом, проте, на нашу думку, це твердження не мало достатньої кількості фактічних доказів. Говорячи про схильність *M. domestica* до апоміксису, найчастіше посилаються на результати досліджень Ф. Кобеля (1957), який виявив апоміксисом у сорту Крон-

### Зав'язування плодів і утворення насіння без запилення у яблуні (за літературними даними)

Сорт	Число хромосом n=17	Достигли плоди, %	Нормальне насіння, шт. на 1 плід	Автор, рік
Півкультурки				
Тонконіжка	51	8,6	2,0	Нікітин, 1975
Сережкіне	34	4,8	1,0	Теж
Джон-Доуні	34	6,2	1,0—2,0	»
Хабаровське	34	7,6	1,8	»
Ренет далекосхідний	34	3,4	3,0—6,0	»
Тріумф	34	3,4	1,0	»
Гіслоп	34	3,8	1,7	»
Синап амурський		18,0	2,0—2,6	»
Серпневе		4,2	3,4	»
Китайка східна		6,4	1,0—2,2	»
Жовтоплідне		2,5	2,0—4,0	»
Червоне наливне		2,4	3,0—5,0	»
Культурні сорти				
Культурні сорти	34	0,4	1,15	Радіоненко, 1972
Мелба	34	1,3	2,03	Теж
Пенін шафранний	34	1,8	0,7	»
Ренет Ландсберга	34	0,6	5,0	»
Сари Синап	34	0,2	4,05	»
Кальвіль сніговий	34	0,8	6,02	»
Джонатан	34	0,8	2,04	»
Бойкен	34	4,3	3,02	»
Пепін поліпшений	34	4,1	1,10	Бавтуто, 1973
Пепін шафранний	34	2,2	2,00	Теж
Уельсі	34	3,3	1,00	»
Віндзор литовський	51	3,03	1,10	»
Креб 3/2	68	1,10	1,12	Бавтуто, 1977

сельське прозоре і одержав сіянці, ідентичні материнському сорту. Однак сам автор підкреслював обмеженість цього явища у сортів *M. domestica*. Апоспорію у триплоїдного сорту Боскопська красуня спостерігав ще в 1934 р. Т. Горчинський (Gorczyński, 1934), а потім і деякі інші дослідники констатували наявність апоспорії у багатьох диплойдних сортів *M. domestica* (Константинов, 1958, 1960, 1963; Орлова, 1963; Чернеки, 1963, 1964, 1966; Эсаулова, 1963; Крилова, 1967, 1968, 1970, 1971, 1973а, б; Радіоненко, Смиченко, 1972; Кандаурова та ін., 1973). Відмічено, що найчастіше апоспорія спостерігається у літніх сортів і здебільшого за несприятливих умов у період квітування (Константинов, 1958, 1960). Для деяких сортів ознаку апоспорії за певних умов можна вважати домінантною (Константинов, 1963). У Молдавії насінні зачатки з різними ознаками генеративної апоспорії зустрічаються у сортів Вагнера призове, Бельфлер китайка, Папіровка, Кальвіль сніговий (Крилова,

1967, 1968, 1970, 1971). Сорти Папіровка, Вагнера призове, Джонатан, Шафран літній, крім апоспоричних зародкових мішків, мали насінні зачатки, в яких одночасно розвивались два і більше редукованих зародкових мішків, а у ряду сортів спостерігалась також і справжня поліембріонія. На основі власних цитоембріологічних досліджень та вивчення зав'язей, які утворилися на кастрованих і незапилених квітках, В. В. Крилова (1970, 1973а) визначила у деяких сортів строки збереження життєздатності насінніх зачатків. Так, для сорту Джойс цей період становив майже два тижні, у сортів Регістан, Кальвіль сніговий, Мелба, Первістка Самаркандського — 10—12 днів, Шафран літній, Джонатан, Ренет Симиренка — 7—8 і для сорту Вагнера призование — 6—7 днів. Аналогічні результати майже для всіх сортів, з якими працювала В. В. Крилова, одержав в умовах Молдавії і В. К. Смиков (1978). Ці дані мають велике значення для розуміння апоміксису та його штучного стимулювання. В умовах м. Києва у сортів Антонівка звичайна, Мелба, Червоне Айзера, Папіровка відмічено численні випадки апоспорії (Радіоненко, Смиченко, 1972). Найбільша кількість додаткових, недорозвинених зародкових мішків властива таким літнім сортам, як Мелба (в 1970 р. через 2—4 дні від початку квітування — 70%), Папіровка (27%). Решта сортів, за даними спостережень, в окремі роки мала їх не більше 22,8%. Додаткові ж мейоцити зустрічаються значно рідше (наприклад, у Мелби їх було лише 3%). У Закарпатті в низинній зоні у сортів *M. domestica* рідко спостерігаються аномалії в розвитку зародкових мішків, у передгірській зоні їх нараховується 6%, у гірських умовах — понад 20% (Чернеки, 1963). Даних щодо утворення зародкового мішка із соматичних клітин нуцелуса у сортів Кальвіль сніговий, Антонівка, Папіровка дуже мало, щоб вважати їх переконливими. Висловлюється припущення про наявність нуцелярної ембріонії у сортів Мелба і Антонівка (Радіоненко, Смиченко, 1972). У таких сортів *M. domestica*, як Пепін шафранний і Антонівка шестисотграмова, Н. А. Гречцова (1974) спостерігала в 6—10% насінніх зачатків нуцелярну ембріонію, а у сортів Ренет бергамотний та Пепін шафранний — справжню поліембріонію та в 1—5% насінніх зачатків апогаметію (Гречцова, 1973, 1974). Останнє явище у покритонасінних рослин зустрічається дуже рідко (Поддубная-Арнольди, 1976). Для сорту Папіровка відмічена велика кількість насінніх зачатків з кількома нуцелусами, а також утворення кількох зародкових мішків (здебільшого двох) у одному насінніму зачатку (Эсаулова, 1963).

I. С. Руденко (1970), коментуючи повідомлення С. С. Қалмикова про одержані ним гібриди яблуні з *Cydonia japonica* (Thunb.) Lind. звертає увагу на відсутність у сіянців будь-яких ознак гіbridності і на підставі цього вважає дове-

деною схильність яблуні до випадкового стимулятивного партеногенезу.

I. В. Дрягіна (1974), повідомляючи про одержані нею гібриди між Антонівкою звичайною і грушою, пилок якої перед запиленням опромінювали рентгенівськими проміннями в дозі 2,5 і 5 кр, підкреслює, що за морфологічними ознаками одержані нею сіянці мало відрізнялися від яблуні, і припускає, що в її дослідах, найімовірніше, мав місце редукований партеногенез — гіногенез.

