

ROMANA CZAPIK

## APOMIKSJA W SYSTEMACH KLASYFIKACYJNYCH ROZMNAŻANIA *ANGIOSPERMAE*

Skomplikowane stosunki w cyklach rozmnażania roślin wpływają na brak ogólnie przyjętej definicji apomiksji i jednolitej terminologii procesów apomiktycznych. Fakty te ujawniają się z całą ostrością przy porównywaniu zarówno opracowań podręcznikowych (np. Maheshwari 1950, Poddubnaja-Arnoldi 1964, 1976, Rutishauser 1967, 1969, Rodkiewicz 1973) jak i szczegółowych oraz teoretycznych prac związanych z apomiksją.

W licznych dyskusjach nad znaczeniem ewolucyjnym apomiksji, jej pochodzeniem lub związkiem z taksonomią omija się tę trudność biorąc pod uwagę podstawową istotę apomiksji jako sposobu rozmnażania, w wyniku którego rośliny potomne odpowiadają genotypowo (i z reguły także fenotypowo) roślinie macierzystej. O identyczności wnioskuje się na podstawie porównania liczb chromosomów oraz morfologii zewnętrznej roślin. W tego typu ogólnych dyskusjach pomija się najczęściej mechanizmy odpowiedzialne za formowanie matroklinального potomstwa.

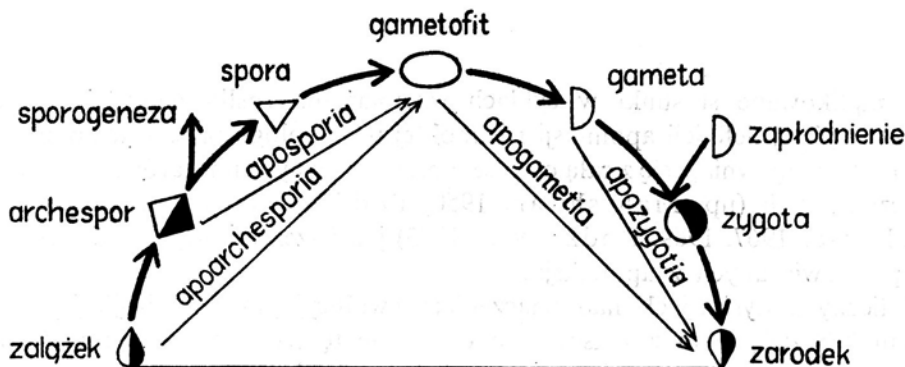
Należy wszakże pamiętać, że opisane dotąd warianty cyklu rozmnażania wskazują na istnienie licznych, różnych co do istoty procesów, prowadzących do formowania u osobników potomnych tej samej liczby chromosomów, którą miała forma macierzysta. Z drugiej strony wyniki analiz morfologicznych i cytologicznych stawiają wielokrotnie przed badaczami pytanie dotyczące zakresu i przyczyn zmienności pojawiającej się w obrębie potomstwa rośliny określonej jako apomikt.

Zakres zmienności cyklu rozmnażania wydaje się być szerszy u *Angiospermae* niż w innych grupach roślinnych. Przyczynia się do tego większa różnorodność form apomiksji i procesów pośrednich co z kolei uwidacznia się w licznych propozycjach klasyfikacji systemów rozmnażania. Celem niniejszego artykułu nie jest jednak pełny przegląd dotychczasowych prób lecz skonfrontowanie ze sobą wyników trzech koncepcji, które wydają się być szczególnie reprezentatywne dla problemu klasyfikacji typów rozmnażania *Angiospermae*.

## Zakres terminu „apomiksja” u *Angiospermae*

Dwa sposoby rozmnażania odgrywają podstawową rolę w interesującej nas grupie roślin, tj. rozmnażanie wegetatywne, oraz rozmnażanie nasionami. W pierwszym przypadku nowy osobnik wykształca się z organów wegetatywnych lub ich fragmentów, w drugim złożony proces rozwojowy dokonuje się w obrębie wyspecjalizowanych organów generatywnych — pręcików i słupków i kończy wytworzeniem nasienia.

