

С. Н. МОВСЕСЯН, Р. А. ОГАНЕСЯН

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА У *RUDBECKIA TRILOBA*

Большинство современных исследователей считают, что апомиксис обусловлен особыми наследственными возможностями, проявлению которых способствует гибридизация, полиплоидия, стерильность, факторы внешней среды. Учет цитозмбриологически описанных форм, проведенный Хохловым [21—23], показывает, что среди покрытосеменных апомиктично размножающиеся растения широко распространены.

Причину возникновения постоянного, наследственного апомиксиса видели в ослаблении или потере пола, в стерильности пыльцы и т. д. Несмотря на это, микроспорогенез у апомиктичных растений довольно часто протекает нормально, пыльцевые зерна имеют редуцированное число хромосом, формируются нормальные генеративные клетки. У многих исследованных растений, параллельно с нормальным течением, мейоз протекает частично или полностью аномально. Некоторые данные, освещающие особенности развития мужской генеративной сферы у видов с апомиктичным типом размножения, мы находим в более ранних работах Мейера [13], Поддубной-Арнольди [15—17], Батталия [26—28] и многих других.

Изучая биологию цветения и размножения *Scorzonera tausaghys*, Поддубная-Арнольди и др. [15] обнаружили апомиктично размножающийся вид, у которого микроспорогенез протекает ненормально. Позже Поддубная-Арнольди и Дианова [16] наблюдали неправильности в образовании пыльцы у некоторых каучуконосных и некаучуконосных видов рода *Тагахасит* L.

Наряду с картинками нормального течения первого деления мейоза, обнаружено, что хромосомы крайне редко образуют биваленты, три- и тетраваленты—чаще униваленты. Последние неправильно и неодновременно отходят к полюсам, почему и возникшие ядра несут различное количество хромосом: больше или меньше гаплоидного числа. Понятно, что образовавшиеся таким путем пыльцевые зерна не могут быть равноценными, поэтому пыльца у этих видов в той или иной степени бесплодна. Недавно Валентином и Рихардом [29] установлено, что вследствие образования мультивалентов и реституционных ядер в мейозе пыльца у апомиктично размножающихся видов морфологически очень невыравненная.

Интересные данные по цитозмбриологии ряда представителей *Rudbeckia* мы находим в работах Батталия [27, 28], Модилевского [12] и других. Изучая процесс микроспорогенеза у *R. speciosa* [25], *R. laciniata*

[24, 26], *R. sullivantii* [28], Батталия показал, что в большинстве случаев редукционное деление материнских клеток микроспор протекает нормально, но иногда в результате нерегулярного мейоза образуются пыльцевые зерна с редуцированным и нередуцированным числом хромосом. По подсчетам самого автора, число клеток, проходящих нормальное мейотическое деление, достигает 70%, а у 30% наблюдаются те или иные отклонения.

В работах, посвященных образованию и поведению мужских гамет у *R. sullivantii* [9] и развитию микроспор *R. speciosa* [11], также показано, что наряду с нормальным развитием мужского гаметофита имеет место и атипичный процесс, приводящий к аномальным последствиям. Причем аномалии в период становления микроспор, а в дальнейшем и мужского гаметофита, проявляются в большом разнообразии. Поэтому нам кажется, что вопрос нарушения мейотического деления требует более тщательного исследования.

В литературных источниках нам не удалось найти сведений, проливающих свет на развитие микроспор *R. triloba*.

Изучая весь процесс становления микроспор у *R. triloba*, мы смогли установить некоторые характерные моменты, сопутствующие процессу микроспорогенеза и микрогаметогенеза. У растений *R. triloba*, произрастающих в коллекционном питомнике Ботанического сада АН Арм. ССР, закладка соцветий начинается в середине июня и период цветения протекает довольно продолжительное время—более месяца. Бутоны и цветки фиксировались на самых различных стадиях развития, с момента, когда соцветия не превышали в диаметре 0,5 см, до полного созревания семян.

Для фиксирования применяли спирт-уксусную смесь (3:1), хром-формалин и хром-ацет-формалин. Материал обрабатывали по общепринятой цитологической методике.

Толщина срезов варьировала в зависимости от стадии развития бутонов (12—18 μ). Срезы соцветий и цветов окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну, применялась также реакция Фельгена с подкраской лихт-грюн.

У *R. triloba* в соцветии раскрытие трубчатых цветов в пределах корзинки происходит последовательно в акропетальном порядке снизу вверх по спирали, соразмерно идет образование и созревание микроспор. Археспориальный слой закладывается на определенном этапе развития пыльника в виде крупных клеток, заметно выделяющихся своими размерами и крупностью ядер. Вследствие деления археспориальных клеток с наружной стороны образуется первичный париетальный слой, а с внутренней—первичный спорогенный.

Первичные спорогенные клетки непосредственно становятся материнскими клетками микроспор, первоначально тесно примыкающими друг к другу, заполненными цитоплазмой (рис. 1, 2, 3; табл. II, 18); по форме они изодиаметричны и содержат крупные ядра.

