

Д. П. ЧОЛАХЯН, А. Х. ДАНИЕЛЯН, Г. Е. САМВЕЛЯН

НЕКОТОРЫЕ ЦИТО-ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ПРОЦЕССЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ CERASUS VULGARIS MILL В УСЛОВИЯХ АрмССР

Прослежены некоторые моменты в процессе оплодотворения. Отмечены случаи проникновения в зародышевый мешок 2-х пар спермиев, однако слияния с яйцеклеткой более одного спермия не наблюдалось. Отмечено, что процесс оплодотворения в отдельных случаях выпадает и, видимо, развитие происходит путем партеногенеза. Выявлены некоторые отклонения от нормального процесса оплодотворения, приводящие к бесплодности.

Цито-эмбриологическая картина процесса оплодотворения различных сортов *Cerasus vulgaris* М. в литературе плохо освещена. Даже в обстоятельной работе Кобеля [6] почти нет данных о процессе оплодотворения этого вида. В имеющихся работах о ходе процесса оплодотворения исследователи судят исходя в основном из конечных результатов—по количеству завязавшихся семян и качеству плодов.

Материал и методика. Наши исследования проводились в 1961—73 гг. в условиях нижнего пояса предгорной зоны Армянской ССР над сортами Сисианская, Анадоля-ская, Монтморанси и Мускатная вида *Cerasus vulgaris* М. Цветки фиксировались на различных стадиях развития на Паракарской базе НИИВВиП АрмССР. Цито-эмбриологическая часть работы проводилась на кафедре генетики и цитологии биологического факультета Ереванского государственного университета.

Фиксация проводилась в растворе Навашина. Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну, реактивом Фельген-Шиффа с подкраской плазменных элементов светлым зеленым. Срезы изготовлялись толщиной в 18—20 м.

Целью нашей работы было выяснить, когда и как происходит процесс оплодотворения у сортов *Cerasus vulgaris* Mill. Выяснено, что в комбинации *Cerasus vulgaris* Mill × *Cerasus besseyi* Bail [4] через сутки после опыления пыльцевые трубки находятся в верхней части столбика, а у *Cerasus besseyi* Bail [5] пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через сутки после нанесения пыльцы на рыльце. Известно также, что у вишни Латвийской низкой [8, 9] при естественном опылении оплодотворение происходило на вторые сутки. У отдаленных гибридов *Rubroideae* обычно через 48—72 часа после опыления наблюдалось образование зиготы [10].

Нами прослежены отдельные моменты перемещения мужских половых клеток после проникновения содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок и двойное оплодотворение у сортов *Cerasus vulgaris* Mill (табл. 1—4).