W regularnym cyklu rozwojowym nasienia przebiegającym w zalążku wyodrębnić można kolejne etapy: procesy, tkanki lub komórki odpowiedzialne za jego niezakłócony przebieg, a zarazem charakteryzujące typ rozmnażania. Są to: archespor, mejoza (sporogeneza), spora, woreczek zalążkowy, gameta, zapłodnienie, zygota i zarodek. Wymienione etapy mogą być omijane w najrozmaitszych kombinacjach i mimo to może formować się zarodek.



Ryc. 1. Zasadnicze fazy amfimiktycznego cyklu rozmnażania w zalążku *Angiospermae* i elementarne procesy apomiktyczne wg Chochłowa (1967). Symbole zaczernione do połowy oznaczają stan diploidalny, niezaczernione — haploidalny

Jedną z ostatnich klasyfikacji systemu *Angiospermae* oparta jest na powyższym schemacie rozwojowym (ryc. 1). Autor jej, Chochłowa (1958, 1967), przedstawił całość procesów zachodzących w zalążku w formie półkola zaznaczając równocześnie wszystkie możliwości morfologicznego skrócenia cyklu rozwojowego prowadzącego do wytworzenia zarodka. Według Chochłowa ominięcie określonych faz doprowadza do ujawnienia elementarnych procesów apomiktycznych lub daje w rezultacie pełne rozmnażanie apomiktyczne (ryc. 1). W tym ujęciu apomiksja jest odchyleniem od przeważającego u *Angiospermae* normalnego rozmnażania o ściśle ustalonym, regularnym następstwie etapów rozwojowych zachodzących w obrębie zalążka. Który z możliwych wariantów zostanie zaliczony w zakres apomiksji zależy od definicji przyjętej przez poszczególnych autorów.

Dosłowne tłumaczenie terminu „apomiksja” (apo — bez, mixis — zlewanie się) pozwala domyślać się, że chodzi tu o rozmnażanie dokonywane się bez fuzji gamet, z czym jednak wiążą się wielorakie możliwości interpretacyjne.

Dotychczasowe definicje apomiksji można podzielić na dwie grupy. W pierwszej

zakres terminu ujęty jest bardzo szeroko i pozwala na włączanie w jego obręb licznych odchyłeń cyklu rozmnażania. W drugiej grupie termin zawężony jest do ściśle sprecyzowanego wycinka zmienności tego procesu. Spośród zwolenników szerokiego ujmowania apomiksji wymienić należy przede wszystkim Winklera (1908), Battaglię (1963) i Chochłowa (1958, 1967). Wąski zakres terminu przyjął m. in. Gustafsson (1946—47) i Rutishauser (1967, 1969).

Definicja Winklera oparta jest na rozróżnieniu dwóch typów rozmnażania: seksualnego i aseksualnego. W przypadku apomiksji rozmnażanie płciowe zastąpione zostało innym procesem nie związanym z fuzją jąder i komórek.

Chochłow nazywa apomiksją u *Angiospermae* proces wytwarzania nasion bez zapłodnienia.

Battaglia określa apomiksję jako wytwarzanie sporofitu z gametofitu bez fuzji seksualnej.

W powyższych definicjach podkreślony jest jeden warunek precyzowany mniej lub bardziej wyraźnie — brak zapłodnienia. Pomijając rozmnażanie wegetatywne apomiksja w takim skrajnym ujęciu mogłaby pozornie być synonimem partenogenezy lub partenogenezy i apogamii, tj. rozwoju komórki jajowej lub innej komórki woreczka zalążkowego w zarodek bez poprzedzającej fuzji z plemnikiem. Jednak w powyższych sformułowaniach wyraźnie zaznacza się stopniowanie. Najszerzej ujmuje apomiksję Winkler, Chochłow ogranicza ją do apomiktycznych procesów rozmnażania przez nasiona. Ostatecznie definicja Battagli eliminuje z zakresu apomiksji oprócz wszelkiego typu rozmnażania wegetatywnego również rozwój zarodka z komórki somatycznej sporofitu, tj. przybyszową embrionię.

Pozostali dwaj badacze kładą nacisk na równoczesny brak dwóch procesów w cyklu rozmnażania: redukcji chromosomów i zapłodnienia.