Клетки тапетума, окружающие и снабжающие материнские клетки

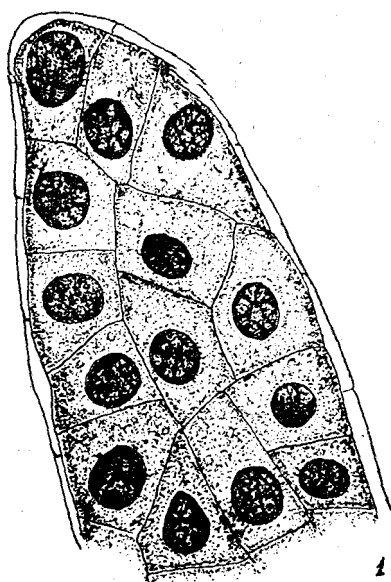


Рис. 1. Материнские клетки макроспор.

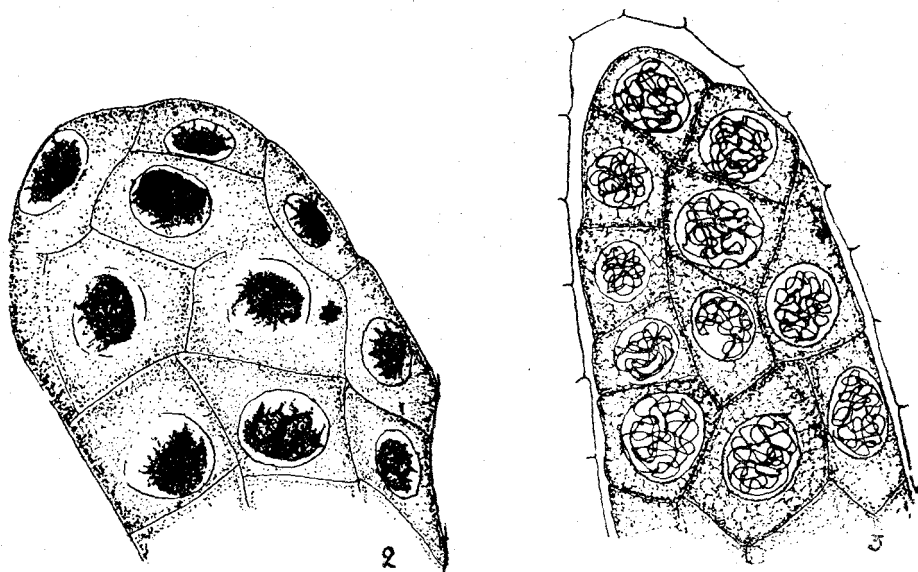


Рис. 2—3. Ранняя профазы в микроспорocyтах.

необходимыми веществами, имеют изодиаметрическую форму, содержат крупные ядра, число которых не превышает двух, редко—трех. По-видимому, деятельность клеток тапетельного слоя прекращается к моменту формирования одноядерных пыльцевых зерен и полностью завершается к моменту гаметогенеза.

По мере дальнейшего развития ядра материнских клеток микроспор вступают в профазу I мейотического деления; при этом хроматиновое вещество уплотняется, проявляя ярко выраженную реакцию Фельгена. В этот период четко различаются ядерная мембрана, кариоплазма и собрано в один комочек хроматиновое вещество (рис. 2). Позже начи-

нают выявляться тончайшие хроматиновые нити (рис. 3), несущие на себе небольшие утолщения в виде хроматиновых скоплений.

Клетки микроспороцита все еще продолжают сохранять свою изодиаметрическую форму, заполняя всю полость гнезда микроспорангия. В поздней стадии профазы, в фазе диакинеза (табл. II, рис. 19), когда образуются биваленты, клетка микроспороцитов обособляется, приобретая сферическую форму.

После профазы I мейотического деления клетка вступает в последующие фазы, а именно, мета-ана-телофазу (рис. 4, 5, 6), чем завершается гетеротипическое деление и образуются диады (рис. 7, крайний справа).

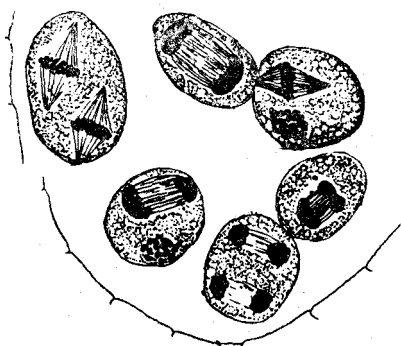
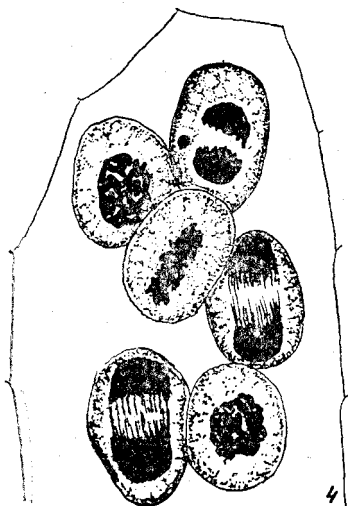


Рис. 4—5. Асинхронность в I и II мейотическом делении.