У Центральній генетичній лабораторії (ЦГЛ) ім. І. В. Мічуріна проводились дослідження по встановленню можливості апоміксису в яблунево-грушевих гібридів. При цьому автономного апоміксису не виявлено: після кастрації та ізоляції квіток плоди не розвивались, як не розвивались вони і після запилення сумішшю пилку вишні і сливи. Якщо ж приймочки кастрованих квіток обробляли розчином гібереліну (в концентрації 175 мг/л) з наступним запиленням їх сумішшю пилку вишні і сливи (або без нього), зав'язувалось 1,8—4,3% плодів, з них деякі мали нормально розвинені поодинокі насінини. З апоміктичного насіння було вирощено п'ять сіянців, решта загинула. Про те, який вигляд мали сіянці, автори не повідомляють (Горшкова, Жуков, 1974).

Апоміктичні, подібні до материнського сорту сіянці були одержані при запиленні кастрованих квіток яблуні сорту Народне пилком *Amelanchier canadensis* (L.) Med. і сумішшю пилку *A. spicata* (Lam.) C. Koch, *A. canadensis* і *A. stolonifera*.

В умовах Північного Кавказу експериментально апоміксис одержаний у досить великої групи сортів *Malus domestica*. Кастроовані квітки запилювали власним пилком, який протягом 4 год прогрівали до температури 80° С. При цьому відмічена здатність до розвитку апоміктичного насіння у сортів Ред Джон, Кентерберійське, Суничне Нічнера (Грюнер, Медвежова, 1977). При схрещуванні яблуні з айвою і яблуні з грушою виявляється також схильність до апоміксису в яблуні (Щербенев, 1972). Наявність апоміксису у великій кількості сортів яблуні виявлена експериментально на Україні і в Білорусії (Радіоненко, 1972; Бавтуто, 1973, 1977). Новим і дещо несподіваним у дослідах А. Я. Радіоненка (1972) є те, що ним не встановлений прямий зв'язок між триплоїдністю й апоміксисом, про який твердили окремі автори, особливо щодо сім'ячкових плодових культур (Хохлов, 1963, 1965б, 1967). Виявлено також здатність ряду сортів до факультативного апоміксису (Бавтуто, 1973). Робилися спроби імітувати дію пилку фізіологічно активними речовинами. Дослідження провадили з сортом Пепін поліпшений, маточки якого обробляли 0,01%-ними розчинами хлоргумату, нітрогумату, гібереліну та гетероауксіну. Плоди зав'язались у всіх варіантах, крім варіанта з обробкою мато-

чок розчином хлоргумату, і містили по 1—2 нормально розвинених насінини.

Таким чином, увесь представлений по роду *Malus* матеріал дозволяє зробити висновок, що основним елементом апоміксису в яблуні здебільшого буває апоспорія.

**Padus Mill.** Літературні дані про апоміксис у черемхи надто бідні, а між тим потреба в них дуже велика, оскільки представники даного роду широко використовуються при схрещуванні з рядом культур. Нам відома лише одна спроба експериментального одержання апоміксису у *P. virginiana* (L.) Roem та *P. pensylvanica* Wats. (Жуков, Гаврилина, 1977). У першого виду (без запилення і з запиленням чужорідним пилком) відмічено початкове плодоутворення, проте потім плоди осипались. У другого виду не було помічено навіть початку плодоутворення.

У гібридів другого покоління від схрещування *P. japonica* з вишнею сорту Родюча Мічуріна після запилення кастрованих квіток сумішшю пилку яблуні і груші утворилось 18 плодів (6%). Виходячи з цього, автори (Жуков, Гаврилина, 1972) зробили висновок про наявність стимулятивного і відсутність автономного апоміксису у цих гібридів, хоча про утворення насіння в одержаних ними плодах ніде не згадувалось. У подальших дослідах цих же авторів одержано дещо інші результати. Кастровані квітки другого покоління падоцеруса, а також виділеної О. С. Жуковим рентгенмутантної форми падоцеруса (падоцерус *M*) або залишались без запилення, або запилювались пилком смородини сорту Пам'ять Мічуріна. При цьому схильність до апоміксису у падоцеруса (Гібрид № 15) також не виявлена. У падоцеруса *M* знайдено автономне утворення ендосперму (Гаврилина, 1977; Жуков, 1974).

*Persica* Mill. У представників цього роду виявлений редукований партеногенез (Пратасеня, 1938, 1939, цит. за Хохловим, 1967; Поддубная-Арнольди, 1976). Існує думка, що він найчастіше спостерігається при міжвидових і міжродових схрещуваннях. Відмічена також деяка схильність персика до поліембріонії (Шоферистов, 1974). Випадки поліембріонії зареєстровані у *P. ferganensis* Kost. et Ria b, *P. vulgaris* Mill., *P. vulgaris* var. *duplex* (сорт Клара Мейер), *P. vulgaris* var. *atropurpurea* (сорт Червонолистий). У міжродових і міжвидових гібридів персика відзначено 2, 3 і дуже рідко 4 зародки.

*Prunus* L. С. С. Хохлов (1967), посилаючись на дослідження, проведені Е. Ольденом (Olden, 1960), повідомляє, що останній експериментально одержав апоміксис у *P. domestica* L. Теж саме відмічено для *P. domestica* (сорт Тушу грас) в умовах Молдавії (Семченко, 1974). У 1927 р. нуцелярну ембріонію у сливи сорту Каталонішер Шпілінг спостерігав Ф. Кобель (1957). В незадлінених насінніх зачатках цього сорту (касг-

ровані квітки його залишались в ізоляторах без запилення) були виявлені в невеликій кількості передзародки (проембріо), які розвивалися, проте, не з яйцеклітини, а з клітин нуцелуса, тобто мала місце нуцелярна ембріонія. Однак, виходячи з того, що йому жодного разу не доводилось спостерігати утворення ендосперму або відшукати серед сіянців *P. domestica* рослини, цілком тотожні материнським сортам, Ф. Кобель вважає апоміксис у слив неможливим.

При схрещуванні *P. spinosa* L. з *P. domestica* (число хромосом батьківських форм,  $2n=48$ ) серед гібридів були знайдені гаплойдні сіянці (Харитонова, 1968), що дозволяє констатувати наявність у них редукованого партеногенезу. У гібридів, одержаних від схрещування *P. insititia* L. зі сливою Бербанка, була виявлена рослина материнського типу, що також свідчить про схильність *P. insititia* до апоміксису (Харитонова, 1968). Незначна схильність до поліембріонії була встановлена також у *P. cerasifera* Ehrg. h. і *P. brigantica* Vill. (Шоферистов, 1974).

