

Д. П. ЧОЛАХЯН, Г. Е. САМВЕЛЯН, Дж. И. АКОПЯН

СПЕЦИФИЧНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПЫЛЬНИКОВ НЕКОТОРЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ (MALUS DOMESTICA)

Современная биологическая наука располагает многочисленными данными о формировании и развитии пыльников у различных покрытосеменных растений. Однако особенно важно правильное понимание и расшифровка тех внутренних процессов, которые связаны со сложными преобразованиями развития, приводящими к переходу тканей и клеток одного поколения—спорофита—к другому—гаметофиту.

Изучение микроспорогенеза и микрогаметогенеза издавна привлекало исследователей. Особую важность приобрело понимание развития и физиологических изменений тех тканей, которые, постепенно изменяясь, образуют репродуктивные органы и клетки размножения. Определенное значение приобрели клетки тапетального и среднего слоев, ибо зачастую именно здесь проявляется связь и взаимообусловленность их с вторичными археспорными клетками, образующими микроспоры.

Эмбриология яблони сравнительно хорошо исследована. Однако вопрос мужской стерильности ее еще не полностью выяснен, и у исследователей на это явление существует несколько точек зрения.

Особый интерес представляют работы, показывающие обусловленность мужской стерильности рядом нарушений при микроспорогенезе [10, 13, 21] под влиянием временного охлаждения [16, 18, 19, 20] и повышения температуры [21].

Исследования ряда ученых показывают, что нарушения в мейозе, с одной стороны, связаны с гибридной природой растений, с другой,—климатическими условиями.

Имеются интересные работы, объясняющие ряд отклонений в микроспорогенезе нарушениями нормальных процессов в развитии тапетального слоя [4, 5, 7, 10, 13].

Наши работы проводились в 1961—70 гг. на сортах яблони Пепин лондонский, Пармен зимний золотой, Ренет Симиренко на кафедре генетики и цитологии биологического факультета Ереванского госуниверситета. Материал был собран с базы НИИВВИП АрмССР (через каждые 10—15 дней) с августа до мая. В исследованиях учитывалась динамика

развития пыльников, для чего были зафиксированы репродуктивные органы на различных фазах их развития.

Фиксация проводилась в растворе хром-ацето-формоля по Навашину, обработка материала—по общепринятой цитологической методике, окраска препаратов—железным гематоксилином по Гейденгайну и реактивом Фельген—Шиффа с подкраской плазменных элементов лихт—грюном.

Нами исследовались дифференциация первичных археспориальных клеток, формирование клеток различных слоев пыльников, образование и развитие вторичных археспориальных клеток, спорогенез, а также взаимосвязь тапетального слоя со вторичным археспориальным слоем.

Все стадии деления первичных археспориальных клеток особенно хорошо наблюдались у пыльников Ренета Симиренко (28/III—68 г.). В дальнейшем было отмечено образование клеток среднего и тапетального слоев из париетального слоя.

Клетки эпидермиса по мере увеличения пыльника удлинялись и уплощались, и ко времени созревания его, в период разрушения клеток тапетального слоя, под эпидермисом можно было увидеть лишь остатки клеток среднего слоя.

Средний слой, состоящий из многочисленных, довольно крупных клеток, формировался у яблони митотическим делением париетальных клеток. Этот слой в пыльниках яблони в основном сохраняется и во время прохождения стадий мейоза в материнских клетках микроспор и даже в некоторых случаях образования мужских гаметофитов. Клетки среднего слоя содержали густую цитоплазму и обычно своей относительной стабильностью отличались от клеток тапетума.

Клетки тапетума на ранних стадиях развития одноядерные, редко двухъядерные, как в пыльниках Ренета Симиренко (28/III—63 г.), так и у остальных.

Нашими исследованиями установлено, что у яблони деление ядер клеток тапетума протекало двумя путями: нормально протекающим митозом и задержанным типом деления. Клетки тапетума вначале почти ничем не отличались от остальных клеток среднего слоя. Затем они постепенно, активно размножаясь, укрупнялись вследствие отсутствия цитокинеза становились многоядерными (рис. 1).