Gustafsson zawęża apomiksję do przypadków gdy z cyklu rozmnażania wypadają równocześnie dwa procesy — mejoza i zapłodnienie. W konsekwencji tego stanowiska do apomiksji zalicza również rozmnażanie wegetatywne, o ile zastępuje ono niedochodzące do skutku rozmnażanie nasionami.

Rutishauser, drugi zwolennik wąskiego zakresu apomiksji, określa ją jako aseksualny rozwój nasion, niezwiązany z przemianą faz jądrowych i zlewaniem się jąder lub komórek. Jednakże zapłodnienie nie musi całkowicie wypadać, a nawet może być obligatoryjne jako pojedyncze zapłodnienie jądra wtórnego w przypadku apomiktów pseudogamicznych.

We wszystkich definicjach apomiksji w zastosowaniu do roślin okrytozalążkowych zaznacza się mniej lub bardziej wyraźnie podkreślana podstawowa cecha tego typu rozmnażania: brak zmiany faz jądrowych. Jednocześnie uwidacznia się tendencja ujmowania apomiksji jako specyficznego sposobu rozmnażania przez nasiona. W tym zakresie najskrajniejsze jest stanowisko Battagli, który do apomiksji włącza tylko te przypadki rozmnażania przez nasiona gdy brak zmiany faz jądrowych występuje równocześnie z faktycznie zachodzącą przemianą pokoleń gametofitu i sporofitu. Rozwój sporofitu ze sporofitu bez względu na to czy dokonuje się w strefie wegetatywnej czy generatywnej należy do punktów dyskusyjnych między poszczególnymi systemami klasyfikacyjnymi apomiksji.

## Klasyfikacje typów rozmnażania

Nie zaproponowano dotąd klasyfikacji, która obejmowałaby wszystkie możliwe przypadki rozmnażania *Angiospermae* w jednolitym systemie. Każda z propozycji jest w jakimś punkcie niekompletna, co szczególnie odbija się na przypadkach granicznych z apomiksją. Do najbardziej reprezentatywnych należą obecnie układy Gustafssona (1946—47), Battaglii (1963) i Chochłowa (1958, 1967).

Gustafsson opierając się na zasadzie ewolucji płciowości u roślin wyodrębnia trzy procesy i odpowiednio do nich trzy sposoby rozmnażania (tabela I):

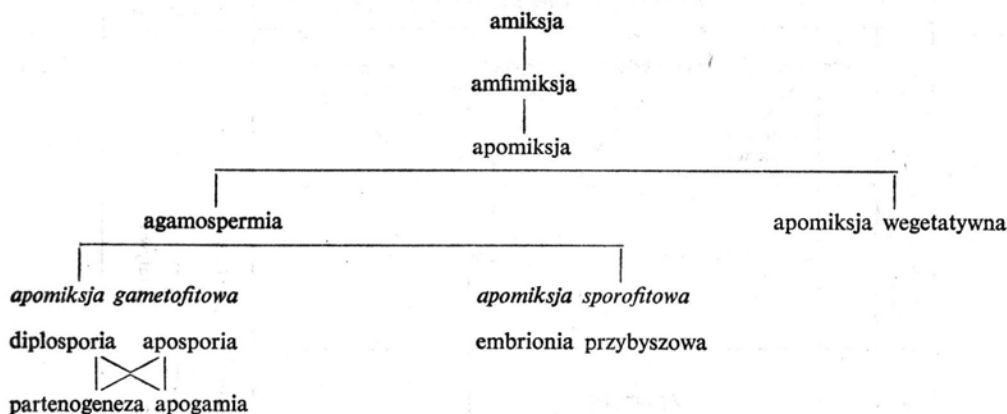
1. amiksję — rozmnażanie grup roślinnych nie zróżnicowanych jeszcze płciowo w toku ewolucji;

2. amfiksję — proces rozmnażania roślin zróżnicowanych płciowo, w toku którego stale występuje mejoza i zapłodnienie;

3. apomiksję — rozmnażanie roślin zróżnicowanych płciowo, w którym brak równocześnie mejozy i zapłodnienia.