*Pyrus* L. Першим відомим нам літературним джерелом, в якому висловлюється думка про можливість експериментально одержати апоміксис у *P. communis* L., є праця Чермака-Зайзенега (Tschermak-Seysenegg, 1951). Ретельне вивчення цього явища у груш розпочалося лише в останні роки. Цитоембріологічними дослідженнями встановлена наявність у деяких сортів *P. communis* нуцелярної ембріонії (Гревцова, 1971, 1973, 1974). Крім того, у *P. communis* можуть утворюватись зародки з синергід та антипод. Апоспорія і поліембріонія найчастіше спостерігається у таких сортів груші, як Улюблена Клапа, Сен-Жермен, Панна (Каймакан, Ковшова, 1976). У триплоїдних сортів Кюре і Бере Диль виявлені полярні ядра, що не злилися, додаткові елементи в будові зародкового мішка, проте апоспоричні комплекси були, як правило, недорозвинені (Дутова, 1976). Під впливом деяких фізіологічно активних речовин вдавалося домогтися масового одержання партенокарпічних плодів у ряду сортів груші, найбільше в Улюбленої Клапа (Голубинський, Самородов, Пащевський, 1977). У сортів Улюблена Клапа і Безнасінна, а також у деяких диких видів (*P. serotina* Rehd. і *P. elaeagnifolia* Pall.) при дворазовій обробці приймочок розчинами гібереліну,  $\alpha$ -НОК і сумішшю, яка містила вітаміни  $B_1$  і РР, гіберелін і  $\alpha$ -НОК (у концентрації 0,0001 % кожного), одержали у великій кількості апоміктичне насіння; особливо багато його було у сорту Улюблена Клапа (Голубинський, Самородов, Кекало, Глазков, 1977; Самородов та ін., 1977).

Найбільше аномалій спостерігається в генеративній сфері груші сорту Улюблена Клапа (Самвелян та ін., 1978). Навіть за нормальних умов перехресного запилення у цього сорту можуть розвиватися партенокарпічні плоди, порушуватися споро- і гаметогенез. При самозапилен-

ні і особливо під впливом фізіологічно активних речовин кількість всякого роду ненормальностей набагато збільшується (Голубинський, Самородов, Кекало, Глазков, 1977; Голубинський, Самородов, Пащевський, 1977; Самородов та ін., 1977).

Незнання схильності до автономного апоміксису та інших відхилень у генеративній сфері груші сорту Улюблена Клапа і праґнення будь-що пояснити невідоме ім явище призводить окремих авторів до досить-таки дивних висновків. Так, І. В. Қаймакан (1977), спостерігаючи розвиток додаткових зародкових мішків у насіннях зачатках груші Улюблена Клапа, запилених пилком сорту Сен-Жермен, робить висновок, що явище поліембріонії було обумовлене впливом пилку останнього. Але ж відомо, що зародкові мішки починають розвиватися ще до запилення, а отже, вплив пилку запилювача тут не мав місця. Більш переконливим було б пояснення поліембріонії впливом підщепи, на яку була прищеплена ця груша, але і це не обов'язково, бо, як уже зазначалось, сорту Улюблена Клапа взагалі властиві різні аномалії.

*Rubus* L. Вивченю апоміксису у роду *Rubus* близько 40 років свого життя присвятив Д. Ф. Петров. Він встановив, що апоміксис у *R. idaeus* L. має факультативний характер і визначив це явище як псевдогамію (Петров, 1939, 1958, 1964б) <sup>3</sup>. У подальших дослідженнях була підтверджена наявність факультативного апоміксису псевдогамного типу у триплоїдних сортів *R. idaeus* — Immer tragende, Coloner Wildere і Прогрес (Петров, Лизнев, Сухарєва, 1977; Петров, Сухарєва, 1977). Через те, що в роді *Rubus* L. існують різні форми апоміксису, пов'язані з випаданням або першого, або другого поділу мейозу (Ritishshauser, 1967), певний інтерес становлять дані, згідно з якими у триплоїдних сортів малини випадає перший поділ мейозу або ж мейоз взагалі відсутній (Петров, Сухарєва, 1977). 11 сортів малини, оброблених хімічними мутагенами, досліджували на виявлення елементів апоміксису. Квітки у них кастрували і запилювали пилком суніць, агресу і чорної смородини. В результаті дослідження було встановлено, що ці сорти схильні до факультативного індукованого апоміксису і що обробка мутагенами підвищує апоміктичне зав'язування насіння і вихід сіянців (Кантор, 1976).

У дослідах одного з авторів цього огляду (Березенко, 1971) після ізоляції кастрованих квіток малини (сорти Мальboro і Герберт) плоди не зав'язувались. Такі ж результати для ряду сортів малини і ожин різної пloidності одержала і Н. Б. Сухарєва (1978б). Таким чином, можна

припустити, що автономний апоміксис властивий далеко не всім сортам та формам роду *Rubus*. Разом з тим у ході цитоембріологічних досліджень виявлено додаткові зародкові мішки різних стадій розвитку у різних сортів малини і (дещо рідше) ожини, що свідчить про можливість стимулятивного апоміксису в роді *Rubus* (Сухарєва, 1978б).

Про можливість апоміксису у *R. caesius* L. повідомляв ще в 1914 р. Лідфорс (Lidforss, 1914). Густафссон (Gustafsson, 1940, 1942) встановив, що європейські ожини являють собою комплекс статевих і апоміктичних видів, до того ж у них постійно відбувається гібридизаційний процес, який ще більше сприяє поширенню апоміксису. Аналогічний висновок роблять у своїх працях і вітчизняні дослідники (Петрус, 1975; Рязанов, Жуков, 1976; Петров та ін., 1977; Сухарєва, 1978б). В умовах Закарпаття для *R. plicatus* Weih et Nees характерна генеративна апоспорія; поряд з нею можливий і статевий процес. *R. sylvestris* Vest et Fratte є тільки апоміктом (Мандрик, Петрус, 1973). Для *R. nessensis* W. Hall властивий як статевий процес, так і апоміксис, а для *R. caesius* L. відмічено лише статеве розмноження (Петрус, 1974, 1975). Ю. Ю. Петрус, виходячи з результатів цитоембріологічного дослідження ожин, дійшов висновку, що тип апоміксису, який спостерігається у роді *Rubus*, слід визначити, як індукований партеногенез, пов'язаний з псевдогамією.

*Sorbus* L. Про високу схильність горобини до апоміксису повідомляв І. В. Мічурін. Він відмічав, що навіть у тому випадку, коли каструвати бутони в найбільш ранній період і старанно ізолятувати їх пергаментними ізоляторами, у неї добре зав'язуються плоди з нормальним розвиненням насінням, яке при посіві дає матроклінні сіянці (Мічурін, 1948). М. А. Курьянов і П. В. Кравцов (1974) запилювали кастровані квітки горобини пилком багатьох представників підродини яблуневих. У всіх випадках утворилися плоди з насінням, яке дало серед вирощених сіянців такий процент матроклінних: горобина  $\times$  яблуня — 8,4, горобина  $\times$  груша — 14,5, горобина  $\times$  яблуня + груша — 71,0, горобина  $\times$  глід — 40,7, горобина  $\times$  яйва — 4,2, горобина  $\times$  аронія — 69,1. Аналогічне спостерігалось і при зворотних схрещуваннях: при запиленні яблуні пилком горобини матроклінних сіянців було 41,2%, а при запиленні груші пилком горобини — 15,0% (Курьянов, Кравцов, 1974).