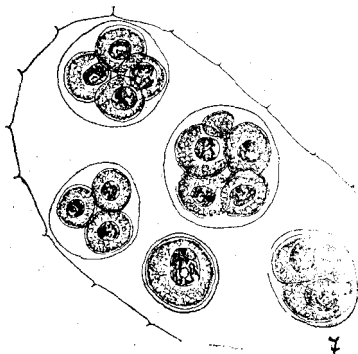
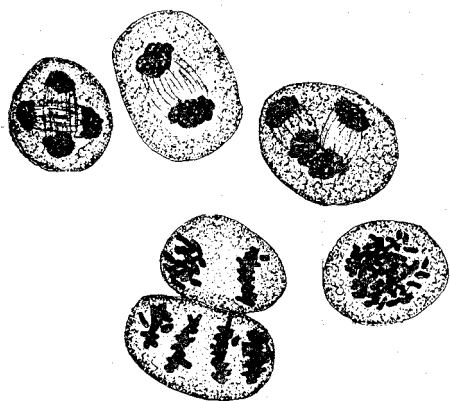


Рис. 6. Асинхронность во II мейотическом делении.

Рис. 7. Монады, диады, триады и тетрады в одном гнезде пыльника.

С их образованием наступает II—гомотипическое деление: клетка в целом незначительно увеличивается в размерах, а веретена во втором мейотическом делении принимают различное положение по отношению друг к другу и к удлиненной оси клетки (рис. 5, 6, табл. II, 21), образуя тетраду микроспор.

Обычно оболочка материнской клетки сохраняется не только во

время цитокинеза, но и позже, когда ядро проходит, видимо, интерфазу, а вокруг каждой клетки тетрады образуется собственная оболочка без внешних скульптурных наслоений. К концу этого периода материнская оболочка распадается, и каждая клетка тетрады дает начало пылинке. Вокруг каждой микроспоры начинает утолщаться экзина довольно сложной структуры. Сложность заключается в том, что снаружи образуются выросты в виде шипов, и вся поверхность покрывается выростами и углублениями, придающими зернам определенную структуру. Оболочка у *R. triloba* имеет четыре поры, через одну из которых начинает вытягиваться растущая пыльцевая трубка.

Пыльцевые зерна у рудбекии обычно мелкие, сферические; диаметр (рис. 9) одной зрелой пылинки (измерение проведено на десяти пыльцевых зернах) достигает $10,98 \pm 0,44$ м. Первичное ядро его занимает геометрически центральное положение и, вступая в митоз (табл. I, рис. 10), образует два одинаковых ядра. (табл. I, рис. 11). К сожалению, фазы митоза протекают очень быстро, и нам не удалось уловить все переходы. Исследования микроспор многих растений (1, 6, 7, 8) показали, что ядро у многих представителей различных семейств принимает постенное

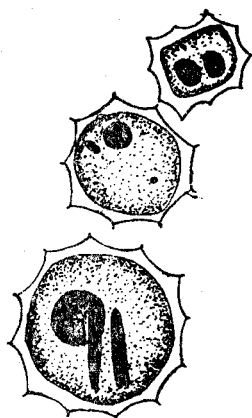


Рис. 8. Трехъядерные и аномальные пыльцевые зерна.

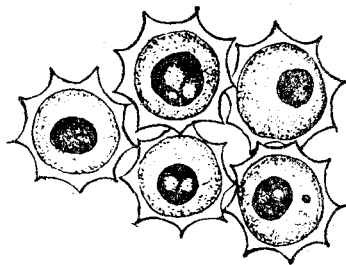
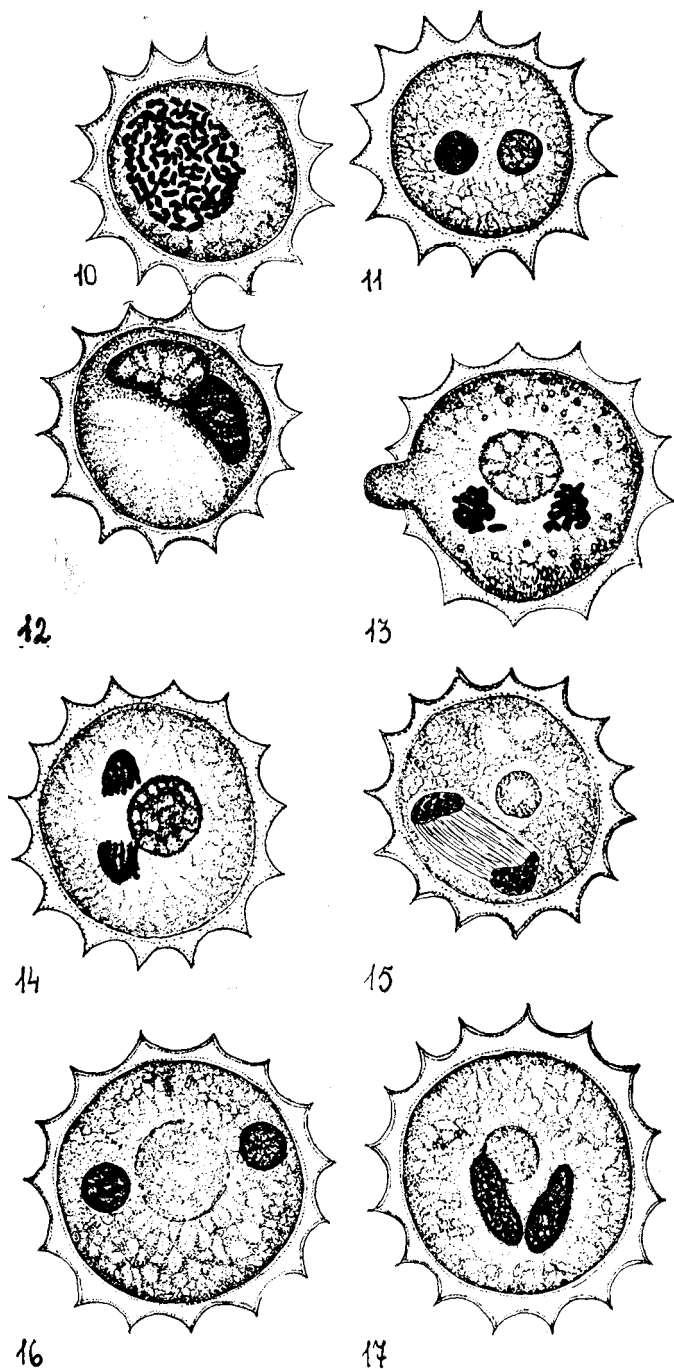


Рис. 9. Молодые обособленные од-
ноядерные микроспоры.