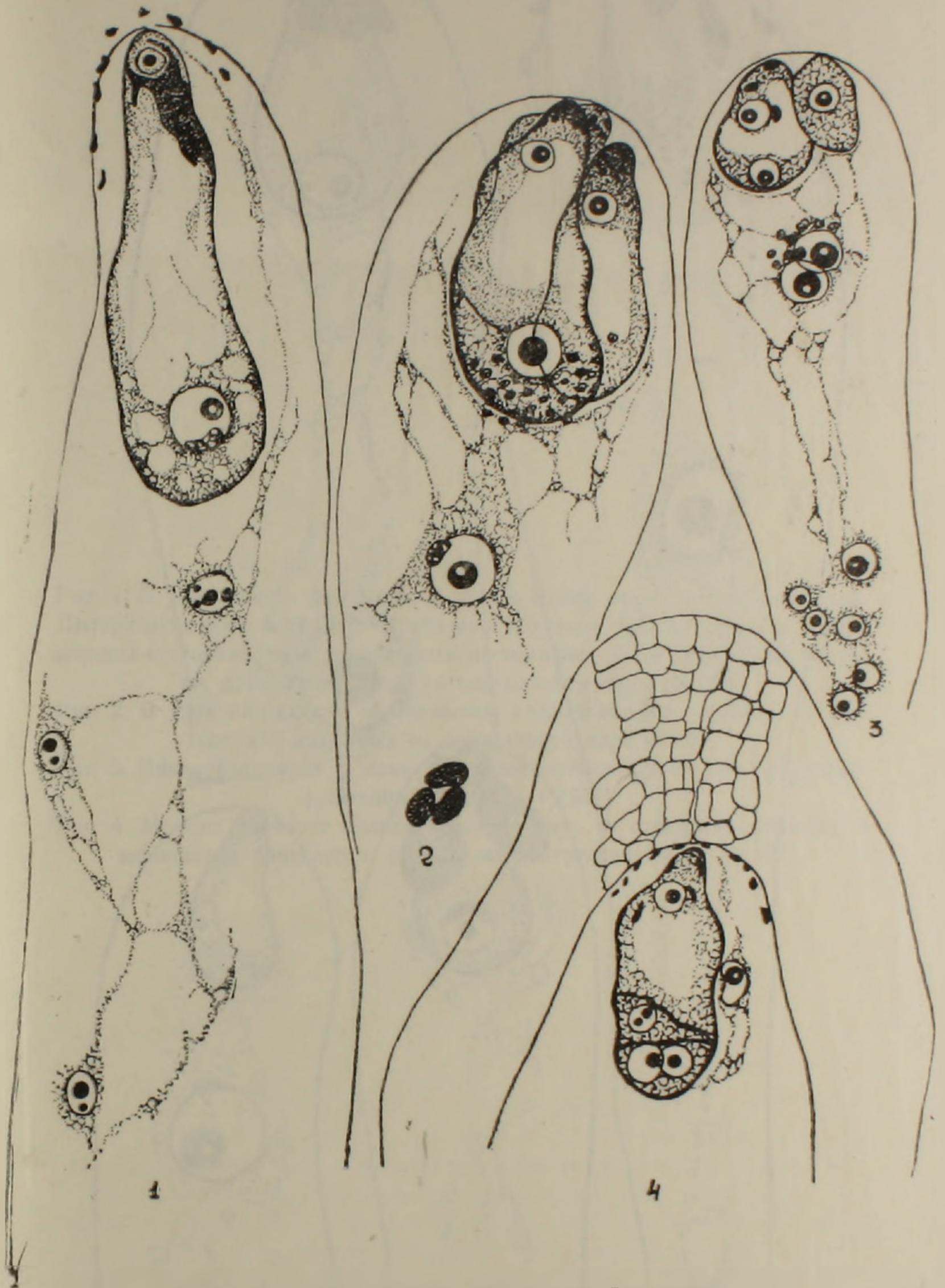


Таблица 1. Зародышевые мешки сорта Сисианская.

Рис. 1. Один из спермиев проник в ядро яйцеклетки. В зародышевом мешке образовались многоядрышковые мелкие ядра эндосперма (X240).

Рис. 2. В яйцевом аппарате нет морфологических изменений; один из спермиев находится на оболочке центрального ядра (X280).

Рис. 3. Три спермия расположены в базальной части яйцеклетки. В одном полярном ядре имеется дополнительное ядрышко. В халазальной части зародышевого мешка видны дополнительные ядра (X240).

Рис. 4. 4-х клеточный предзародыш, в верхней части которого находятся 2 пары спермиев (X240).

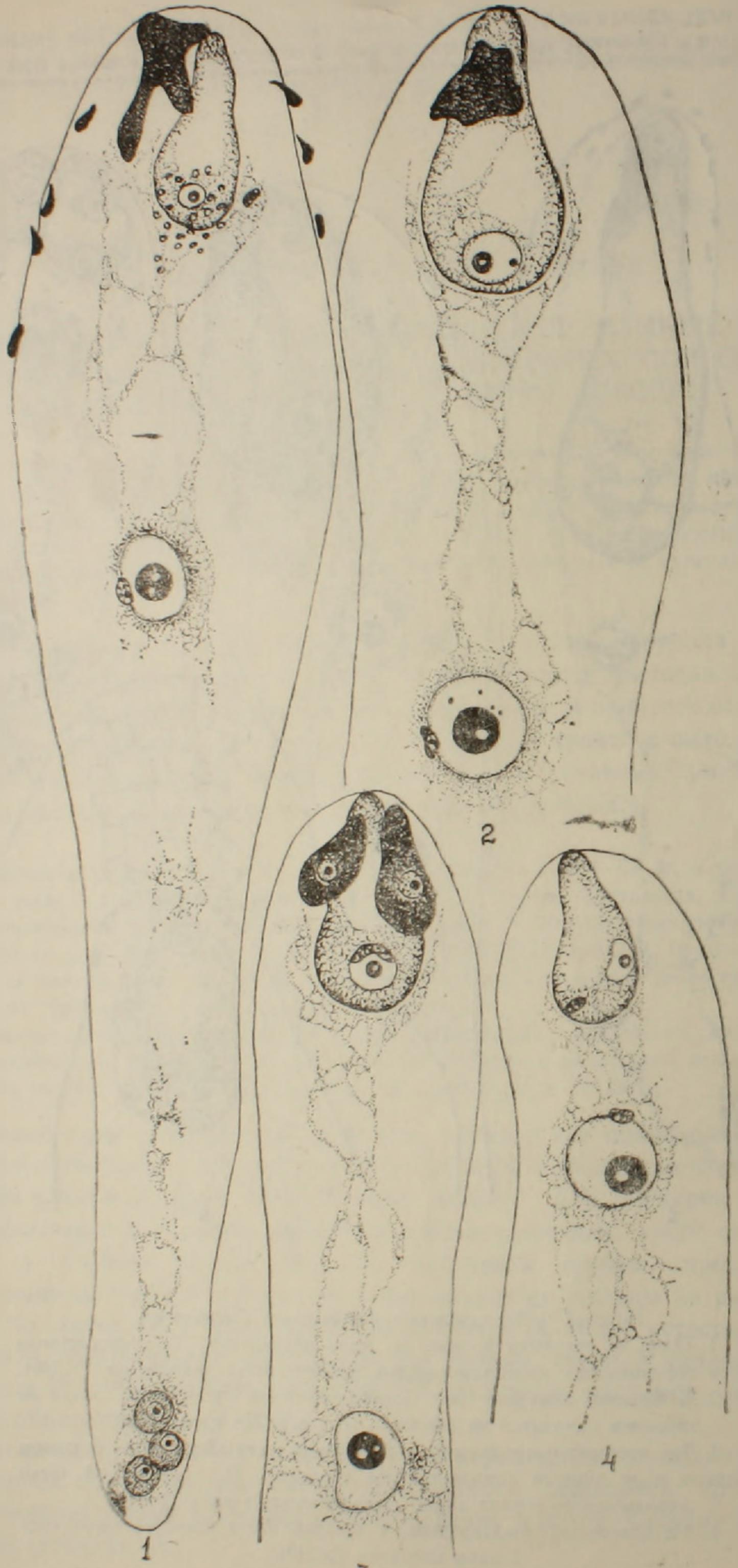


Таблица 2. Зародышевые мешки сорта Мускатная.