За даними С. С. Хохлова (1967), нередукований партеногенез властивий 17 видам горобини. Є вказівки на те, що у *S. chamaemespilis* S. Gantz. і *S. fennica*, поряд із статевим розмноженням, виявлена і апоспорія (Поддубная-Арнольди, 1976). Всі сіянці, одержані від мікрородових схрещувань моравської горобини з грушою і айвою, були матроклінними (Курсаков, Панфілкина, 1976). У результаті цитоембріоло-

<sup>3</sup> Про можливість факультативного апоміксису у малини і можливість його впливу на виникнення алополіплоїдів ще раніше повідомляла М. А. Розанова (1934).

гивий  
'ibus.  
слід-  
ї різ-  
ини і  
ржли-  
*Rubus*  
L. по-  
1914).  
ювив,  
плекс  
у них  
роцес  
ксису.  
цях і  
занов,  
арева,  
s We-  
порія;  
R. sul-  
Манд-  
Hall.  
їксис,  
е роз-  
етрус,  
го до-  
1 апо-  
s, слід  
пов'я-  
ни до  
відмі-  
увати  
ю ізо-  
ї доб-  
неним  
сіянці  
давцов  
юбини  
яблу-  
з на-  
такий  
— 8,4,  
луня+  
ороби-  
Анало-  
цуван-  
и мат-  
иленні  
ильянов,  
укова-  
iespilis  
тая-Ар-  
мікро-  
з гру-  
саков,  
бріоло-  
гічних досліджень такого роду схрещувань встановлено, що при недоростанні пилкових трубок до зародкових мішків активується в халазальній частині насіння зачатка археспоріальний комплекс, а це, в свою чергу, призводить до формування додаткових зародкових мішків. Останні можуть дегенерувати не відразу, а ще деякий (іноді тривалий) час розвиватись (Панфілкина, 1976). Зав'язування плодів з насінням з кастрюваннях та ізольованих квітках горобини фінської спостерігав Г. Я. Щербенев (Щербенев, 1972, 1975а, б). За його даними, в середньому на одну кастрювану квітку припадало 0,04—0,08 насінини. При обробці приймочок розчином борної кислоти і гібереліну збільшувалася кількість насінин до 0,10—0,15 на одну кастрювану квітку. Отже, на думку автора, *S. fennica* властивий автономний апоміксис.

*Aronia* Pers. Про можливість апоміксису у чорноплідної горобини ми відшукали в літературі лише одне повідомлення (Кур'янов, Кравцов, 1974), згідно з яким при запиленні кастрюваннях квітках *A. melanocarpa* Ne u n h o l d одержали насіння, що дало 84,3% матроклінних сіянців.

Таким чином, все вищевикладене дозволяє зробити висновок про значну схильність важливих плодоягідних культур і їх диких родичів до апоміксису та інших аномалій у генеративній сфері. Потрібні дальші цитоембріологічні дослідження, які дозволили б виділити серед цих культур форми, схильні до облігатного апоміксису, тобто форми з генетично регульованим апоміксисом.

Необхідно більш детально і глибоко дослідити наявність елементів апоміксису у представників насамперед таких родів: *Amelanchier* Medic., *Amygdalus* L., *Armeniaca* Scop., *Cerasus* Mill., *Cydonia* Mill., *Mespilis* L., *Padus* Mill., *Persica* Mill.

## Література

- Бавутко Г. А. О явлении апомиксиса у яблони.— В кн.: Ботаника (Исследования). Вып. 15. Минск, 1973, с. 200—203.
- Бавутко Г. А. Особенности цветения и плодоношения индуцированных автополиплоидов смородины.— В кн.: Ботаника (Исследования). Вып. 18. Минск, 1976, с. 122—128.
- Бавутко Г. А. Новые методы в селекции плодово-ягодных культур.— Минск, «Вышайшая школа», 1977. 185 с.
- Баникова В. П., Дзевалтовский А. К. Сучасний стан і перспективи розвитку ембріології рослин в Українській РСР.— Укр. ботанічний ж., 1977, 34, № 5, с. 534—543.
- Березенко Н. П. К вопросу об апомиксисе у *Fragaria grandiflora* Eng.— В кн.: Тез. докл. совещания по проблеме апомиксиса у растений. Саратов, 1966, с. 6—8.
- Березенко Н. П. Деякі спостереження над ембріологією суніці садової.— Укр. ботанічний ж., 1967, 24, № 1, с. 40—45.
- Березенко Н. П. До вивчення мікроспорогенезу, чоловічого гаметофіту та ембріогенезу в садової суніці.— Укр. ботанічний ж., 1969, 26, № 4, с. 82—89.
- Березенко Н. П. Про деякі аномалії в ембріогенезі суніці садової.— В кн.: Садівництво. Респ. міжвід. темат. наук. зб. Т. 12. К., 1970, с. 29—38.
- Березенко Н. П. До ембріології малини звичайної (*Rubus idaeus*).— Укр. ботанічний ж., 1971, 28, № 1, с. 57—60.
- Березенко Н. П. Про гібридизацію в роді суніць.— В кн.: Садівництво. Респ. міжвід. темат. наук. зб. Т. 22. К., 1975, с. 76—86.
- Беридзе Р. К. Развитие женского гаметофора у рода *Fragaria*.— Тр. Ин-та ботан. АН ГССР, 1963, 22, с. 195—205.
- Беридзе Р. К. Полиэмбриония у земляники.— В кн.: Материалы Всес. симпозиума по эмбриологии растений, посв. 70-летию открытия двойного оплодотворения акад. С. Г. Навашиным. К., 1968, с. 32—34.
- Вермель Е. М., Солов'єва К. П. Искусственный диплоидный партеногенез у цветковых растений.— ДАН СССР, 1973а, 210, № 2, с. 457—460.
- Вермель Е. М., Солов'єва К. П. Получение искусственного партеногенеза у цветковых растений и некоторые проблемы селекции.— Онтогенез, 1973б, 4, № 3, с. 240—248.
- Гаврилина Л. В. Эмбриологическое изучение отдаленных гибридов типа падоцерусов в связи с апомиксисом.— В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. К., «Наук. думка», 1977, с. 85—86.
- Голубинський І. М., Самородов В. М., Кекало В. І., Глазков О. М. Експериментальний апоміксис у груші під впливом фізіологічно активних речовин.— Укр. ботанічний ж., 1977, 34, № 6, с. 577—582.
- Голубинський І. М., Самородов В. М., Пащевський В. І. Партенокарпія у груші під впливом фізіологічно активних речовин.— Укр. ботанічний ж., 1977, 34, № 3, с. 263—265.
- Горішкова Л. І., Жуков О. С. Стимулятивный апомиксис у яблонево-грушевих гибридов.— В кн.: Научные достижения — в практику (Краткие тез. докл. к конференции). Тамбов, 1974, с. 13—15.
- Гревцова Н. А. О полиэмбрионии у яблони и груши.— Вестн. Моск. ун-та. Биол. почвовед., 1971, № 2, с. 47—52.
- Гревцова Н. А. Эмбриология представителей родов *Malus* и *Rygus*.— В кн.: Половой процесс и эмбриогенез растений (Материалы Всес. симпозиума, посв. 75-летию открытия акад. С. Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосеменных растений). М., 1973, с. 57—78.
- Гревцова Н. А. Сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых родов *Malus* Mill. и *Rygus* L.— Автoref. канд. дис. М., 1974. 26 с.
- Грюнер А. М., Медведькова С. С. Самоплодность и апомиксис у яблони.— Садоводство, 1977, № 5, с. 30—31.
- Дрягина И. В. Радиация и селекция плодовых и цветочно-декоративных культур. М., Россельхозиздат, 1974. 136 с.
- Дука С. Х. Биология и селекция крупноплодной земляники (*Fragaria ananassa* D c h.).— Тр. УкрНИИсадоводства, 1959, вып. 35, с. 128.
- Дутова Л. И. Цитоэмбриологическое изучение груши.— В кн.: Краткие тез. докл. Второй всес. конференции молодых ученых по садоводству. Мичуринск, 1976, с. 217—219.
- Елманов С. И., Шоферистова Е. Г. Цитоэмбриологические исследования абрикоса, алчи и их гибридов.— Тр. Никитск. ботан. сад, 1970, 66, с. 159—172.
- Жданов В. В. Самоплодность сортов черной смородины и наследование ее в гибридном потомстве. Автореф. канд. дис. Мичуринск, 1970. 24 с.
- Жуков О. С. Новые перспективы гибридизации между вишней и черемухой.— Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1974, 15, с. 231—240.
- Жуков О. С., Гаврилина Л. В. Изучение способности к апомиктическому образованию плодов у гибрида второго поколения черемуха японская × вишня Плодородная.— В кн.: Научные достижения — в практику. Краткие тез. докл. научной конференции. Тамбов, 1972, с. 40—42.
- Жуков О. С., Гаврилина Л. В. Выявление склонности к апомиксису у форм, вовлекаемых в селекцию при получении гибридов группы падоцерусов.— Бюл. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1977, вып. 25, с. 16—18.
- Жуков О. С., Колотева Н. И. Апомиксис у косточковых.— В кн.: Апомиксис и его использование в селекции.— Нач. уч. тр. ВАСХНИЛ. М., 1976, с. 145—151.
- Зубов А. А., Жуков О. С., Колотева Н. И. О стимулятивном