положение перед делением. Причину такого расположения чаще объясняют образованием вакуолей, вначале небольших размеров, разбросанных, которые, объединяясь, в дальнейшем образуют одну вакуоль.

В отличие от описанных случаев, у рудбекий в процессе всего гаметоге-неза вакуоль не образуется, поэтому расположение ядра необычно. В процессе гаметоге-неза пыльцевое зерно у рудбекий продолжает расти, и весь объем клетки заполняется цитоплазмой пенистой структуры. Делящееся ядро располагается в центре, а иногда оказывается незначительно смкнутым с центрального положения. В результате митотического деления образуются два одинаковых по величине ядра, они неравноценны, и вскоре после деления проявляется их морфологическое различие. Вследствие вакуолизации вегетативное ядро, приобретая рыхлое строение, увеличивается в размере, дает очень слабую реакцию Фельгена, и поэтому его легко отличить от генеративного ядра. Последнее приле-

Таблица I



Развитие мужского гаметофита у *R. triloba*. 10. Ядро пыльцевого зерна в профазе. 11—12. Двухъядерные пыльцевые зерна. 13—15. Деление генеративного ядра. 16. Трехъядерное пыльцевое зерно. 17. Вполне зрелое пыльцевое зерно.

гает к вегетативному ядру, имеет плотную консистенцию и заключено в более густую цитоплазму (табл. I, рис. 12, табл. II, рис. 22).

Реакция Фельгена особенно ярко выявляет не только морфологическое, но и различие в содержании хроматина, которым очень богаты генеративные ядра.

Позже генеративное ядро вступает в стадию деления (табл. I, рис. 13, 14, 15), давая начало двум равным по величине гаметам (табл. I, рис. 16), которые принимают различное положение по отношению к вегетативному ядру. В процессе созревания пыльцевого зерна оформившиеся мужские ядра в конце гаметогенеза приобретают вид удлинённых, веретенообразных палочек с заостренными концами. В это время вегетативное ядро (табл. I, рис. 17) трудно различимо, поскольку слабо окрашивается, а в цитоплазме появляются налегающие на ядро и сильно преломляющие свет включения. Вполне зрелые пыльцевые зерна трехъядерные (табл. II, рис. 23) и при нанесении на рыльца вскоре прорастают. Достигшие такой величины пыльцевые зерна обычно содержат три ядра: два генеративных и одно вегетативное.

Исследования показали, что у *R. triloba* в одном и том же пыльцевом гнезде, наряду с нормально развитыми пыльцевыми зёрнами, наблюдаются нарушения, которые происходят, безусловно, в ранний период профазы, но обнаруживаются в более поздние периоды мейотического деления. Выявленные нарушения в мейозе у растений [5, 20, 29] с апомиктичным размножением по своему характеру схожи с таковыми межвидовых гибридов, полиплоидов, образующих дегенерирующую или стерильную пыльцу.

Все нарушения, отмеченные нами у *R. triloba*, происходят на различных стадиях развития. Так, например, нарушения выявлены в диакинезе, где наряду с бивалентами встречаются униваленты, что особенно хорошо видно в мета-ана- и телофазе I мейотического деления. В метафазе две хромосомы располагаются в цитоплазме вне сферы веретена, с правой и левой стороны экваториальной пластинки (табл. III, рис. 24). Идентичная картина наблюдается не только в метафазе I, но и в телофазе I. Это особенно ясно видно на нижней клетке (табл. II, рис. 20), где одна хромосома плотно прилегает к ахроматиновым тяжам веретена.