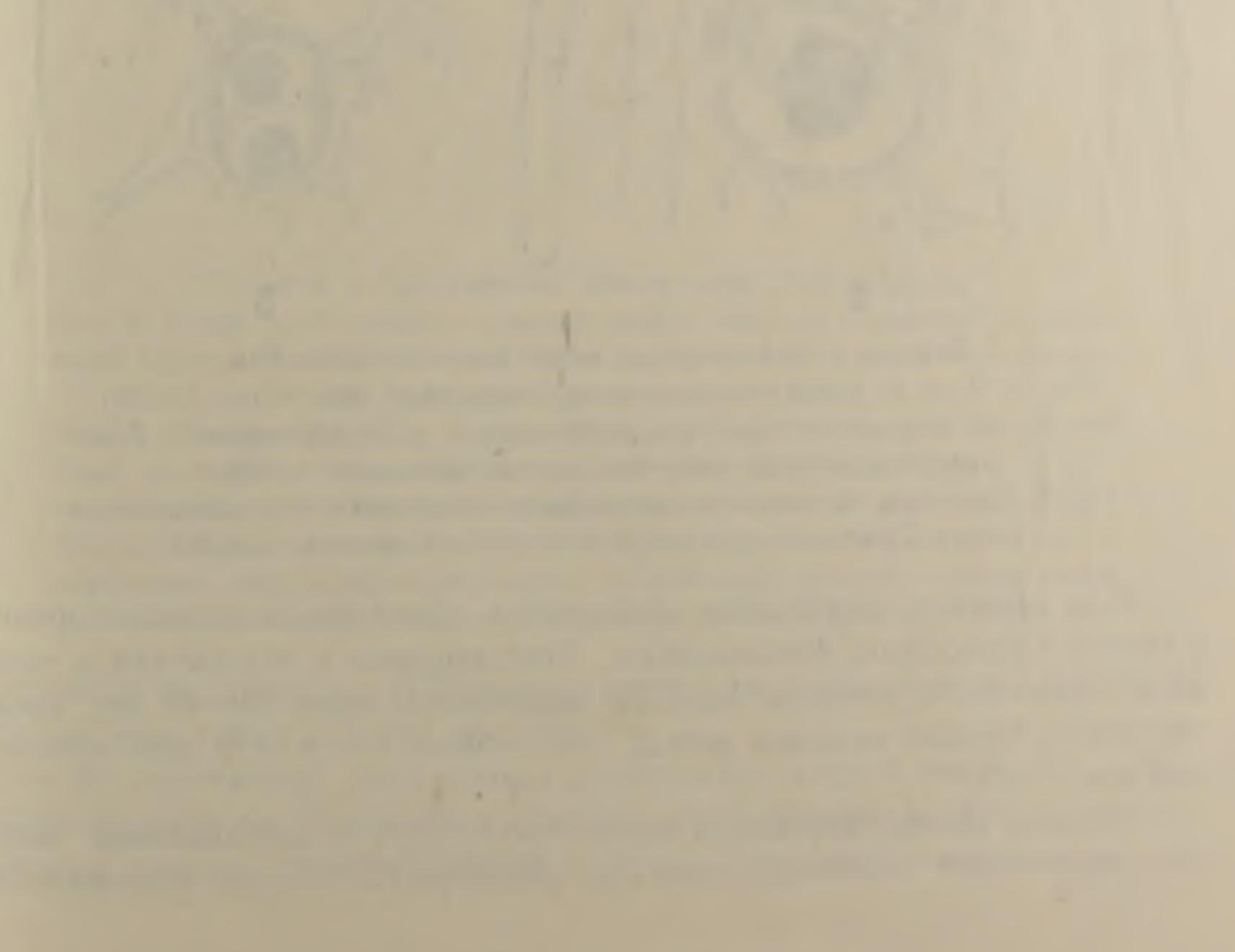


Рис. 1. В удлиненном зародышевом мешке видны все 3 группы элементов. Полуразрушенные антиподы. В яйцевом аппарате обе синергиды в разрушенном состоянии, один из спермиев расположен около крупной яйцеклетки, другой находится на центральном ядре ($\times 200$).

Рис. 2. В ядре яйцеклетки образовалось дополнительное ядрышко, второй спермий находится на центральном ядре ($\times 200$).

Рис. 3. Яйцевой аппарат в момент оплодотворения. Синергиды в полуразрушенном состоянии ($\times 200$).

Рис. 4. Момент двойного оплодотворения. Один из спермиев находится в цитоплазме яйцеклетки, другой—на центральном ядре ($\times 200$).