Клетки тапетума внутренней стороны гнезда пыльника были заметно вытянуты в радиальном направлении и значительно крупнее клеток наружной стороны. Секреторный тип тапетума у яблони при созревании играл важную роль в питании формирующейся и развивающейся пыльцы. По мере роста и развития пыльцы этот слой постепенно подвергался изменению, разрушался и растворялся. Так, при исследовании пыльников Ренета Симиренко (28/III—63 г.) и Пепина лондонского (7/IV—64 г., 27/IV—66 г.) тапетальный слой был хорошо развит, между тем как в некоторых случаях у того же сорта (26/IV—64 г.) и у Пармеса зимнего золотого (20/IV—66 г.) наблюдалось полное разрушение указанных клеток. Здесь наблюдались различные стадии мейоза и образования днад-



Рис. 1. Часть гнезда пыльника яблони Ренета Симиренко. Во вторичных археспориальных клетках началась стадия мейоза. Тапетальные клетки многоядерные

в которых определенную роль играли вещества клеток разрушенного тапетума (рис. 2).

Таким образом, оказалось, что тапетальный слой в пыльниках яблони представляет собой активно развивающиеся лабильные клетки, находящиеся в различных состояниях в разное время развития. В отдельных случаях этот слой активно развивается и притесняет спорогенную ткань, занимая сравнительно большое место в гнезде пыльника. В пыльниках Ренета Симиренко (9/IV—64 г., 16/IV—64 г.) часто тапетальный слой при наличии неразвитой спорогенной ткани хорошо развит. В других случаях он долгое время оставался без изменения. Даже деления ядер в них не обнаруживалось. Так, в пыльниках Ренета Симиренко (9/IV—64 г.) наряду с хорошо развитым тапетальным слоем замечены пыльники с неизменными тапетальными клетками. В третьем случае отмечалось активное деление ядер, и в клетках тапетума появлялись многочисленные ядра с крупными ядрышками. Такое деление наблюдалось у Пармена зимнего золотого, и особенно примечательно, что часто в таких случаях клетки спорогенной ткани не претерпевали никаких изме-



Рис. 2. Часть гнезда пыльника яблони Пармена зимнего золотого, где вторичные археспоральные клетки образовали диады, а клетки тапетума имеют крупные ядра и многочисленные вакуоли.

нений. Установлено также, что при разных сроках фиксации (9/IV, 16/IV, 27/IV—64 г.), когда в отдельных пыльниках Ренета Симиренко уже появлялись тетрады микроспор, тапетум имел крупные клетки с многочисленными ядрами и происходило постепенное разрушение этих клеток. То же самое было отмечено и у Пепина лондонского и Пармена зимнего золотого (16/IV—64 г.). Одновременно замечена и сильная вакуолизация клеток тапетального слоя, вначале мелких и многочисленных (рис. 2), а впоследствии крупной вакуоли (рис. 3), занимающей большую часть тапетальной клетки. Такое явление отмечено в пыльниках Пармена зимнего золотого (20/IV—64 г.), у которого тапетальный слой в одних пыльниках развит сильно, в других—слабо.

Все эти данные показали, что в пыльниках яблони тапетальный слой тесно связан с развитием спорогенной ткани. В биологической литературе можно встретить интересные высказывания по данному вопросу. Так, Чувашина и Горшкова [14] считают, что у яблоне-грушевых гибридов одной из важнейших причин образования нежизнеспособной пыльцы является отсутствие взаимодействия между клетками тапетума и развивающимися пыльцевыми зернами.

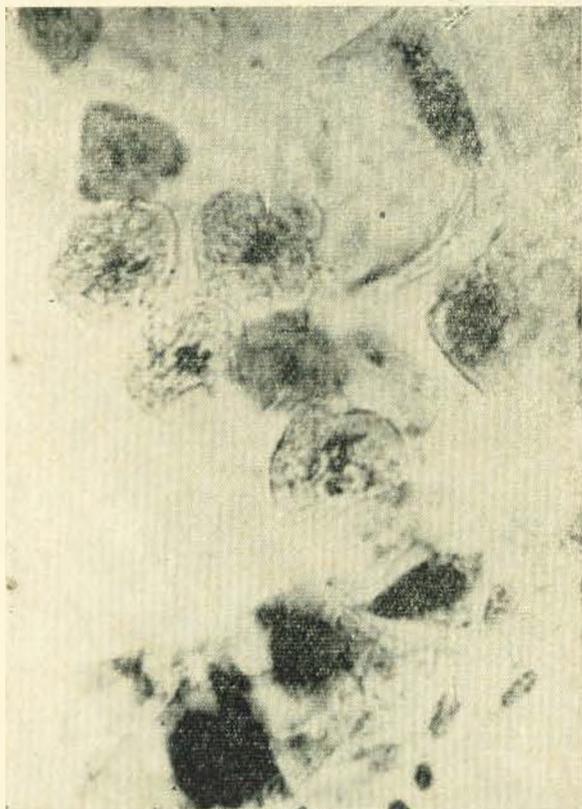


Рис. 3. Часть гнезда пыльника яблони Пармена зимнего золотого. Метафаза I деления мейоза, тапетальные клетки с крупными вакуолями.