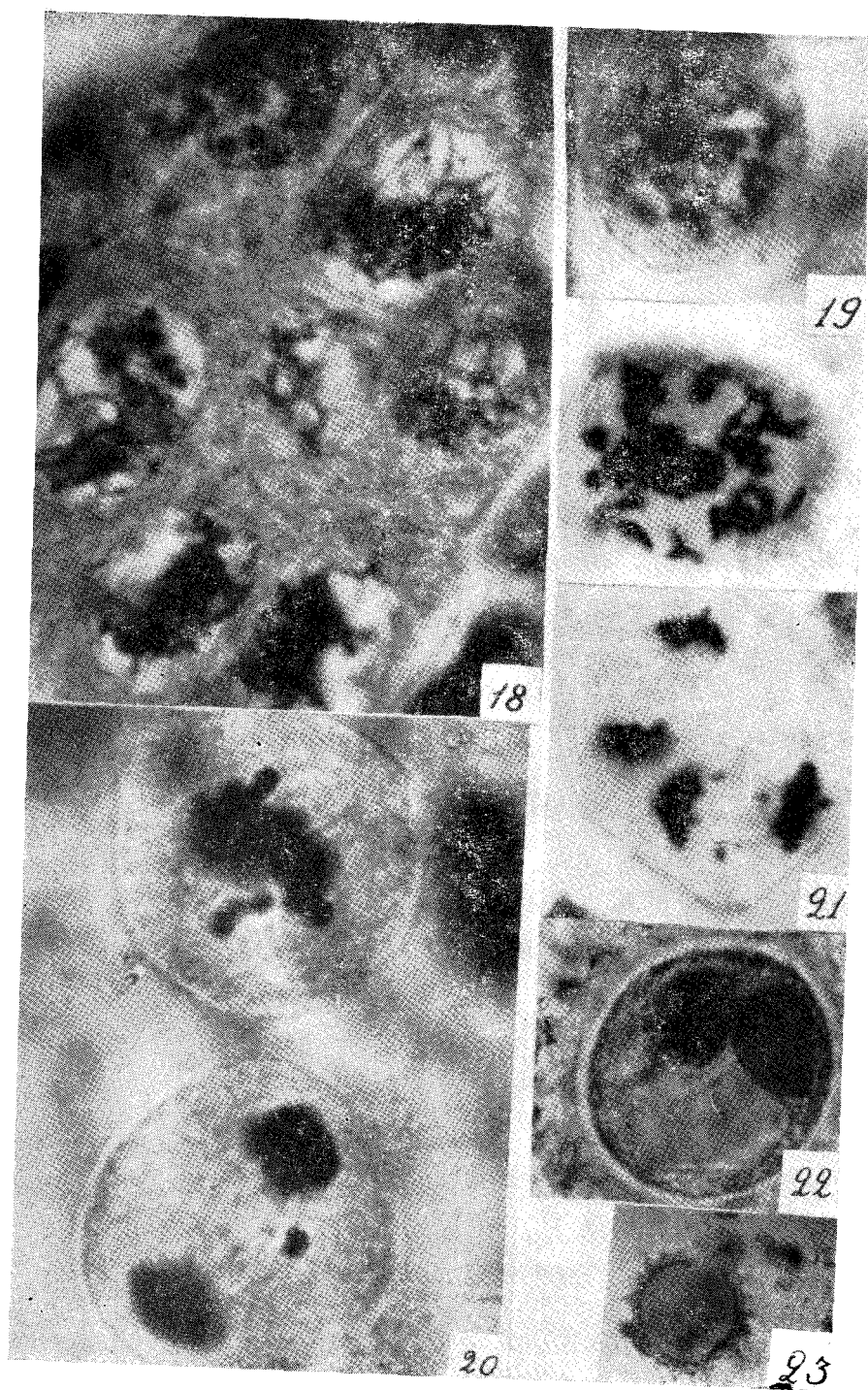
Расположение отдельных хромосом вне экваториальной плоскости встречается в I и II метафазах. Следовательно, при первом описанном случае хромосома может элиминироваться, а при втором—образуются микронуклеусы, т. е. произойдет уменьшение числа хромосом в гаплоидном наборе. В анафазе I и II мейотического деления, как и можно было ожидать, хромосомы неодновременно и неправильно расходятся к полюсам. Поэтому единичные отстающие, а иногда группы хромосом, не подвергаются правильному распределению по соответствующим полюсам в анафазе и телофазе I мейотического деления, как это показано на рисунках и микрофотографиях. Число опережающих и отстающих хромосом бывает различным: например, на микрофотографиях 34, 35 показаны хро-

мосомы, потерявшие свою индивидуальность в полюсах и переходящие в интерфазное состояние, а отстающие прекрасно сохранили свою конфигурацию. Следовательно, в то время как основная часть хромосом находится в деспирализованном состоянии, отдельные отстающие хромосомы максимально компактны и по своему физико-химическому состоянию, безусловно, отличаются. Подобная картина, но менее четкая, чем в телофазе, наблюдается в анафазе, где число хромосом, не передвигающихся синхронно к полюсам, превышает иногда двух-трех (табл. III, рис. 25, 26). В пространстве между полюсами иногда трудно отличить отстающую хромосому от фрагмента (рис. 27), что очень важно, поскольку отставание в мейозе часто наблюдается у хромосом, в диакинезе не имеющих своей гомологичной пары, т. е. унивалентов.