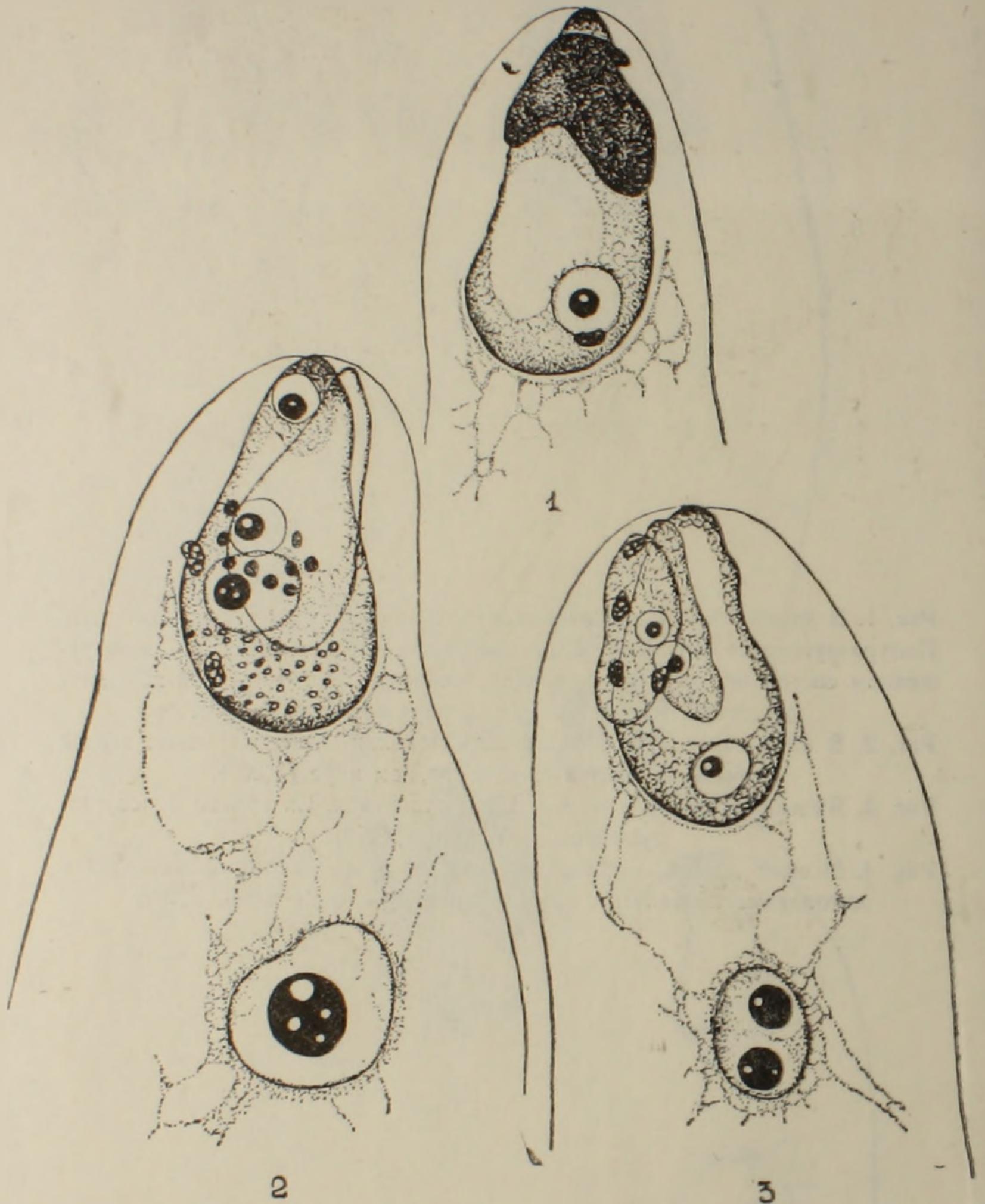


Таблица 3. Зародышевые мешки сорта Анадолевская.

- Рис. 1. Один из спермиев расположен около ядра яйцеклетки (X300).
 Рис. 2. Два спермия находятся в терминальной части яйцеклетки. Видно крупное неоплодотворенное центральное ядро (X300).
 Рис. 3. Две пары спермиев расположены в базальной части яйцевого аппарата. Полярные ядра находятся в общей оболочке (X300).

При наших исследованиях выяснилось, что процесс оплодотворения у сортов Сисианская, Анадолевская, Монтморанси и Мускатная в условиях Араратской равнины АрмССР отмечается через 36—48 час. после опыления. Особой разницы между различными сортами в этом отношении нет.

Обычно оплодотворение у вишни происходит в зародышевом мешке только одной семяпочки, хотя у некоторых гибридов подсемейства