Gustafsson zajmuje się przede wszystkim apomiksją. Rozróżnia w niej agamospermię — apomiktyczne rozmnażanie przez nasiona, oraz rozmnażanie wegetatywne o ile zastępuje całkowicie rozmnażanie nasionami. W agamospermii oddziela Gustafsson proces rozwoju zarodka z komórek gametofitu od rozwoju zarodka z tkanki sporofitowej. W zastosowaniu do tej klasyfikacji Stebbins (1950) zaproponował termin nadrzędny — apomiksja gametofitowa. Ma on szczególne znaczenie w związku z łączeniem przez Gustafssona dwóch procesów dających dopiero wspólnie rozmnażanie apomiktyczne: aposporii i diplosporii z partenogenezą lub apogamią (tabela I). Klasyfikacja Gustafssona pozostawia poza apomiksją aposporię, tj. rozwój woreczka zalążkowego bez mejozy z komórki somatycznej zalążka i diplosporię — rozwój woreczka z potencjalnej komórki macierzystej makrospor, o ile nie towarzyszy im następnie partenogeneza lub apogamia. Również zgodnie z postawioną zasadą poza apomiksją pozostaje haploidalna partenogeneza i apogamia, tj. rozwój haploidalnego zarodka z komórki jajowej lub innej komórki mejotycznego woreczka zalążkowego bez ich zapłodnienia. W klasyfikacji nie ma przewidzianego miejsca na procesy rozwojowe związane z zaburzeniami w toku zapłodnienia. Należy tu wymienić przede wszystkim dwa przykłady. Pierwszy z nich sygnalizowany od czasu prac nad *Nicotiana* przez Kostoffa (1929) oraz Clausena i Lammerts (1929) to androgeneza, czyli męska partenogeneza doprowadzająca do wykształcenia rośliny o fenotypie ojcowskim i liczbie chromosomów zgodnej z haploidalną liczbą ojcowską. Drugi — semigamia (hemigamia) dotyczy procesu wnikania plemnika do komórki jajowej bez fuzji jąder, kończącego się ich niezależnymi podziałami (lit. u Battaglii 1955 i Sołncewej 1974). Zgodnie z postawioną zasadą poza obrębem apomiksji musi pozostać rozwój woreczka zalążkowego typu *Allium nutans*, który po regularnej mejozie ma niezredukowaną liczbę chromosomów w stosunku do rośliny macierzystej w wyniku podwojenia jej w stadium mitotycznym archesporu (Håkansson i Levan 1947, Håkansson 1951). Przy ścisłym uwzględnieniu naczelnej zasady klasyfikacji przypadki nieodpowiadające typowej amfiksji i apomiksji należy uważać za zakłócenia w cyklu rozmnażania lub za tendencję do

Zasady klasyfikacji typów rozmnażania *Angiospermae* wg Gustafssona  
(1946—47; zmodyfikowane)



apomiksji w postaci aposporii i diplosporii czy haploidalnej partenogenezy i apogamii.

Klasyfikacja Battaglii (1963) stawiała za cel objęcie w jednym systemie wszystkich opisanych dotąd modyfikacji cyklu rozmnażania zachodzącego w załączku *Angiospermae* (tabela II). Odróżnia on przede wszystkim rozmnażanie heterofazowe od homofazowego. W rozmnażaniu heterofazowym następuje przemiana pokoleń sporofitu i gametofitu. W homofazowym przemiany pokoleń nie ma, sporofit wytwarza sporofit. W tym drugim przypadku Battaglia mówi nie o rozmnażaniu lecz o pomnażaniu — multiplikacji.

O typie rozmnażania heterofazowego decydują trzy fazy: sporogeneza, cechy cytologiczne gametofitu i rozwój komórki jajowej w zarodek. W fazie sporogenezy spory mogą rozwijać się po nie zakłóconej mejozie (eusporia) lub po mejozie zakłóconej (aneusporia). Jeżeli rozwój woreczka załączkowego odbywa się z pominięciem etapu spory, a woreczek rozwija się z komórki archesporu Battaglia mówi o gonialnej aposporii. Gdy woreczek rozwija się z komórki somatycznej załączka proces określany jest jako somatyczna aposporia. Eusporia prowadzi do rozwoju gametofitu o zredukowanej liczbie chromosomów, aneusporia oraz gonialna i somatyczna aposporia do wykształcenia gametofitu niezredukowanego. Klasyfikacja uwzględnia nadto przypadki wytwarzania niezredukowanego gametofitu, lub w niektórych przypadkach formowania niezredukowanych potencjalnych gamet, w połączeniu z poprzedzającą te procesy eusporią. Jest to synkariogeneza, zlewanie się jąder w formującym się woreczku załączkowym.