Руденко [11] отмечает, что часто после образования микроспор у айвово-яблоневых гибридов клетки тапетума в пыльниках хорошо сохраняются. Он считает, что причиной формирования стерильной пыльцы является разнородность хромосом родителей, вследствие которой происходит неправильное распределение генетического материала между вновь образовавшимися клетками. Что касается сохранения клеток тапетума, то это, по мнению автора, является следствием нарушения жизнедеятельности материнских клеток пыльцы.

Котоман [4, 6] отмечала, что наряду с нормальным развитием происходило сморщивание клеток спорогенной ткани, и часто в таких гнездах лишь некоторые клетки участвовали в редукционном делении вследствие раннего прекращения развития спорогенной ткани. Тапетум же, наоборот, усиленно разрастался и сохранялся даже на поздних стадиях развития пыльников. Автор считает, что чрезмерное развитие клеток тапетума вызывало стерильность и полное разрушение спорогенной ткани.

Матвеев и Цареня [8] показали, что большинство тетрад дегенерирует и лишь небольшое число их нормально завершает свое развитие. Тапетальные же клетки активно разрастались и увеличивались. Они счи-

тали, что здесь мужская стерильность обусловлена цитоплазмой и не связана с хромосомными нарушениями. Процессы же, приводящие к дегенерации пыльцы у стерильных форм, начинались, видимо, значительно раньше образования тетрад.

В наших исследованиях во время развития спорогенной и тапетальной тканей отмечена асинхронность, т. е. в различных гнездах одного и того же пыльника происходили различные процессы. У одного и того же сорта в одном гнезде наблюдалось образование фертильной пыльцы и полнейшее разрушение тапетального слоя, в другом—спорогенная ткань была не развита и тапетальный слой занимал большее место в пыльнике, в третьем—были образованы фертильные и стерильные пыльцевые зерна, а тапетальных клеток уже не существовало, были видны только полуразрушенные участки, часто перемещенные в гнездо пыльника.

У яблони наблюдался симультантный тип деления. При спорогенезе путем мейотического деления из материнских клеток микроспор без видимых нарушений происходило образование диад и тетрад у Пепина лондонского (12/IV—64 г., 16/IV—64 г.) и Пармена зимнего золотого (20/IV—64 г.), что не было замечено у Ренета Симиренко в то же время фиксации пыльников. Мейоз в одном и том же цветке или пыльниках часто протекал асинхронно. Асинхронность особенно ярко выражена в пыльниках цветков одного соцветия, где можно было одновременно наблюдать все фазы мейоза, от начала до полного его завершения (у Ренета Симиренко—9/IV—64 г., Пепина лондонского—13/IV, 27/IV—64 г.).

В исследованиях наше внимание было обращено на то обстоятельство, что уже в первых числах марта в пыльниках исследуемых сортов были сформированы все слои и хорошо развита спорогенная ткань. Казалось, что дальнейшие процессы также должны были протекать нормально. Однако исследования показали, что здесь произошли иные явления. Часто спорогенные клетки, кажущиеся морфологически нормальными, при мейозе начинали делиться аномально, появлялись отстающие хромосомы, вследствие чего образовывались стерильные пыльцевые зерна (рис. 4). Интересно, что такие стерильные пыльцевые зерна или формировались в одном гнезде с хорошо развитыми пыльцевыми зернами, или же у одного цветка в одних пыльниках процесс мейоза происходил нормально, а в других—с нарушениями. Нарушения отмечались у Ренета Симиренко (16/IV—64 г.), вследствие чего (27—29/V—64 г.) в пыльцевых гнездах наряду с многочисленными фертильными пыльцевыми зернами (рис. 5) были обнаружены и стерильные.

Мелкие стерильные пыльцевые зерна были обнаружены в пыльниках Пармена зимнего золотого (20/IV—65 г.) и у Пепина лондонского, что, видимо, также связано с нарушениями мейоза.