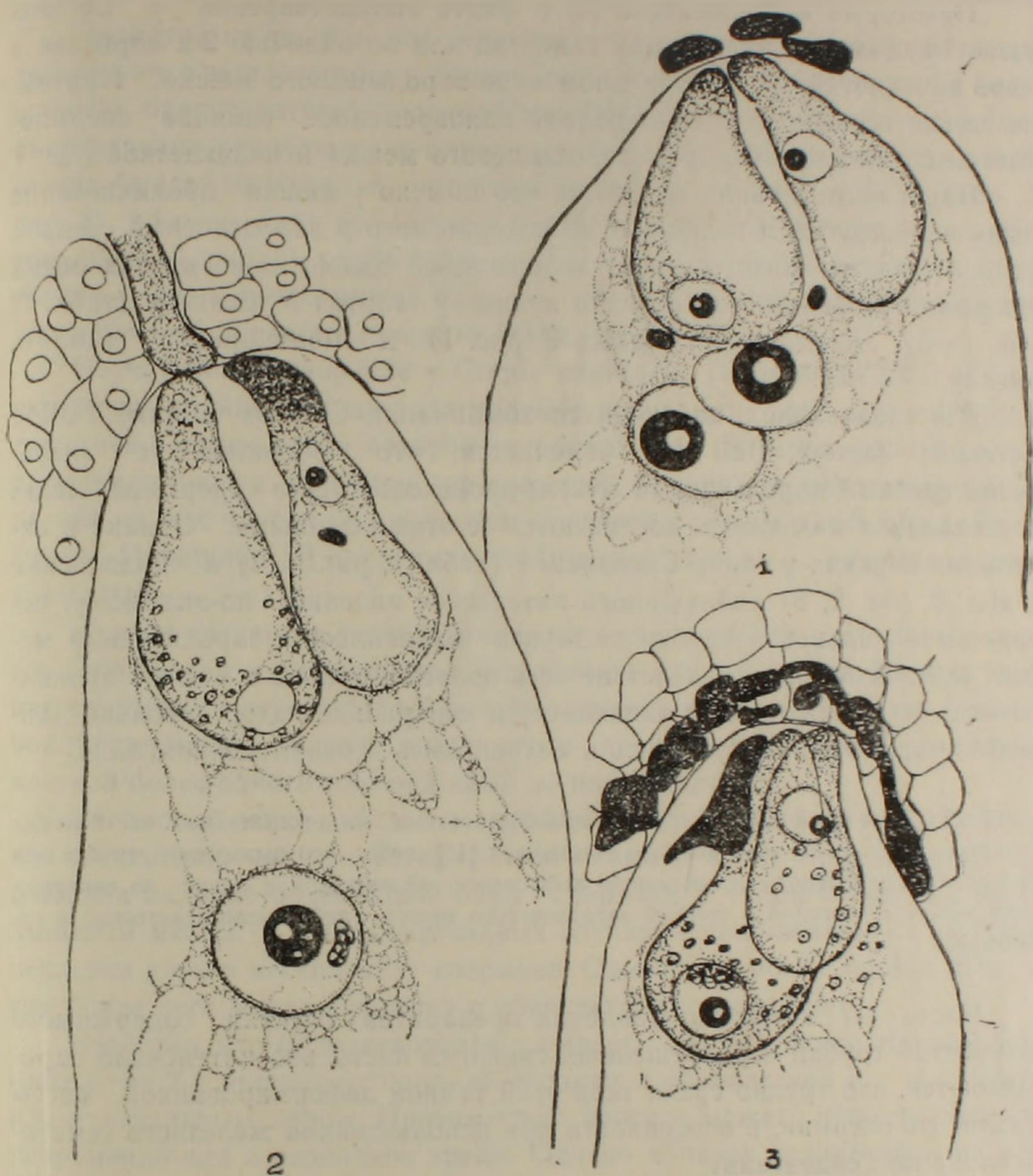


Таблица 4. Зародышевые мешки сорта Монтморанси.

Рис. 1. Спермии находятся в полости между яйцевым аппаратом и полярными ядрами. В микропиллярной части видны остатки разрушенных микроспор. Полярные ядра сливаются ($\times 300$).

Рис. 2. Пыльцевая трубка в микропиллярной части зародышевого мешка. Один из спермиев находится в верхней части синергиды, другой — в центральном ядре. В цитоплазме находятся многочисленные пластиды ($\times 300$).

Рис. 3. Полурастворенный спермий находится в ядре яйцеклетки. Темноокрашенные деформированные клетки расположены вокруг микропиллярной части семяпочки. Видна часть помутневшей синергиды ($\times 300$).

Rhynchoideae наблюдалось [10] оплодотворение в двух семяпочках и образование двух семян в одной косточке.

У исследованных нами сортов дегенерация второй семяпочки началась задолго до образования зрелого зародышевого мешка и оплодотворения женских половых клеток в другой полноценной семяпочке.

Некоторые исследователи [5] о факте оплодотворения у *Cegarus vesseyi* судили по дегенерации синергид или по наличию 2-х ядрышек в ядре яйцеклетки и центральном ядре зародышевого мешка. Притом, не всегда исследователи наблюдали одновременное слияние спермиоцитов со вторичным ядром зародышевого мешка и яйцеклеткой [8].

Наши исследования показали, что обычно у вишни проникновение пыльцевой трубки и изливание ее содержимого в зародышевый мешок сопровождается разрушением, деформацией одной или иногда обеих синергид. Особенно это наглядно видно у сортов Мускатная (табл. 2, рис. 1—3), Анадольская (табл. 3, рис. 1) и Монтморанси (табл. 4, рис. 3).

В исследованиях, касающихся комбинации *Cegarus vulgaris* Mill × *Cegarus besseyi* Bail [4], отмечается, что проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок происходит через синергиды. Наши исследования в основном согласуются с этими данными. Однако в отдельных случаях у сорта Сисианская (табл. 1, рис. 2, 3) и Анадольская (табл. 3, рис. 2, 3) наблюдалось интересное явление: по-видимому, содержимое пыльцевой трубки не всегда изливалось в зародышевый мешок через синергиды, вследствие чего последние даже в момент проникновения мужских гамет в яйцеклетку и центральное ядро довольно длительное время не разрушались и сохранялись в неизменном виде.

Такое явление описано и другими исследователями на декоративных и полевых культурах. Исходя из этих данных, Магешвари [11] пишет, что пыльцевая трубка может проникать в зародышевый мешок либо между яйцеклеткой и одной из синергид, либо между синергидой и стенкой зародышевого мешка, либо непосредственно в синергиду.

Часто во время изготовления препаратов остатки содержимого пыльцевой трубки и разрушенных синергид настолько интенсивно окрашиваются, что трудно среди всей этой темной деформированной массы различить спермии, в особенности при использовании железного гематоксилина по Гейденгайну.

Спермии у вишни—небольших размеров, удлинённой формы. Они не отличаются ни морфологически, ни цитохимической реакцией Фельген-Шиффа.