Zgodnie z przyjętą definicją do apomiksji zalicza Battaglia następujące mechanizmy rozmnażania zaszłe po zapyleniu lub bez zapylenia: partenogenezę, pseudogamie, semigamie i androgenezę. W ich układzie tabelarycznym wyraźnie odbija się zasada uwzględniania wyłącznie znanych w literaturze przypadków (por. tabelę II). Najbardziej charakterystyczne dla klasyfikacji jest usunięcie z obrębu apomiksji

Klasyfikacja typów rozmnażania wg Battagli [1963]

		Rozmnażanie heterofazowe				Rozmnażanie homofazowe	
sporogeneza		eusporia	aneusporia	gonialna aposporia	somatyczna aposporia		
		synkario- geneza					
rozwój gametofitu		gametofit zredukowany		gametofit niezredukowany		Multiplikacja sporofitowa (sporofitowa embrionia)	Multiplikacja wegetatywna
		Apomiksja					
rozwój komórki jajowej		partenogeneza pseudogamia androgeneza		partenogeneza pseudogamia semigamia androgeneza			
		zarodek zredukowany		zarodek niezredukowany			

embrionii przybyszowej, tj. embrionii sporofitowej w terminologii Battaglii, zgodnie z przyjętą przez tego autora definicją apomiksji jako procesu wytwarzania sporofitu z gametofitu bez fuzji seksualnej. W przybyszowej (sporofitowej) embrionii brak zmiany faz jądrowych łączy się z rozwojem potomnego sporofitu z komórek sporofitu macierzystego występujących w załączku. Proces ten włącza zatem Battaglia do rozmnażania homofazowego łącznie z rozmnażaniem wegetatywnym (tabela II).

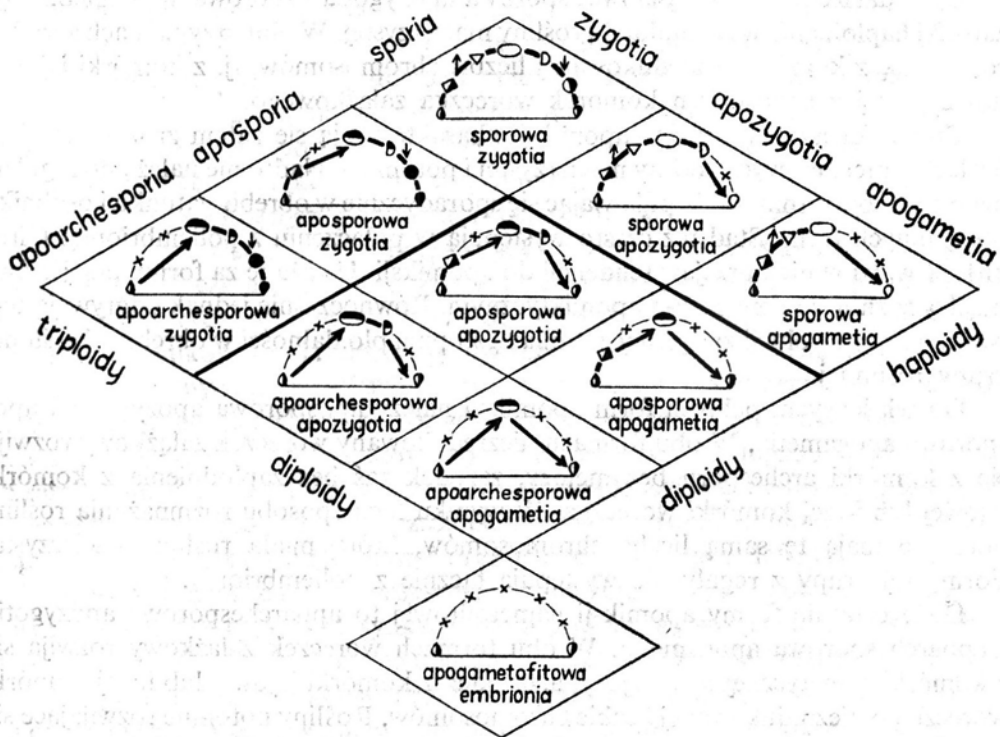
Należy podkreślić, że stanowisko Battaglii wyłączające przybyszową embrionię z apomiksji jest dotąd poglądem odosobnionym. Sołncewa (1970), która w swoim zestawieniu apomiktycznych sposobów rozmnażania opiera się na systemie Battaglii, w tym punkcie odstępuje od niego biorąc pod uwagę niezbędność gametofitu dla pełnego rozwoju przybyszowego zarodka.