- апомиксисе у земляники при отдаленной гибридизации.— Бюл. Гл. ботан. сада, 1977, вып. 105, с. 82—86.
- Казьмин Г. Т.** Войлочная вишня как исходный материал в межвидовой и межсортовой гибридизации.— В кн.: Селекция и технология выращивания плодовых культур. Науч. тр. ВАСХНИЛ. М., 1970, с. 92—95.
- Казьмин Г. Т.** Практические результаты применения отдаленной гибридизации в селекции плодовых культур на Дальнем Востоке.— В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. Науч. тр. ВАСХНИЛ. М., 1978, с. 26—33.
- Каймакан И. В.** Изменчивость биологических признаков груши под влиянием подвоя. Кишинев, «Штиинца», 1977. 264 с.
- Каймакан И. В., Ковшова Г. А.** Изменение зародышевого мешка груши в зависимости от подвоя.— Тр. Кишинев. с.-х. ин-та, 1976, 154, с. 68—75.
- Кандаурова Е. Ф., Крылова В. В., Смыков В. К.** Некоторые сортовые различия самоплодности яблони.— В кн.: Селекция и сортоизучение плодовых и ягодных культур. Кишинев, 1973, с. 102—121.
- Кантор Т. С.** Наличие индуцированного апомиксиса у некоторых сортов малины *Rubus idaeus* L. и их сеянцев, обработанных мутагенами.— Сб. науч. работ НИЗИ садоводства Нечернозем. полосы, 1976, вып. 9, с. 139—147.
- Кичина В. В.** О межвидовых скрещиваниях в роде *Malus*.— В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных.— Науч. тр. ВАСХНИЛ.— М., 1970, с. 68—71.
- Кобасидзе Э. Я.** Явление апомиксиса в сем. Grossulariaceae.— В кн.: Симпозиум по апомиксису растений. Тез. докл. Тбилиси, 1971а, с. 17—18°
- Кобасидзе Э. Я.** Явление апомиксиса в сем. Grossulariaceae.— В кн.: V Всес. совещание по эмбриологии растений (Материалы совещания). Кишинев, 1971б, с. 93—94.
- Кобель Ф.** Плодоводство на физиологической основе. М., Сельхозгиз, 1957. 375 с.
- Колотова Н. И.** Развитие плодов, семян и формирование генотипа потомства при отдаленной гибридизации косточковых пород в связи с использованием стимуляторов роста. Автореф. канд. дис. Воронеж, 1974. 26 с.
- Константинов А. В.** Апоспория у яблони.— ДАН СССР, 1958, 12, № 5, с. 1147—1150.
- Константинов А. В.** Эмбриология некоторых сортов яблони.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1960, № 2, с. 256—264.
- Константинов А. В.** О причинах изменчивости цитоэмбриологических процессов у некоторых культурных растений.— В кн.: Тез. докл. IV совещания эмбриологов. М.—Л., 1963, с. 25—26.
- Круглова А. П.** Отдаленная гибридизация в селекции земляники.— В кн.: К вопросу селекции и сортоизучения плодово-ягодных культур. Тамбов, 1959, с. 325—331.
- Крылова В. В.** Некоторые итоги цитоэмбриологического изучения яблони.— В кн.: Тез. докл. по плодоводству на юбилейной конференции, посв. 50-летию Советской власти. Кишинев, 1967, с. 105—106.
- Крылова В. В.** Исследования женского гаметофита некоторых сортов яблони.— В кн.: Материалы Всес. симпозиума по эмбриологии растений, посв. 70-летию открытия двойного оплодотворения акад. С. Г. Навашинским. К., 1968, с. 11—13.
- Крылова В. В.** Апоспория и полиэмбриония у яблони.— В кн.: Апомиксис и селекция. М., 1970, с. 120—126.
- Крылова В. В.** Особенности поведения женского гаметофита яблони при самоопылении.— В кн.: V Всес. совещание по эмбриологии растений. Кишинев, 1971, с. 95—96.
- Крылова В. В.** Поведение женского гаметофита разных сортов яблони при отсутствии опыления и при самоопылении.— В кн.: Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев, 1973а, с. 127—131.
- Крылова В. В.** Некоторые итоги и перспективы эмбриологических исследований яблони.— В кн.: Половой процесс и эмбриогенез растений (Материалы Всес. симпозиума, посв. 75-летию открытия акад. С. Г. Навашинским двойного оплодотворения у покрытосеменных растений). М., 1973б, с. 124.
- Кузьмин А. Я.** О некоторых результатах межвидовой гибридизации *Ribes*, *Rubus*, *Fragaria*.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1938, № 3, с. 681.
- Курсаков Г. А., Панфилкина Т. И.** Особенности эмбриогенеза при отдаленных скрещиваниях яблони.— Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 15, 1974, с. 133—139.
- Курсаков Г. А., Панфилкина Т. И.** Применение искусственной культуры зародышей при отдаленной гибридизации моравской яблони.— Бюл. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1976, вып. 23, с. 3—6.
- Курьянов М. А., Кравцов П. В.** Результаты сравнительного изучения некоторых методов преодоления нескрещиваемости при гибридизации яблони с представителями подсемейства яблоневых.— Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 15, 1974, с. 23—45.
- Лизнев В. Н.** Апоспория у мелкоплодных сортов яблони.— В кн.: Второе совещание по проблемам апомиксиса у растений и животных. Тез. докл. Новосибирск, 1968, с. 41—42.
- Лизнев В. Н., Сухарева Н. Б.** Исследование некоторых эмбриологических процессов у мелкоплодных сортов яблони.— В кн.: Материалы Всес. симпозиума по эмбриологии растений, посв. 70-летию открытия двойного оплодотворения акад. С. Г. Навашинским. К., 1968, с. 117—119.
- Липаева Л. И.** Апомиксис и перспективы его использования в селекции полиплоидов.— В кн.: Полиплоидия и селекция. М.—Л., 1965, с. 100—104.
- Максимова И. Н.** К эмбриологии черешни.— В кн. Южное степное садоводство. Днепропетровск, 1973, с. 209—215.
- Мандрик В. Ю.** Эмбриологическое исследование крыжовника (*Grossularia reclinata* M i l l.).— В кн.: Материалы Всес. симпозиума по эмбриологии растений, посв. 70-летию открытия двойного оплодотворения акад. С. Г. Навашинским. К., 1968, с. 132—134.
- Мандрик В. Ю., Петрус Ю. Ю.** Изучение оплодотворения и апомиксиса у некоторых видов рода *Rubus*.— В кн.: Материалы Всес. симпозиума, посв. 75-летию открытия двойного оплодотворения у покрытосеменных растений акад. С. Г. Навашинским. М., 1973, с. 148—149.
- Мелехина А. А.** Результаты гибридизации видов рода *Ribes*.— В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. Науч. тр. ВАСХНИЛ. М., 1970, с. 139—144.
- Мичурин И. В.** Помологические описания.— Соч. Т. 2. М., ОГИЗ, 1948 с. 619.
- Никитин Г. П.** Самоплодность и взаимоопыляемость сортов яблони в условиях Приморского края. Автореф. канд. дис. Мичуринск, 1975. 32 с.
- Орлова И. Н.** Аномалии в эмбриональном развитии как причина частичной стерильности яблони.— Ботан. ж., 1963, 48, № 1, с. 87—93.
- Панфилкина Т. И.** Цитоэмбриологические особенности формирования гибридных семян при отдаленном скрещивании яблони. Автореф. канд. дис. М., 1976. 20 с.
- Петров Д. Ф.** О явлениях факультативной псевдогамии у триплоидного сорта *Imiger tragende* (*R. idaeus*).— ДАН СССР, 1939, 20, с. 354—356.
- Петров Д. Ф.** Апомиксис и отдаленная гибридизация.— В кн.: Совещание по отдаленной гибридизации. М., 1958, с. 1—3.
- Петров Д. Ф.** Апомиксис и отдаленная гибридизация.— В кн.: Цитология и селекция культурных растений. Новосибирск, 1964а, с. 155—168.
- Петров Д. Ф.** Цитогенетическое изучение псевдогамии у ма-лины.— В кн.: Цитология и селекция культурных растений. Тр. Центр. Сибир. ботан. сада, 1964б, 2, с. 18—28.
- Петров Д. Ф., Лизнев В. Н., Сухарева Н. Б.** Цитогенетические основы селекции плодовых растений и ягодников.— В кн.: Цитогенетические основы селекции растений. Новосибирск, 1977, с. 15—106.
- Петров Д. Ф., Санкин Л. С., Сухарева Н. В., Лукина Л. А.** Гаплоидная псевдогамия у автополиплоидов восточной земляники.— В кн.: Второе совещание по проблемам апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, 1968 с. 51—52.
- Петров Д. Ф., Сухарева Н. Б.** Некоторые цитоэмбриологические особенности факультативно-апомиктических ма-лии (*Rubus idaeus* L.)—В кн.: Цитогенетические основы селекции растений. Новосибирск, 1977, с. 142—146.