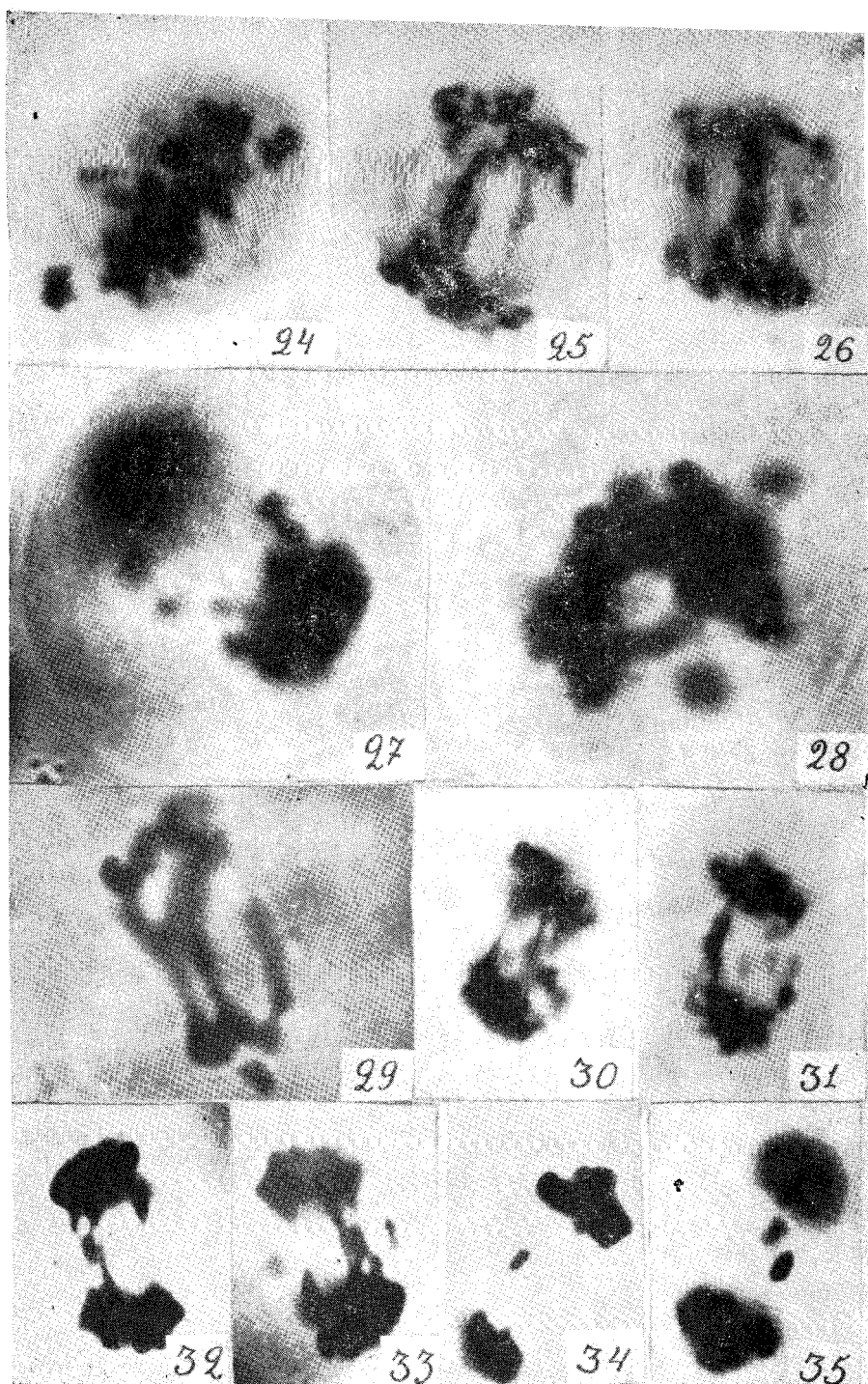
Нарушения в мейозе у рудбекии проявляются не только в выбросе, отставании, но и в образовании мостов в ана- и телофазе, которые бывают хромосомными одиночными, парными и хроматидными (табл. III, рис. 25, 30—33). В таких клетках микроспор наряду с мостами мы наблюдали также отдельные отстающие хромосомы или фрагменты. Следовательно, причины нарушения по своему происхождению сложны, так как здесь встречаются нарушения двойкого характера: отставание вызвано одними причинами, образование мостов—совершенно иными.

По мнению Батталия [26], мосты являются результатом хромосомной инверсии, с чем, конечно, можно согласиться, хотя не исключена возможность появления мостов вследствие хроматидной транслокации или же изохроматидного разрыва при слиянии дистальных и проксимальных фрагментов. В образовании мостов могут участвовать и другие типы хромосомных аббераций, поскольку у *R. triloba* встречаются как хроматидные, так и хромосомные мосты. Поэтому нам кажется, что инверсии не могут быть единственным источником образования мостов.

Нами также обнаружено явление слипания хромосом при I мейотическом делении (табл. III, рис. 28, 29), которое происходит в телофазе (два полюса как бы не разграничены). В этой же клетке с правой стороны виден мост и вне сферы веретена хромосомы. Такая картина наблюдается более редко, но в клеточном делении это очень сложный тип нарушения: подобные отклонения могут в дальнейшем стать причиной появления микроспор не только с нарушенным числом хромосом, но и микронуклеусами. Слипание хромосом двух полюсов в мейозе при образовании микроспор у рудбекии (*R. speciosa*) описано еще в 1955 г. Батталия, но в основном при II мейотическом делении, в результате которого образуются монады, диады и триады. Романовым [19] описываются аномальные митозы с интенсивной агглютинацией хроматина у халазальных ядер зародышевого мешка видов *Tulipa*. Автор предполагает, что течение митозов ядер зародышевого мешка определяется состоянием окружающей их цитоплазмы, которая меняется вдоль полярной оси его. Причины агглютинации хроматина I мейоза в клетках микроспор рудбекии, а также склеивания хромосом, возможно, обусловлены изменением или нарушением действия наследственных факторов.



Нарушения в микроспорогенезе у *R. triloba*. 18. Интеркинез, 19. Диакинез, 20. Метафаза. I. внизу—телофаза I. 21. Телофаза II мейотического деления. 22. Двухъядерное пыльцевое зерно. 23. Выход пыльцевой трубки.