Ambitny zamiar uwzględnienia wszystkich teoretycznie możliwych wariantów rozmnażania u *Angiospermae* w jednym systemie klasyfikacyjnym starał się zrealizować Chochłowski (1958, 1967). Nowością jego klasyfikacji było wprowadzenie dwóch pojęć: elementarnych procesów apomiktycznych i form przejściowych (elementarnych) apomiksji. Równocześnie bardzo silnie podkreślona została strona cytologiczna, uwidaczniająca się wyraźnie w schemacie w wyniku właściwego ugrupowania poszczególnych systemów rozmnażania (ryc. 2). W przypadku apomiksji roślina potomna ma tę samą liczbę chromosomów, którą miała roślina macierzysta. W formach przejściowych rozmnażania wykształca się potomstwo haploidalne



lub triploidalne w stosunku do rośliny wyjściowej. W całości systemu rozmnażania wyróżnia Chochłowa formy gametofitowe i jedną formę sporofitową (ryc. 2).

Podstawą klasyfikacji jest pełny cykl rozmnażania określany przez autora jako sporowa zygota od obecności spory i zygoty, czyli mejozy i zapłodnienia (ryc. 1), odpowiednik rozmnażania amfimiktycznego u Gustafssona. Jeżeli w takim podstawowym cyklu ominięta zostanie jedna lub dwie spośród zasadniczych etapów rozmnażania wówczas autor mówi o występowaniu elementarnych procesów apomiktycznych (ryc. 1). Dwa procesy elementarne połączone odpowiednio ze sobą dają dopiero właściwe formy apomiksji lub formy przejściowe tego procesu (ryc. 2).



Ryc. 2. Zasady klasyfikacji typów rozmnażania *Angiospermae* Chochłowa (1967). Krzyżyki oznaczają wypadnięcie fazy rozwojowej, zaczernione symbole — stan triploidalny, do połowy zaczernione — diploidalny, niezaczernione — haploidalny

Nazwy elementarnych procesów apomiktycznych utworzone są z przedrostka apo — bez, oraz z nazwy pierwszego ominiętego etapu cyklu rozmnażania. Jest ich cztery:

1. aposporia — gdy ominięte zostanie stadium spory w wyniku wypadnięcia mejozy z cyklu rozmnażania;
2. apoarchesporia — gdy w rozwoju nie bierze udział archespor i nie zachodzi mejoza;
3. apozygota — oznaczająca brak zygoty związany z ominięciem zapłodnienia;
4. apogametia — gdy z cyklu wypada gameta i zapłodnienie.

Kombinacje elementarnych procesów apomiktycznych dają cztery elementarne (przejściowe) formy apomiksji, oraz dwie aposporowe i dwie apoarchesporowe formy apomiksji.

Elementarne formy apomiksji: aposporowa zygota i apoarchesporowa zygota charakteryzują się występowaniem wreczka zalążkowego o niezredukowanej liczbie chromosomów, rozwijającego się z komórki archesporu lub komórki somatycznej, które nie przeszły mejozy. Ponieważ później zachodzi zapłodnienie rozwija się w wreczku zarodek o zwiększonej, triploidalnej w stosunku do rośliny macierzystej liczbie chromosomów.

Dwie dalsze formy przejściowe: sporowa apozygotia i sporowa apogametia dają zarodki haploidalne w stosunku do rośliny macierzystej. W obu przypadkach zarodek rozwija się z komórki o zredukowanej liczbie chromosomów, tj. z komórki jajowej lub z jednej z pozostałych komórek wreczka zalążkowego.