**Петрус Суб**  
науц  
**Петрус видо**  
23 с.  
**Печени**  
вида  
тиза  
—13  
**Поддуби**  
ных  
**Попова**  
у че  
лема  
1968  
**Пресс А**  
тоди  
селек  
**Радионе**  
ябло  
№ 8,  
**Радионе**  
роди  
3, №  
**Радионе**  
Садії  
1972  
**Радионе**  
женна  
нічин  
**Радионе**  
терис  
бота  
**Розанова**  
тан. я  
**Розанова**  
*Ribes*  
вания  
**Руденко**  
яблоч  
селек  
**Рябов И.**  
В кн  
культ  
**Рязанов**  
ния в  
Тр. Ц  
50.  
**Самород**  
мента  
Всес.  
Тез. 1  
с. 461  
**Самвеян**  
в эмб  
эмбри  
творе  
85.  
**Самуши**  
са.—  
**Самуши**  
айвы.-  
тений.  
генеза  
**Семченко**  
тия дис. К  
**Сергеева**  
лекции  
ность.  
дизаи  
**Смирнов**  
Бюл.  
на, 19'  
**Смыков В.**

- Р. Сер. иогенеза Центр.—139. устствен- дизации [ . В. Ми- гельного ющива- ими под- таб. им. блони.— за у рас- . 41—42. х эмбри- блони.— гии рас- гворения ования в елекция.
- Южное 09—215. жовника ты Всес. летию от- Наваши- орения и — В кн.: открытия растений ода Ri- и жи- —144. Г. 2. М., ть сортов анд. дис.
- как при- ж., 1963, юсти фор- крещива- ии у три- ИН СССР, — В кн.: 3, с. 1—3. — В кн.: осибирск, — у ма- расте- . 18—28. стические — В кн.: Новоси- ина Л. А. восточной емам апо- ск, 1968,
- бриологи- ских ма- основы се- 46.
- Петрус Ю. Ю. До ембріології деяких видів ожин із селекції *Suberecti Fockne*.— В кн.: Ботанічні сади вузів УРСР — науці і народному господарству. К., 1974, с. 69—76.
- Петрус Ю. Ю. Цитоэмбриологическое исследование некоторых видов ежевик (*Rubus L.*).— Автореф. канд. дис. К., 1975. 23 с.
- Печеницын В. П. Автомонный апомиксис у индуцированных видов рода *Crataegus*.— В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 10. Ташкент, 1973, с. 131—137.
- Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука», 1976. 507 с.
- Попова А. Ф. Случаи апомиктического развития эндосперма у черной смородины.— В кн.: Второе совещание по проблемам апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, 1968, с. 53.
- Праск A. Г. Ирга как исходный материал для селекции и методика ее гибридизации.— Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Сер. 8. Л., 1936, № 5, с. 53—102.
- Радионенко А. Я. Исследования процесса оплодотворения у яблони *Malus domestica Borkh.*— Ботан. ж., 1968, 53, № 8, с. 1101—1111.
- Радионенко А. Я. Исследования оплодотворения черной смородины (*Ribes nigrum L.*).— Цитология и генетика, 1969, 3, № 1, с. 36—45.
- Радионенко А. Я. Апоміксис у культурної яблуні.— В кн.: Садівництво. Респ. міжвід. темат. наук. зб. Вип. 17. К., 1972, с. 10—14.
- Радионенко А. Я., Ліферова В. В. Цитоембріологічне дослідження смородини чорної (*Ribes nigrum L.*).— Укр. ботанічний ж., 1970, 27, № 1, с. 90—97.
- Радионенко А. Я., Смиченко Л. М. Цитоембріологічна характеристика елементів апоміксису в сортів яблуні.— Укр. ботанічний ж., 1972, 29, № 2, с. 217—219.
- Розанова М. А. Пути формообразования в роде *Rubus*.— Ботан. ж., 1934, 19, № 4, с. 376—384.
- Розанова М. А. Межвидовая гибридизация в пределе родов *Ribes*, *Rubus* и *Fragaria* в связи с вопросами формообразования.— Изв. АН СССР, 1938, № 3, с. 667—679.
- Руденко И. С. О возможном апомиксисе при опылении яблони пыльцой японской айвы.— В кн.: Апомиксис и селекция. М., 1970, с. 225—231.
- Рябов И. Н. Межвидовые и междувидовые гибриды персика.— В кн.: Селекция и технология выращивания плодовых культур. Науч. тр. ВАСХНИЛ. М., 1978, с. 149—155.
- Рязанов А. А., Жуков О. С. Цитоэмбриологические исследования видовых форм и отдаленных гибридов в р. *Rubus L.*— Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1976, 17, с. 39—50.
- Самородов В. Н., Голубинский И. Н., Кекало В. И. Экспериментальный апомиксис у груши.— В кн.: Третий съезд Всес. о-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. Тез. докл. Генетика и селекция растений. Л., 1977, 1(3), с. 461—462.
- Самвеян Г. Е., Чолахян Д. П., Саакян А. А. Об отклонениях в эмбриогенезе груши.— В кн.: VII Всес. симпозиум по эмбриологии растений. Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Тез. докл. ч. 3. К., 1978, с. 84—85.
- Самушица М. Д. Цитоэмбриология некоторых сортов абрикоса.— Автореф. канд. дис. Тбилиси, 1972. 26 с.