Нарушения в микроспорогенезе у *R. triloba*. 24. Метафаза с отстающими хромосомами. 25. Анафаза с одинарным хроматидным мостом и беспорядочно разбро-
 санными хромосомными фрагментами. 26. Анафаза с разорванным мостом и от-
 стающими хромосомами. 27. Телофаза с фрагментами и одной отстающей хромо-
 сомой. 28. Телофаза со слившимися хромосомами. 29. Деталь слипания хромосом
 30—35. Телофазы с различными нарушениями.

Явление слипания или склеивания хромосом в микроспорогенезе очень часто имеет столь сложную конфигурацию, что иной раз трудно определить фазу деления (табл. III, рис. 28, 29). Более частые аномальные случаи встречаются в анафазе и телофазе I и II мейотического деления, в силу чего образуются неравнозначные микроспоры. Часто в I мейотическом делении неправильное расположение хромосом во время анафазы и телофазы побуждает, по-видимому, к слипанию ядер, но при тщательном просматривании срезов микроспор не удается уяснить число слипшихся хромосом.

Все описанные явления приводят к образованию неравноценных микроспор, в которых отдельные клетки по внешней форме, структуре ядра и содержанию цитоплазмы различны. Обычно у представителей рода *Rudbeckia* тетрады имеют линейное, Т-образное, тетраэдрическое расположение, а в силу описанных нарушений образуются монады, триады и пентады. Поэтому, просматривая огромное количество пыльников одного яруса соцветия или одного цветка с большим количеством нормально сформировавшихся пыльцевых зерен, отмечается определенное количество аномальных, не превышающих в одном гнезде 25%. К сожалению, мы не располагаем данными о дальнейшей судьбе подобных пыльцевых зерен, об их поведении на рыльцах цветка, прорастают ли они, достигают ли пыльцевые трубки зародышевого мешка и играют ли какую-либо роль.

У различных представителей растений, размножающихся апомиктично, а также у аллополиплоидных и гибридных растительных форм описана асинхронность в мейотическом делении (рис. 4, 5, табл. II, 20) и в гаметогенезе в пределах одного пыльцевого гнезда пыльника. У *R. triloba* в одном и том же гнезде пыльника встречаются клетки в мета- и телофазе, диады и тетрады. В дальнейшем асинхронность проявляется на более поздних стадиях развития пыльцевых зерен, и в гнездах пыльника встречаются одно- двух- и трехъядерные пыльцевые зерна (рис. 6, 7).

На основании исследования микроспорогенеза у *R. triloba* мы пришли к заключению, что процесс развития микроспор в общих чертах протекает так же, как у многих представителей трибы *Heliantheae*, а также у некоторых видов рудбекии. Но в то же время, как и свойственно всем апомиктично размножающимся растениям, этому процессу сопутствуют различного характера нарушения. Их, по-видимому, в основном можно считать нарушениями генетического характера, несоответствием конъюгирующих хромосом, в результате чего они трудно поддаются строгому, последовательному механизму клеточного деления. Цитохимические исследования микроспорогенеза и микрогаметогенеза у некоторых покрытосеменных [4, 18] обнаружили, что эти процессы сопровождаются синтезом и накоплением большого количества жизненно важных веществ—РНК, белков, ферментов. Активный синтез прекращается после обособления спор из тетрад, а в синтезе этих веществ особо важную роль играет тапетальный слой. Возможно, у апомиктичных растений ано-

малии являются не только результатом нарушения мейоза, но и нарушения синтеза и накопления этих веществ. В итоге образуются как вполне фертильные и полуфертильные, так и абортивные пыльцевые зерна. Следовательно, неравноценность оформившихся пыльцевых зерен является вполне закономерным явлением, с которым мы сталкиваемся при исследовании вполне зрелых пыльников. Названные явления могут быть дополнительным подтверждением того факта, что генеративные органы апомиктично размножающихся растений подвергаются большей редукции, и эти аномалии, возможно, в процессе эволюции приведут к образованию новой, совершенно отличающейся растительной формы.

Безусловно, эти отклонения, аномалии не являются превалирующими в процессе развития микроспор, и Мюнтцинг [14], исследуя в последние годы микроспорогенез у апомиктичных растений (*Hieracium*, *Crepis* и *Potentilla*), показал, что весь процесс протекает вполне нормально, пыльцевые зерна имеют редуцированное число хромосом, формируют нормальные генеративные клетки. Следовательно, некоторые группы апомиктичных растений в процессе организации микроспор не имеют отклонений, как это частично наблюдается у рудбекий.

Изучение развития пыльцевых зерен у *R. triloba* позволило установить, что мейоз протекает в большинстве случаев нормально, вследствие чего образуются нормальные диады, тетрады, а позже вполне фертильные пыльцевые зерна.

Отклонения в I и II мейотическом делении затрагивают $\frac{1}{4}$ часть микроспор и позже приводят к образованию неполноценных пыльцевых зерен (рис. 8). Они не имеют нормально сформировавшегося ядра, а в цитоплазме наблюдаются также признаки дегенерации.

Научно-исследовательская лаборатория цитологии

Ереванского государственного университета

Поступило 8.X 1968 г.