Cztery formy elementarne apomiksji charakteryzują się zatem zróżnicowaniem liczb chromosomowych rośliny macierzystej i potomnej. Nadto nie należą do regularnego sposobu rozmnażania pojawiając się sporadycznie w obrębie gatunku i osobnika obok innych form. Stąd też często występują w połączeniu z poliembrionią. Chochłow widzi w nich przejaw tendencji do apomiksji. Uważa je za formy przejściowe między rozmnażaniem amfi- i apomiktycznym. Równocześnie jednak odgrywają one ważną rolę w ewolucji związanej ze zmianą stopnia ploidalności w obrębie określonej grupy roślinnej.

Do właściwych, pełnych form apomiksji należy aposporowa apozygotia i aposporowa apogametia. W obu formach niezredukowany wreczek zalążkowy rozwija się z komórki archesporu bez mejozy, zarodek zaś bez zapłodnienia z komórki jajowej lub innej komórki wreczka. W wyniku tego sposobu rozmnażania rośliny potomne mają tę samą liczbę chromosomów, którą miała roślina macierzysta. Formy tej grupy z reguły nie występują łącznie z poliembrionią.

Dwie ostatnie formy apomiksji gametofitowej to apoarchesporowa apozygotia i apoarchesporowa apogametia. W obu formach wreczek zalążkowy rozwija się z komórki somatycznej bez mejozy, a zarodek z komórki jajowej lub innej komórki wreczka o niezredukowanej liczbie chromosomów. Rośliny potomne rozwijające się na tej drodze mają zatem tę samą liczbę chromosomów, którą miała roślina wyjściowa. Jest jednak charakterystyczne, że przy obecności tych dwóch form rozmnażania często rozwijają się dodatkowe wreczki zalążkowe mejotyczne lub apomejotyczne, tj. o zredukowanej lub niezredukowanej liczbie chromosomów. Toteż często występuje tutaj poliembrionia, a bliźniacze zarodki rozwijające się w nasieniu mogą mieć różny stopień ploidalności.

Ostatnia forma rozmnażania w klasyfikacji Chochłowa to apogametofitowa embrionia, czyli embrionia przybyszowa w terminologii Gustafssona, odpowiednik sporofitowej embrionii Battaglii. W cyklu rozwojowym zarodka wypada etap archesporu, spory, gamety i zgoty. Wreczek zalążkowy, często mejotyczny, jest tu ośrodkiem bezwzględnie koniecznym dla pełnego wykształcenia zarodka rozwijającego się z komórki somatycznej. W tej formie rozmnażania występuje najsilniejsza



tendencja do poliembrionii, zwłaszcza homoploidalnej. Stąd też w potomstwie z reguły nie spotyka się zróżnicowania ploidalnego.

Przyjęta zasada, oparta na naturalnym cyklu rozwojowym, pozwoliła ujawnić niektóre wspólne cechy systemów rozmnażania i połączyć je w grupy pokrewne cytologicznie lub rozwojowo. Ostateczny cel klasyfikacji nie został jednak osiągnięty, gdyż nie znalazło się w niej miejsce na odchylenia związane z rozwojem endospermy i zakłóceniami procesu zapłodnienia. Stąd też nie mieszczą się w niej takie procesy jak np. pseudogamia, androgeneza, semigamia i aneusporia. Mimo to klasyfikacja Chochłowa najpełniej ze wszystkich oddaje wielką różnorodność procesów rozmnażania.