- Самушица М. Д. К эмбриологии некоторых грузинских сортов айвы.— В кн.: VII Всес. симпозиум по эмбриологии растений. Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Тез. докл. ч. 3. К., 1978, с. 87—88.
- Семченко С. Н. Некоторые биологические особенности цветения и опыления сливы в Молдавии.— Автореф. канд. дис. Кишинев, 1974. 22 с.
- Сергеева К. Д. Применение отдаленной гибридизации в селекции крыжовника на сферотекоустойчивость и бесшипность.— В кн.: Науч. тр. ВАСХНИЛ. Отдаленная гибридизация растений и животных. М., 1970, с. 133—138.
- Смирнов А. Г. Партенокарпия и апомиксис у смородины.— Бюл. науч. информ. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1972, вып. 19, с. 51—54.
- Смыков В. К. Биология яблони и абрикоса и принципы фор- мирования промышленных сортиментов. Кишинев, «Шти- инца», 1978. 163 с.
- Солнцева М. П. Особенности строения зародышевого мешка *F. grandiflora* и явление полизембрионии.— ДАН СССР, 1957, 116, № 5, с. 866—872.
- Солнцева М. П. О развитии многоклеточного археспория у земляники.— В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.—Л., 1965, с. 189.
- Соловьева Л. В. Цитологическое изучение диплоидных и полиплоидных форм яблони и опыты по отдаленной гибридизации.— В кн.: Биология и селекция яблони. М., 1976, с. 85—98.
- Сухарева Н. Б. Выявление отдельных элементов апомиксиса и их роль в связи с вопросом получения устойчивого апомиксиса.— В кн.: Тез. докл. совещ. по проблеме апомиксиса у растений. Саратов, 1966, с. 59—60.
- Сухарева Н. Б. Об апомиксисе у земляники.— В кн.: Апомиксис и его значение для эволюции и селекции. Новосибирск, 1976, с. 152—164.
- Сухарева Н. Б. Значение передукции гамет у *Fragaria*.— В кн.: Апомиксис у растений и животных. Новосибирск, 1978а, с. 118—128.
- Сухарева Н. Б. Проверка склонности к автономному апомиксису у некоторых малин и ежевик.— В кн.: Апомиксис у растений и животных. Новосибирск, 1978б, с. 129—138.
- Федорова Н. Я. Межвидовая и внутривидовая гибридизация земляники и ее значение для селекции.— Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Сер. А, 1935, № 15, с. 101—110.
- Харитонова Е. Н. Апомиксис при отдаленной гибридизации косточковых.— В кн.: Второе совещ. по проблемам апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, 1968, с. 64—65.
- Хохлов С. С. Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений.— В кн.: Второе Всеобщее совещ. по полиплоидии. Тез. докл. Л., 1963, с. 64—66.
- Хохлов С. С. Задачи и методы исследования биологии бесполосменного размножения.— В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Учен. зап. Ульяновского педагогического ин-та Ульяновск. Т. 20, вып. 6, 1965а, с. 17—31.
- Хохлов С. С. Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений.— В кн.: Полиплоидия и селекция. М.—Л., 1965б, с. 62—69.
- Хохлов С. С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных.— В кн.: Успехи соврем. генетики. М., 1967, с. 43—105.
- Хохлов С. С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений.— В кн.: Апомиксис и селекция. М., 1970, с. 7—21.
- Хохлов С. С. Апомиксис и его элементы у культурных видов злаков и их диких сородичей.— В кн.: Апомиксис и цитоэмбриология растений. Вып. 2. Саратов, 1971, с. 3—24.
- Хохлов С. С., Мальшева Н. А. Апомиксис у злаков и систематическое положение трибы маисовых.— В кн.: Совещ. по проблеме апомиксиса у растений. Саратов, 1966, с. 67—69.
- Череватенко В. А. Явление апомиксиса у земляники.— Науч. тр. Майкоп. опыт. ст. Всес. ин-та растениеводства, 1974, вып. 8, с. 102—107.
- Чернеки И. М. К эмбриологии яблони в горных условиях Закарпатья.— В кн.: Тез. докл. IV совещания эмбриологов. М.—Л., 1963, с. 50—51.
- Чернеки И. М. Биология цветения и эмбриология яблони в условиях Закарпатья. Автореф. канд. дис. М., 1964, с. 32.
- Чернеки И. М. О двойном оплодотворении у некоторых плодовых растений.— В кн.: Материалы Всес. симпозиума по эмбриологии растений, посв. 70-летию открытия двойного оплодотворения акад. С. Г. Навашиным. К., 1966, с. 249—250.
- Шангин-Березовский Г. Н. О материнском наследовании у земляники.— Тр. Ин-та генет. АН СССР, 1962, 26, с. 68—84.
- Шашкин И. Н. Опыты по отдаленной гибридизации земляники.— Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1957, вып. 6, с. 279.