У вишни мужские половые клетки нами наблюдались в базальной части яйцевого аппарата (табл. 1, рис. 3, табл. 3, рис. 3). После проникновения в зародышевый мешок, возможно, они остаются некоторое время здесь, готовясь к перемещению и только после этого подходят к женским половым клеткам. В некоторых случаях спермии наблюдались в терминальной части яйцевого аппарата (табл. 2, рис. 1, табл. 3, рис. 2). Изредка они встречались также в полости между яйцевым аппаратом и полярными ядрами (табл. 2, рис. 1, табл. 4, рис. 1). Вблизи женских половых клеток или непосредственно в них спермии становятся более компактными, как бы округляются, принимая форму клубка или шапочки (табл. 1, рис. 1, 2, табл. 2, рис. 1, табл. 4, рис. 1).

Несмотря на то, что все имеющиеся литературные данные свидетельствуют о моноспермии у вишни (наблюдаемом в основном и у большинства представителей подсемейства *Rubnoideae*) в наших исследованиях изредка отмечаются и случаи диспермии, когда в зародышевом мешке бывает не одна, а две пары спермиев (табл. 1, рис. 3, табл. 3, рис. 3), которые либо все бывают вместе и расположены друг за другом (табл. 3, рис. 3), либо один из них, вероятно, более активный, уже слился с одним из полярных ядер, а остальные три еще находятся в верхней части яйцевого аппарата (табл. 1, рис. 3).

Изучая оплодотворение у *Ceris capillaris*, Герасимова [2] в исключительных случаях наблюдала явление диспермии, хотя слияния двух спермиев с яйцеклеткой автором не обнаружено. В зародышевый мешок проникало иногда до шести пар спермиев, причем в некоторых случаях два из них находились в тесном контакте с ядром яйцеклетки. Герасимова-Навашина [3] диспермию наблюдала также у тетраплоидного кок-сагыза.

Исходя из наших исследований, мы можем сказать, что хотя у сортов Сисианская и Анадольская встречались случаи проникновения двух пар спермиев в зародышевый мешок, однако это нельзя считать истинной диспермией в полном смысле этого явления, ибо слияния с яйцеклеткой более одного спермия нами не наблюдалось.

Сходное явление описано и в работе Поддубной-Арнольди [12]. Изучая оплодотворение у *Taghasim kok-saghys*, автор неоднократно наблюдала наличие более одной пары спермиев в одном и том же зародышевом мешке, а в исключительных случаях—приближение к ядру яйцеклетки двух и нескольких спермиев. Однако прямого слияния двух, а тем более нескольких спермиев с яйцеклеткой не отмечено.

Известно, что оплодотворение у вишни, как и у покрытосеменных, состоит из 2-х процессов: слияния спермия с яйцеклеткой и с полярным или центральным ядром. При этом этот процесс может происходить одновременно или в различное время. Однако яйцевое оплодотворение может происходить полноценно, а второе—с центральным ядром, по различным причинам выпадать.

В наших исследованиях только в одном случае у сорта Сисианская в момент оплодотворения в зародышевом мешке было отмечено наличие 2-х неслившихся полярных ядер, в одном из них образовалось дополнительное ядрышко (табл. 1, рис. 3). В другом случае у сорта Анадольская в то время как спермии находились уже в верхней части яйцевого аппарата, полярные ядра были в общей оболочке (табл. 3, рис. 3). Встречались также зародышевые мешки, в которых спермии уже находились в полости между яйцевым аппаратом и полярными ядрами, а последние, хотя и сблизились, но еще не слились.

Однако, как правило, в момент проникновения спермиев в зародышевом мешке уже бывает сформировано крупное диплоидное центральное ядро (табл. 1, рис. 2; табл. 2, рис. 1—4, табл. 3, рис. 1, табл. 4, рис. 1).

У разных сортов вишни в зародышевом мешке во многих исследованных нами случаях оплодотворение полярных ядер или центрального ядра происходило намного раньше. Спустя некоторое время, в яйцеклетке отмечалось присутствие другого спермия.

Однако в различные моменты оплодотворения бывает и ряд нарушений. В нашей предыдущей работе [15] были приведены данные, показывающие, что у вишни часто ядра эндосперма в своем развитии отставали от развития зиготы. Примечательно, что в таких зародышевых мешках обычно развитие зародыша на начальных стадиях прекращалось в 4, 8, 16-клеточном состоянии, а также при дифференциации частей зародыша. Возможно, что данное явление находится в тесной связи со всякими отклонениями, отмеченными в процессе как оплодотворения яйцеклетки, так и центрального ядра.

Нарушение оплодотворения отмечается и у яйцеклетки. Крупная яйцеклетка, которая у вишни по размерам особенно отличается морфологически от других элементов зародышевого мешка, при проникновении и изливании содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок физиологически как будто некоторое время более инертна по сравнению с центральным ядром. Часто, даже в момент оплодотворения центрального ядра, яйцеклетка бывает почти без заметных изменений. Так, у сорта Сисианская нами отмечалось присутствие одного из спермиев на оболочке центрального ядра, в то время, как в яйцеклетке не было еще никаких изменений (табл. 1, рис. 2). Или одно полярное ядро имело дополнительное ядрышко, однако, несмотря на наличие трех остальных спермиев в верхней части яйцевого аппарата, яйцеклетка находилась в неизменном состоянии (табл. 1, рис. 3). Подобные картины, имеющие место в зародышевом мешке во время оплодотворения, наводят на мысль, что, возможно, здесь вообще не произойдет оплодотворения. Хотя для такого серьезного вывода нет прямых доказательств, просмотр многочисленных препаратов, где в зародышевом мешке почему-либо зигота не формируется или предзародыш на ранних стадиях развития постепенно начинает дегенерировать даже при наличии многоядерного эндосперма, дает основание думать, что, возможно, в подобных случаях происходит какое-то другое явление, что процесс оплодотворения, может быть, здесь выпадает и развитие происходит путем партеногенеза, что и приводит к таким результатам.