Это явление, которое у отдельных сортов приводит или к частичной, или полной стерильности пыльцы, в дальнейшем нарушает процесс микрогаметогенеза, оплодотворения и. д.

По данному вопросу в литературе встречается ряд интересных высказываний как в отношении различных сортов яблонь, так и других



Рис. 4. Часть гнезда пыльника яблони Ренета Симиренко со стерильными пыльцевыми зёрнами. Видны остатки разрушенных клеток тапетального слоя.

представителей семейства Rosaceae. Так, Шумэкером [22] было выяснено, что пыльца Stayman Winesap дает ничтожный процент завязывания плодов. Оказалось, что у них при редукционном делении имели место нарушения, приводящие к полиспории. На стадии диад число хромосом было больше 28.

Работы Кобеля показали, что у сорта Berner Rosenapfel мейоз протекает нормально. У остальных же четырех сортов автор обнаружил больше хромосом, количество которых колебалось от соматического числа, доходя до 42 (Warners King), и почти приближалось к триплоидному. Кобель считал [3], что сорта с числом хромосом большим, чем диплоидное, имеют несовершенную пыльцу.

У Канадского ренета Рыбин [10] установил отсутствие правильной конъюгации хромосом в диакинезе, неодинаковое распределение хромосом по дочерним ядрам, явления полиспории, появление крайне неоднородных по величине и форме пыльцевых зерен.

Чем же это объяснить? Оказалось, что, помимо гибридности, на данный процесс влияет как повышение, так и понижение температур. Выяс-

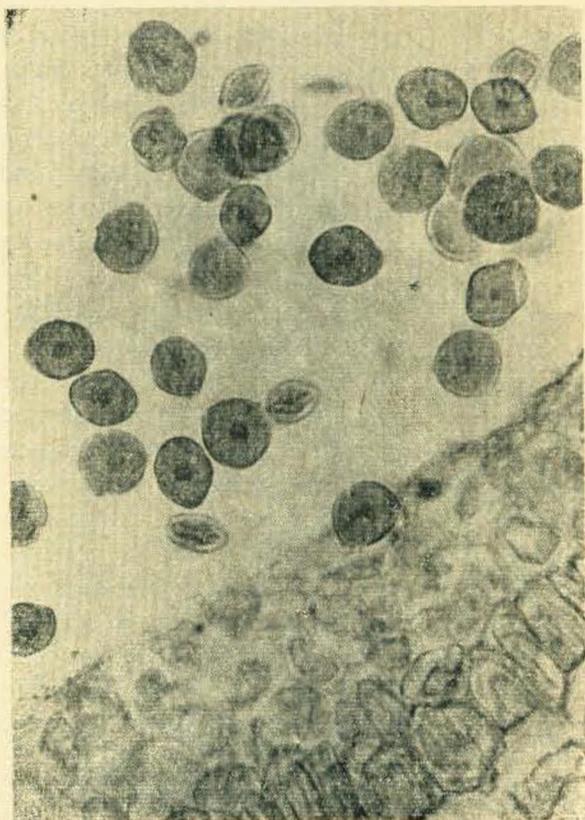


Рис. 5. Часть гнезда пыльника яблони Ренета Симиренко с хорошо развитыми фиброзным и средним слоями. Среди фертильных пыльцевых зерен встречаются и стерильные.

нилось, что повышенная температура настолько меняет ход мейоза, что нарушения отдельных фаз деления получаются несколько выше нормы. Хромосомы часто неравномерно распределяются по дочерним клеткам, в результате чего наблюдаются картины, напоминающие редукционное деление у гибридов, имеющих как бивалентные, так и унивалентные хромосомы [21]. Было показано также, что понижение температуры ведет к неправильному распределению хромосом при мейотических делениях, вследствие чего образуется морфологически крайне неоднородная пыльца [16, 18—20].

Исследования Харитоновой [12, 13] показали, что пыльца бесплодных гибридов полностью дефективна. Стерильными автор считала те пыльцевые зерна, в которых произошла дегенерация ядер после образования тетрад.

Орлова [9] у сорта Абазинская красная отметила единичные случаи образования тетрад, состоящих из 6, 7 и даже 8 клеток, отличающихся величиной и размерами ядер. Встречались также и пыльники со сморщенной, нежизнеспособной пыльцой. Оказалось, что сморщивание пыль-

цевых зерен в таких пыльниках начиналось еще в стадии тетрад.