- Шмаргонь Е. М.* Ембріологічні процеси у яблуні (*Malus domestica* Borkh.). — Укр. ботанічний ж., 1964, 21, № 3, с. 12—19.
- Шоферистов Е. П.* Поліамбріонія у косточкових плодових культур. — Біол. науки, 1974, № 1, с. 106—111.
- Щербенев Г. Я.* Преодоление нескрещиваемости с помощью борной кислоты и гиббереллина при отдаленной гибридизации семечковых плодовых растений. Автореф. канд. дис. Мичуринск, 1972. 25 с.
- Щербенев Г. Я.* Результаты применения физиологически активных соединений при гибридизации рябины с грушей. 1. Влияние физиологически активных соединений на образование плодов и семян. — В кн.: Сб. науч. работ ВНИИ садоводства. Вып. 20. Мичуринск, 1975а, с. 108—112.
- Щербенев Г. Я.* Результаты применения физиологически активных соединений при гибридизации рябины с грушей. 2. Влияние физиологически активных соединений на проявление апомиксиса у рябины. — В кн.: Сб. науч. работ ВНИИ садоводства. Вып. 20, Мичуринск, 1975б, с. 112—113.
- Эсаулова И. Н.* К эмбриологии яблони — Науч. тр. Мелитоп. опыт. ст. садоводства, 1963, 17, с. 81—86.
- Яковлев С. П., Кравцов П. В., Остапенко В. И.* Отдаленная гибридизация в подсемействе Pomoideae. — Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1971, с. 13—23.
- Gorzyński T.* Untersuchungen über die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosaches bei der Apfelsorte «Schöner von Boskoop». — Acta Soc. bot. Pol., 1934, 11, S. 87—108.
- Gustafsson A.* The origin and properties of the European blackberry flora. — Hereditas, 1942, 28, p. 249—277.
- Hjelmgren H.* The apomictic development in *Malus Sieboldii*. — Bot. Notis., 1957, 110, fasc. 4, S. 455—467.
- Ichijima K.* Studies on the genetics of *Fragaria*. — Z. indukt. Abstammungs-und Verebunshslehre, 1930, 55, S. 300.
- Lengley A. E.* Relationship of polyploidy to pollen sterility in the genera *Rubus* and *Fragaria*. — Mem. Hortic. Soc., 1926, N 3, p. 15.
- Lidforss B.* Resume seiner arbeiten über *Rubus*. — Z. und Vererbungslehre, 1914, 12, S. 1—13.
- Mangelsdorf A., East E.* Studies on the genetics of *Fragaria*. — Genetics, 1927, 12, p. 307—309.
- Millardet A. L.* Hybridization sans croisement sur fausse hybridation. — Mem. Soc. sci. phys. et natur. Bordeaux ser., 1894, 14, N 4, p. 347—372.
- Nielsen E. L., Smith D. C.* Cytology and reproductive characteristics of grosses. — Forsk. og fors. landbr., 1968, 19, N 3, s. 295—311.
- Olden E.* Sexual and apomictic seed formation in *Malus sieboldii* Rehd. — Bot. notis., 1953, 105, N 1, s. 105—128.
- Olden E.* Hybrider Mellan Europeiska och Japanska Plommon Framställda vid Balsgård, Föreningen för växtförädlinge av Frukträdet Balsgård. — Meddelande, 1960, s. 51—52.
- Palmer E.* The Crataegus Problem. — J. Arnold Arboretum, 1932, 13, p. 342—362.
- Rutishauser A.* Fortpflanzungsmodus und meiose apomiktischer Blutengpflanzen. Wien — New York. Springer Verlag, 1967, 245 S.
- Sax K.* The origin and relationships of the Pomoideae. — J. Arnold Arboretum, 1931, 12, p. 3—22.
- Schimann E.* Geschlechts und Artkreuzungsfräden bei *Fragaria*. — Bot. Abhandl., 1931, 2, H. 18, S. 95—101.
- Tschermak-Seysenegg E.* Reizfruchtung (Samenbildung ohne Befruchtung). — Biol. Gen. (Vienna), 1951, (1949), 19, N. 1, S. 3—50.
- Полтавський сільськогосподарський інститут, кафедра ботаніки; Український науково-дослідний інститут садівництва, лабораторія цитології і генетики
- Надійшла 28.III 1978 р.
- I. N. HOLUBINSKIJ, V. N. SAMORODOV,  
N. P. BEREZENKO
- ### APOMIXIS OF FRUIT AND SMALL-FRUIT PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES
- Summary**
- A critical review is presented of publications on apomixis in fruit and small-fruit plants from the Grossulariaceae and Rosaceae families cultivated in the USSR.
- As shown by numerous data from literature and by own studies of the authors, spontaneous apomixis in the Grossulariaceae and Rosaceae families is rather frequent and induced apomixis was more or less easily obtained in most of the studied species. Induced apomixis in such species as *Malus domestica* Borkh., *Pyrus communis* L. and *Ribes nigrum* L. already at the present stage of the studies may be of applied significance.
- Physiologically active substances, such as gibberellin, α-naphthyl acetic acids, vitamins (B<sub>1</sub>, PP, etc.) and especially mixtures of these substances, may be agents of induced apomixis. It is established that susceptibility of certain varieties of the same species to the apomictic formation of seeds is different (in pea, for instance, a particular susceptibility to apomixis and parthenocarpy was observed in the Fauvorite of Klap variety).
- In the authors' opinion, it is necessary to extend studies in this direction, paying special attention to the practical application of apomixis.