Литературные данные относительно оплодотворения вишни и вишне-черешневых гибридов также свидетельствуют о некоторых аномалиях [13], при которых вследствие дегенерации элементов зародышевого мешка развивается либо зародыш, либо эндосперм. Это, по мнению исследователей, обусловлено тем, что в результате какого-либо отклонения в поведении одного из спермиев двойное оплодотворение не осуществляется.

В наших опытах у сорта Монтморанси также иногда наблюдалась инертность яйцеклетки, по сравнению с центральным ядром, в момент проникновения спермиев в зародышевый мешок.

В некоторых случаях наблюдалось оплодотворенное центральное

ядро с остатками спермия, а другой—неизмененный спермий, находился в верхней части синергиды (табл. 4, рис. 2). Бывало и так, что один из спермиев располагался на центральном ядре, а в яйцеклетке, как и в предыдущих случаях, не было никаких изменений (табл. 2, рис. 1), или иногда другой спермий находился лишь около яйцеклетки (табл. 4, рис. 1).

Как очень редкое явление, у сорта Мускатная встречались зародышевые мешки, где в ядре яйцеклетки уже находилось дополнительное ядрышко, образованное за счет проникшего спермия, а второе оплодотворение еще не произошло, крупный спермий был расположен на оболочке центрального ядра (табл. 2, рис. 2).

У вишни Латвийской низкой через четверо суток после опыления [7] был обнаружен разросшийся зародышевый мешок, но вторичное ядро оказалось неоплодотворенным. Авторами на шестые сутки наряду с двухклеточным зародышем отмечено оплодотворенное вторичное ядро зародышевого мешка.

Нами отмечалось также, что центральные ядра не всегда были активнее яйцеклеток. В отдельных зародышевых мешках сорта Сисианская образование многоядрышковых ядер эндосперма совпадало с моментом, когда крупный спермий лежал в ядре яйцеклетки (табл. 1, рис. 1). В других же зародышевых мешках при наличии четырехклеточного предзародыша были лишь мелкие ядра эндосперма (табл. 1, рис. 4). Часто это также оказывает отрицательное влияние на дальнейшее развитие и дифференциацию частей зародыша [15].

У вишни Краснопахарской наблюдалось интересное явление дробления центрального ядра без процесса оплодотворения [10].

В исследованных нами зародышевых мешках аналогичное явление не наблюдалось, хотя в отдельных случаях при эмбриогенезе во время нормального развития предзародыша и даже зародыша почему-то было сформировано только несколько ядер эндосперма. Это дает основание предполагать, что образование ядер эндосперма может произойти и без процесса оплодотворения.

Изредка отмечались также случаи, когда при наличии даже четырехклеточного зародыша у сорта Сисианская в верхней части зародышевого мешка находились две пары спермиев. Такая картина приводит к мысли, что, возможно, образование зародыша происходит путем апомиксиса в присутствии спермиев в зародышевом мешке, которые почему-либо не участвовали в процессе оплодотворения, а оказали лишь стимулирующее действие на развитие яйцевой клетки. При этом в зародышевом мешке имелись лишь единичные ядра эндосперма, по всей вероятности также сформированные без процесса оплодотворения (табл. 1, рис. 4). В этом аспекте литературные данные очень скудные. Так, при исследовании первого поколения гетерогенной формы степной вишни (*Prunus hamaecerasus* var. *pendula* Dipp foliis variegatis) было отмечено [1], что у гибридов есть определенная склонность к пар-

тенокарпии. Однако некоторые исследователи [14] считают, что партенокарпия вишне не свойственна.

В отдельных случаях в халазальной части зародышевых мешков к моменту оплодотворения отмечено присутствие дополнительных ядер (табл. 1, рис. 3), отличающихся от ядер клеток нуцеллуса. Они обособлены, расположены как бы отдельно, изредка даже как будто вне зародышевого мешка и, по-видимому происходят либо из клеток первичного археспория, либо из клеток нуцеллуса.

У различных сортов вишни зародышевые мешки к моменту оплодотворения имели крупные размеры, сильно отличающиеся от первоначальных. Это происходило вследствие разрушения многочисленных нуцеллярных клеток, окружающих зародышевый мешок, остатки которых всегда встречаются вокруг зародышевого мешка в виде деформированных тел. Помимо увеличения, зародышевые мешки заметно удлинялись, часто вытягиваясь до халазы. Такое явление было отмечено у *Cerasus vesseyi* после оплодотворения, когда зародышевый мешок, удлиняясь и поглощая соседние клетки нуцеллуса, доходил до халазы, принимая вид узкого канала, неравномерно расширенного на концах [5]. Сходное явление наблюдалось и у вишни Латвийской низкой [9] при опылении малым количеством пыльцы на 4-е и 6-е сутки после опыления. Здесь отмечалось сильное разрастание зародышевых мешков, в которых не произошло оплодотворения. Об этом интересном явлении писали также и другие исследователи [10], которые обратили внимание на то, что зародышевые мешки в неоплодотворенных завязях как правило разрастались. Сами завязи также сначала увеличивались, а затем опадали.

Таким образом, процесс оплодотворения различных сортов вида *Cerasus vulgaris* Mill в условиях нижнего пояса предгорной зоны Арм ССР имеет ряд особенностей.