В исследованиях Чувашиной и Мельникова [15] у отдаленных гибридов *Malus vulgaris* Mill (var. *sibirica* Maxim × *Pyrus communis* L.), начиная с момента образования тетрад у стерильных форм наблюдались значительные отклонения от нормального развития пыльцы, выражающиеся в выпадении при мейозе одного деления и отставании хромосом. Вследствие этого наблюдалось образование как ненормально больших, так и маленьких ядер—микронуклеусов. Материнские клетки пыльцы, очень часто развиваясь аномально, вместо тетрад образовывали пентады, гексады и т. д.

Исследования Гревцовой [1, 2] показали, что у Ренета бергамотного, Пепина шафранного и Уссурийской груши при микроспорогенезе имело место отставание хромосом в мета- или анафазе первого и второго делений и образование в тетрадах пыльцы с 1—2 микронуклеусами.

Крылова [7] при исследованиях сортов Мельба, Кальвиль красный и Мекинтош показала, что наряду с нормально развитыми пыльцевыми зернами в пыльниках формируются неоднородно развитые пыльцевые зерна.

Интересно отметить то обстоятельство, что в наших исследованиях у отдельных сортов яблони нарушения установлены на более ранних этапах развития спорогоний ткани. Так, у Ренета Симиренко и у Пепина лондонского (9/IV—10/IV—64 г.) наряду с нормально развитыми пыльниками отмечены также и пыльники, имеющие полуразрушенные спорогонные клетки.

В отдельных пыльниках спорогонная ткань долгое время оставалась в неизменном состоянии, в них не происходило деления даже на самых поздних стадиях. Так, у Ренета Симиренко (9/IV—16/IV—64 г.), Пармена зимнего золотого и Пепина лондонского (16/IV—64 г.) в некоторых случаях наблюдалась почти неразвитая спорогонная ткань.

Нарушения в развитии отмечены также при образовании дна и тетрад. Часто кажется, что мейоз протекает нормально, однако образующиеся микроспоры, не доходя до полного созревания, разрушались. Так, у Пепина лондонского хотя и наблюдалось образование тетрад, но одновременно в некоторой части пыльников шло их разрушение, вследствие чего встречалось сравнительно большее число пыльников со стерильными пыльцевыми зернами.

Микроспоры в пыльниках яблони недолго оставались одноядерными. Как только вокруг микроспор исчезала оболочка материнской клетки, начинала дифференцироваться собственная оболочка, они превращались в пыльцевые зерна, в которых появлялась крупная вакуоль. Ядро, сначала расположенное в центре, увеличиваясь, оттеснялось постепенно увеличивающейся вакуолью (рис. 6) и из состояния покоя переходило к профазе. Первое деление ядра микроспор приводило к образованию ядер неодинаковой величины и функции. Отмечено, что у яблони генеративная клетка вначале плотно прилегала к оболочке пыльцевого зерна, за-



Рис. 6. Часть гнезда пыльника яблони Пепина лондонского с одноядерными пыльцевыми зёрнами.

тем, принимая различные формы, по мере развития постепенно перемещалась к центру.

В отдельных случаях у Ренета Смиренко (16/IV—65 г.) наблюдались мужские гаметофиты, в которых генеративная клетка довольно крупная, с хорошей реакцией Фельген-Шиффа, а тапетум находился как бы в шертном, почти неизменном состоянии. У Пармена зимнего золотого (20/IV—65 г.) генеративная клетка также крупная, а тапетальный слой в это время находился на стадии активной вакуолизации. Однако этого нельзя сказать о мужских гаметофитах Пепина лондонского (27/IV, 29/IV—65 г.). По всей вероятности, такая разница в величине генеративной клетки связана с разной стадией развития. У Пармена золотого зимнего (20/IV—65 г.) рядом с хорошо развитыми мужскими гаметофитами обнаружались и разрушающиеся.

Непосредственно под эпидермисом пыльников яблони образовывался фиброзный слой, или эндотеций, клетки которого достигали максимального развития в то время, когда пыльцевые зёрна были готовы к высеванию. Слой эндотеция особенно хорошо был развит у пыльников Ренета Смиренко (27/IV—64 г.).

Таким образом, при исследовании развития пыльников различных сортов яблони нами было установлено следующее.