Ս. Ն. ՄՈՎՍԻՅԱՆ, Ռ. Ա. ՇՈՎՀԱՆՆԻՅԱՆ

ՄԻԿՐՈՍՊՈՐՈԳԵՆԵԶԸ ԵՎ ԱՐԱԿԱՆ ԳԱՄԵՏՈՅԻՏԻ ԶԱՐԳԱՅՈՒՄԸ RUDBECKIA TRILOBA-Ի ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ապոմիկտային տիպի բազմացման մանրակրկիտ ուսումնասիրությամբ հնարավոր է դառնում գրսևորել նորմալ սեռական բազմացման նկատմամբ տարբերիչ հատկանիշների աստիճանը:

Այդ նպատակով մեր կողմից ուսումնասիրվել է *R. triloba* տեսակը, որին հատուկ է ապոմիկտային տիպի բազմացում:

Ուսումնասիրությունների ընթացքում պարզվեց, որ *R. triloba* տեսակը մոտ ծաղկափուշու առաջացման ընթացքում տեղի են ունենում մեյոտիկ բա-

ժանման նկատելի խախտումներ, որոնց հետևանքով վերջիններս դադարում են մորֆոլոգիապես միատարր լինելուց (այսինքն՝ երկկորիզանի ծաղկափոշու հետ մեկտեղ հանդիպում են անոմալ ձևեր տարբեր շեղումներով): Պարզվում է, որ մեյոտիկ բաժանումն ընթանում է ասինխրոն, որի հետևանքով մեկ փոշանոթի սահմաններում հանդիպում են մոնադներ, դիադներ, տետրադներ և պենտադներ: Հետագայում ասինխրոնությունը հանդես է գալիս ծաղկափոշու զարգացման ավելի ուշ ստադիաներում, որի հետևանքով նույն փոշանոթում երևում են մեկ, երկու և երեք կորիզանի ծաղկափոշու հատիկներ:

Ծաղկափոշու զարգացման ողջ ընթացքի մանրամասն ուսումնասիրությունից պարզվեց, որ *Rudbeckia triloba*-ի մոտ՝

1. Մեյոզը մեծ մասամբ ընթանում է նորմալ, որի հետևանքով ստանում ենք նորմալ դիադներ, իսկ ավելի ուշ՝ լրիվ ձևավորված ֆերտիլ փոշեհատիկներ:

2. Մեյոզի պրոցեսում հանդիպող շեղումները բերում են ոչ լիարժեք փոշեհատիկների առաջացմանը: Նման փոշեհատիկները չունեն նորմալ ձևավորված կորիզներ, ցիտոպլազման ցուցաբերում է քայքայման հատկություններ: Հավանաբար այդ բոլոր խախտումները հանդիսանում են կենսաբանական բարդ պրոցեսների հետևանք:

ЛИТЕРАТУРА

1. Батыгина Т. Б. ДАН СССР, т. 137, 1, 1961.
2. Батыгина Т. Б., Троицкая Е. А., Алимова Г. К. Бот. журнал, т. 51, 12, 1966.
3. Вакар Б. А. Зап. Свердл. Всес. бот. об-во, вып. 19, 1964.
4. Дякону П. Док. Моск. с/х ак. им. Тим., вып. 77, 1962.
5. Касымова Х. Н. ДАН Узб. ССР, 5, 1965.
6. Кострюкова К. Ю., Бенецкая Г. К. Бот. журнал, т. 24, 2, 1939.
7. Кордюм Е. Л. Укр. бот. журнал, т. 21, 4, 1964.
8. Коробова С. Н. ДАН СССР, т. 136, 1, 1961.
9. Мовсесян С. Н. Изв. АН АрмССР, биол. наук, т. 16, 5, 1963.
10. Мовсесян С. Н. Изв. АН АрмССР, биол. наук, т. 17, 2, 1964.
11. Мовсесян С. Н., Багдасарян А. М. Изв. АН АрмССР, биол. н., т. 18, 10, 1965.
12. Модилевский Я. С. Бот. журнал, т. 6, 3, 1949.
13. Мейер К. И. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природн. отдел биологии, т. 58, 5, 1953.
14. Мюнтцинг А. Генетика. Изд-во «Мир», 1967.
15. Поддубная-Арнольди В. А., Стешина И. А., Сосновец А. А. Бот. журнал, т. 12, 1934.
16. Поддубная-Арнольди В. А., Дианова В. Бот. журнал, т. 3, 22, 1937.
17. Поддубная-Арнольди В. А. ДАН ССР, т. 24, 4, 1939.
18. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриолог. покрытосем. Изд. «Наука», 1964.
19. Романов И. Д. Цитология, т. VII, 1, 1965.
20. Солнцева М. П. Бот. журнал, 12, 1967.
21. Хохлов С. С. Соц. зерн. хоз. 1, 1966.
22. Хохлов С. С. Уч. записки, Саратов. пед. ин-та, 9, 1950.
23. Хохлов С. С. Успех. современ. генетики. Изд. «Наука», 1, 1967.

24. Battaglia E. Nuovo giornale Botanico Italiano, tom 53, 7, 1946.
25. Battaglia E. Nuovo giornale Botanico Italiano, 53, 8, 1946.
26. Battaglia E. Nuovo giornale Botanico Italiano, 54, 9, 1947.
27. Battaglia E. Nuovo giornale Botanico Italiano t. 54, 10, 1947.
28. Battaglia E. Cariologia, v. VIII, 1955.
29. Valentino D. N., Richards A. J. Nature, v. 214, 5083, 1967.