При исследовании сортов вида *Cerasus vulgaris* Mill Сисианская, Анадольская, Монтморанси и Мускатная нами были прослежены некоторые моменты в процессе оплодотворения. Выявлены также некоторые отклонения от нормы, приводящие в отдельных случаях к женской стерильности и бессемянности.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии

Поступило 20.VII 1972 г.

Գ. Պ. ՉՈՒԱԽՅԱՆ, Ա. Խ. ԴԱՆՆԵԼՅԱՆ, Գ. Ե. ՍԱՄՎԵԼՅԱՆ

ԲՋՋԱՍԱՂԱՐՆԱԲԱՆԱԿԱՆ ՏՎՅԱԼՆԵՐ CERASUS VULGARIS MILL-ի
ՈՐՈՇ ՏԱՐԲԵՐ ՍՈՐՏԵՐԻ ԲԵՂԱՆԱՎՈՐՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍԻ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ
ՀՍՍՀ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հետազոտությունները կատարվել են շուրջ 12 տարի՝ բաղինու *Cerasus vulgaris* Mill տեսակի 4 սորտերի վրա: Պարզվել է, որ փոշոտման և բեղմնավորման պրոցեսի միջև ընկած է 36—48 ժամ: Սպերմիաները մանր են, երկարավուն և իզական սեռական բջիջների վրա ու նրանց մեջ ենթարկվում

են որոշ փոփոխությունների՝ ձեռք բերելով կլորավուն, կոմպակտ կառուցվածք:

Որպես տարածված երևույթ հատկանշական է սիներգիտներից մեկի կամ երկուսի քայքայման պրոցեսը՝ փոշեխողովակի պարունակության ներսանցման ժամանակ, իսկ որպես հազվադեպ երևույթ, նշենք, որ երբեմն արական գամետները և փոշեխողովակի պարունակությունը լինում է սաղմնային պարկում, սակայն սիներգիտները բավականին ժամանակ պահպանում են իրենց ամբողջականությունը:

Բալենու բեղմնավորման պրոցեսը մոնոսպերմիկ է, և նույնիսկ զույգ արական գամետների առկայության դեպքում ենթակա է մի շարք խախտումների (միշտ չէ, որ կրկնակի և նորմալ ձևով է ստեղծվում սաղմը և էնդոսպերմը): Այստեղից էլ բխում է բալենու իգական ստերիլության երևույթը:

Սաղմնային պարկի մեջ իրենց պարունակությունը երբեմն կարող են լքենել երկուսից ավելի փոշեխողովակներ: Սակայն, որպես կանոն, միայն մի զույգն է մասնակցում բեղմնավորման պրոցեսին: Սաղմնային պարկում հանդիպում են արական գամետներ, անգամ երկբջջանի նախասաղմի առկայության դեպքում:

Որպես օրինաչափ երևույթ, անգամ միաժամանակյա բեղմնավորման ընթացքում, ավելի ակտիվ ձևով, համարյա առանց հանգստի շրջանի, զարգանում է բեղմնավորված կենտրոնական կորիզը, իսկ ավելի դանդաղ՝ զիգոտը: Հաճախ տեղի է ունենում սաղմի արագ զարգացում, սակայն կենտրոնական կորիզը չի բեղմնավորվում և էնդոսպերմ չի ձևավորում: Երբեմն էլ զարգացած էնդոսպերմի առկայության դեպքում, բավական վաղ ընդհատվում է սաղմի զարգացման պրոցեսը, որը, սերմի մեջ մնում է շղիֆերենցված վիճակում: Հետաքրքիր է, որ այս ամենը ոչ միշտ է բացասաբար ազդում պտղագոյացման վրա: Պտուղները հաճախ ձևավորվում են նաև թերզարգացած սերմերի առկայությամբ: Ըստ երևույթին, էվոլյուցիայի ընթացքում բեղմնավորման պրոցեսի կարևորությունը այնքան էլ մեծ չէ կամ գուցե, ավելի կարևոր է պտուղների առաջացումը, իսկ սերմերի որակի հարցը տվյալ կուլտուրայի համար էական չէ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бекетовский Д. Н., Шелюто М. И. Бот. журнал АН СССР, 2, 30, 1945.
2. Герасимова Е. Н. Доклады АН СССР, 57, 3, 1947.
3. Герасимова Е. Н. Тр. ботан. ин-та АН СССР, серия 7, вып. 3, 1952.
4. Капинос Г. Е. Известия АН Азерб. ССР (отд. биол. с/х наук), 3, 1946.
5. Капинос Г. Е. Труды ботан. ин-та АН Азерб. ССР, 14, 1949.
6. Кобель Ф. Научные основы плодоводства, 1957.
7. Козлова Н. А. и Киеце В. Т. Известия АН Латв. ССР, 7, 1956.
8. Козлова Н. А., Таранова Е. А., Киеце В. Т. Известия АН Латв. ССР, 2, 1955.
9. Козлова Н. А., Бот. журн. АН СССР, 45, 1, 1960.
10. Константинова Л. Н. Сб. трудов аспирантов и молодых научных сотрудников ВИР, 1960.
11. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. 1954.
12. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964.
13. Спицын И. Н. Науч. докл. высш. школы (биол. науки), 4, 1966.
14. Филимонова Г. В. Науч. доклады высшей школы (биол. науки), 2, 1962.
15. Чолахян Д. П., Агаджанян Э. А., Самвелян Г. Е. Биологический журнал Армении, 25, 11, 1972.