Не только пыльники одного соцветия, но и одной тычинки развиваются по-разному: а) в одних гнездах наблюдаются нормальные процессы мейоза и дальнейшее образование пыльцевых зерен; б) в то же время в других пыльцевых гнездах вследствие нарушения мейоза образовывались стерильные пыльцевые зерна.

Нарушения нормального процесса, приводящие к мужской стерильности, происходили на различных этапах развития пыльника и в разнообразной форме: а) когда спорогенная ткань бывала инертной и не переходила в стадию мейотического деления; б) клетки спорогенной ткани постепенно разрушались; в) наблюдались нарушения в первом делении мейоза, при этом были замечены отстающие хромосомы; г) отмечалась постепенная деформация и разрушение образовавшихся диад и тетрад; д) нарушался нормальный ход процесса гаметогенеза, вследствие чего часть мужских гаметофитов разрушалась; е) появлялись многочисленные стерильные пыльцевые зерна.

Особенно разнообразно протекало развитие клеток тапетального слоя, чем часто обуславливалось также и развитие спорогенных клеток и микроспор: а) тапетум и спорогенная ткань долгое время оставались в неактивном состоянии; б) тапетальные клетки активно размножались и занимали значительное место в пыльнике, спорогенная ткань разрушалась; в) клетки спорогенной и тапетальной тканей активно переходили к делению; г) тапетальные клетки становились многоядерными, а спорогенные находились в процессе мейоза, образуя диады и тетрады; д) тапетальные клетки были полностью или частично разрушены и образовались фертильные пыльцевые зерна.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии

Поступило 13.VII 1970 г.

Կ. Պ. ՉՈՒԱՅԱՆ, Գ. Ե. ՍԱՄՎԵԼՅԱՆ, Զ. Դ. ՀԱՎՈՐՅԱՆ

**ԽՆՁՈՐԵՆՈՒ (MALUS DOMESTICA) ՄԻ ՇԱՐՔ ՍՈՐՏԵՐԻ ՓՈՇԵՊԱՐԿՆԵՐԻ
ԶԱՐԳԱՅՄԱՆ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ**

Ա մ փ ո փ ո ս մ

Խնձորենու Ռենետ Սիմիրենկո, Պեպին լոնդոնսկի, Պարմեն դիմի գոլոտոյ սորտերի վրա 1961—1970 թթ. ընթացքում կատարվել են մի շարք բջջա-սաղմնաբանական հետազոտությունների՝ կապված փոշեպարկերի տարրեր հյուսվածքների դարգացման օրինաչափությունների և միկրոսպորների ձևավորման հետ: Հետազոտվող նյութը հավաքվել է Հայկ. ՍՍՀ խաղողագործության, գինեգործության և պտղաբուծության ինստիտուտի Փարսաբարի բաղաչից: Բջջա-սաղմնաբանական հետազոտությունները կատարվել են Երևվանի պետական համալսարանի կենսաբանական ֆակուլտետի գենետիկայի և բջջաբանության ամբիոնում:

Ստացված տվյալների քննարկումից կարելի է հանգել հետևյալ եզրակացություններին.

Փետրվար ամսվա ընթացքում առաջնային արխեսպորիումի բջիջները ակտիվորեն գործելով՝ առաջացնում են փոշեպարկերի արտաքին շերտերը և երկրորդային արխեսպորիումի հյուսվածքը: Մարտի սկզբներին արգեն, ուսումնասիրվող բույր սորտերի մոտ էլ տեղի է ունենում սպորների մայրական բջիջների մեկոտիկ բաժանում:

Միկրոսպորոգմնեղի ժամանակ նկատվել են մեկոտի որոշ փուլերի խախտումներ, որոնք բացասաբար են ազդել ձևավորվող միկրոսպորների առանձնահատկությունների վրա, առաջացնելով արական ստերիլություն հրևայթ:

Սպորոգեննեղի փուլերի նորմալ ընթացքի հետ մեկտեղ ներքին ֆիզիոլոգիական պրոցեսների խախտման հետևանքով ձևավորվել է ստերիլ փոշեհատիկների մեծ քանակություն:

Սպորոգեննեղի ընթացքը ոչ միայն միևնույն ծաղկի սոռքների, այլև նույն առջքի տարբեր փոշեբների սահմաններում ընթանում է ասինխրոն, որի հետևանքով միևնույն փոշեպարկի մեջ կարելի է տեսնել մեկոտի տարբեր փուլերում գտնվող բջիջներ:

Գոյություն ունի որոշակի կապ սպորոգեն և տապետալ հյուսվածքների միջև: Նկատված են դեպքեր, երբ տապետալ շերտի ակտիվ զարգացման հետ մեկտեղ տեղի է ունեցել սպորոգեն հյուսվածքի բջիջների քայքայման ու տարալուծման պրոցես:

Փոշեպարկերի բույր հյուսվածքների մեջ ամենակատիվը և լարիլը հանդիսանում են տապետումի շերտի բջիջները: Զարգացման վաղ շրջանում նրանք լինում են միատարր, մեկ կամ երկու կորիզանի, և շեն տարբերվում մյուս բջիջներից: Աստիճանաբար այդ բջիջներում առաջանում են բազմաթիվ մանր վակուոլներ, որոնք ավելի ուշ շրջանում միանալով՝ առաջացնում են մեկ մեծ վակուոլ: Միկրոսպորների ակտիվ ձևավորման պրոցեսի հետ մեկտեղ տեղի է ունենում տապետալ շերտի բջիջների քայքայում: Փոշեհատիկների հասունացման ժամանակ տապետումի շերտը հիմնականում լինում է քայքայված և փոշեբներում հրքեմն երկար ժամանակ հանդիպում են քայքայված բջիջների մնացորդներ: Միջին շերտը կազմված է զարգացած խոշոր բջիջների մեծ քանակից: Մեծ քանակությունից, որի շերտերի մի մասը պահպանվում է անզամ այն ժամանակ, երբ փոշեպարկերի բնիքը բացվում են և հասունացած փոշեհատիկները հնարավորություն են ստանում դուրս թափվելու:

Էնդոտեցիումի շերտը լրիվ ձևավորման և ֆունկցիոնալ ակտիվության է հասնում այն ժամանակ, երբ փոշեհատիկները հասուն են և տարածվելու համար պատրաստ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гревцова И. А. Научные доклады высшей школы (биолог. науки), 2, 1962.
2. Гревцова И. А. Реф. докл. всесоюз. межвуз. конф. по морф. раст. Моск. госунт, 1968.
3. Кобель Ф. Плодоводство на физиологической основе. Сельхозгиз, изд-во 11, 1957.
4. Котоман Е. М. Сб. Биол. оплодотворения и гетерозис у культурных растений, вып. 4. Кишинев, «Картя Молдовоняскэ», 1966.
5. Котоман Е. М. Сб. Материалы IV конф. молодых ученых Молдавии, 1964. (секция садоводство, виноградарство и виноделне). Кишинев, 1966.

6. *Котоман Е. М.* Реф. докл. всесоюз. межвуз. конф. по морф. раст. Изд-во Моск. госунта, 1968.
7. *Крылова В. В.* Реф. докл. всесоюз. межвуз. конф. по морф. раст. Изд-во Моск. госунта, 1968.
8. *Матвеев В. А. и Цареня М. П.* Известия АН БССР (биол. науки), 3, 1968.
9. *Орлова И. Н.* Ботанический журнал, т. 48, 1, 1963.
10. *Рыбин В. А.* Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XVII, вып. 3, 1927.
11. *Руденко И. С.* Цитология и генетика, т. 2, 4, 1968.
12. *Харитоновна Е. Н.* Доклады ВАСХНИЛ, вып. 8, 1951.
13. *Харитоновна Е. Н.* Ужгород: Госуд. ун-в., научные записки, т. XXIII (ботаника), 1957.
14. *Чувашина Н. П. и Горшкова Т. А.* Труды ЦГЛ им. И. В. Мичурина, т. 8, 1962.
15. *Чувашина Н. П. и Мельников В. К.* Физиология растений, т. 11, вып. 2, 1964.
16. *Blakeslee and Belling S.* Science, 60, 1544, 1924.
17. *Bordeianu T., Coctu V., Bumbac E.* Cercet. genet. Lucr. simpoz. nat. genet, Bucarest, 1964.
18. *Borgenstam E.* Arkiv för Bot. Bd. 17, 15, 1922.
19. *Michaells P.* Planta, Bd. 1, Heft. 5, pp. 553—583.
20. *Sakamura T.* Journ. of the Col. of. Sc. imp. Univ. Tokyo, 39, Art. 11, 1920.
21. *Sakamura T. and Stow S.* Japanese Journal of Botany. Trans. and Abstr., 3, 2, 1926.
22. *Shoemaker S.* Botanical gazette, 81, 2, 1926.