Trudności klasyfikacji typów rozmnażania u *Angiospermae* wiążą się m. in. ze specyficznymi właściwościami tej grupy odgrywającymi podstawową rolę w normalnym rozwoju nasienia. Należą do nich przede wszystkim podwójne zapłodnienie oraz procesy zachodzące w okresie między zapyleniem i zapłodnieniem. Nie wszystkie odchylenia w toku tych procesów można zaliczyć wyłącznie do zaburzeń rozwojowych. Szereg z nich kwalifikuje się do rangi odrębnych typów w systemie rozmnażania tym bardziej, że w skrajnym przypadku proces płciowy u okrytozalążkowych może być ujmowany tak szeroko jak to proponuje Gerasimowa-Nawaszina (wg Sołncewej 1970). Włącza ona w jego zakres zapylenie, kiełkowanie ziarn pyłku, wzrost łagiewek pyłkowych w słupku, wrastanie łagiewek do woreczka zalążkowego, wnikanie plemników do komórek płciowych żeńskich i faktyczną fuzję gamet. W wielu konkretnych przypadkach obserwuje się odchylenia w przebiegu tych procesów lub pośredni ich wpływ na rozwój zarodka. W zakresie zjawisk apomiktycznych dochodzi wówczas do indukowanej partenogenezy, pseudogamii, androgenozy lub semigamii. W związku z powyższym kompletna klasyfikacja musiałaby brać pod uwagę równocześnie kombinację trzech elementów: sposobu formowania woreczka zalążkowego, zarodka i endospermy oraz ich modyfikacje i defekty.

Ponadto w rozmnażaniu *Angiospermae* ważną rolę odgrywają oba gametofity — żeński i męski. Tymczasem klasyfikacje biorą pod uwagę wyłącznie procesy zachodzące w słupku. Pylnik pozostaje na uboczu rozważań, jakkolwiek znane są z eksperymentów możliwości formowania zarodków z ziarn pyłku (Zenkteler 1972). Stanowią one jeden z przykładów pojawiania się nowych problemów w zakresie apomiksji. Nie tylko bowiem sama różnorodność procesów rozwojowych wpływa na trudności klasyfikacji systemów rozmnażania u *Angiospermae*. Drugim, nie mniej ważnym czynnikiem jest brak dostatecznie szerokiej znajomości konkretnych przykładów z zakresu zmienności rozmnażania, zarówno tych które utrwalone są dziedzicznie, jak i pojawiających się okolicznościowo.

#### LITERATURA

- Battaglia E. 1955. *Unusual cytological features in the apomictic Rudbeckia sullivantii Boynton et Beadle*. Caryologia, 8, 1—32.
- Battaglia E. 1963. *Apomixis*. W Maheshwari P. red. Recent Advances in the Embryology of Angiosperms. Delhi.

- Chochłowski S. S. 1958. *Klassifikacyja apomiksisa u pokrytosiemniennych*. Dokl. Akad. Nauk SSSR, 119, 812—815.
- Chochłowski S. S. 1967. *Apomiksisa: klassifikacyja i rasprostranienie u pokrytosiemniennych rastienij*. Uspiechi sowremiennoj gienetiki, 1, 43—105, Moskwa. Nauka.
- Clausen R. E. and Lammerts W. E. 1929. *Interspecific hybridization in Nicotiana. X. Haploid and diploid merogony*. Amer. Nat. 63, 279—322.
- Gustafsson A. 1946—47. *Apomixis in Higher Plants. I. The mechanism of apomixis*. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Adv. 2, 42, 3, 1—67. *II. The causal aspects of apomixis*. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Adv. 2, 43, 2, 69—178.
- Håkansson A. 1951. *Parthenogenesis in Allium*. Bot. Not. 1951, 143—179.
- Håkansson A. and Levan A. 1947. *Endoduplicational meiosis in Allium odorum*. Hereditas 43, 179—200.
- Kostoff D. 1929. *An androgenic Nicotiana haploid*. Z. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 9, 640—642.
- Maheshwari P. 1950. *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*. New York, London. Mc Graw-Hill Book Co.
- Podubnaja-Arnoldi W. A. 1964. *Obszczaja embriologija pokrytosiemniennych rastenij*. Moskwa. Nauka.
- Podubnaja-Arnoldi W. A. 1976. *Citoembriologija pokrytosiemniennych rastenij*. Moskwa. Nauka.
- Rodkiewicz B. 1973. *Embriologia roślin kwiatowych*. Warszawa. PWN.
- Rutishauser A. 1967. *Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen*. Wien, New York. Springer Verlag.
- Rutishauser A. 1969. *Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen*. Wien, New York. Springer Verlag.
- Sołncewa M. P. 1970. *Osnovy embriologiczeskoj klassifikacji apomiksisa pokrytosiemniennych*. W Apomiksisa i selekcyja, Chochłowski S. S. red. 87—100. Moskwa. Nauka.
- Sołncewa M. P. 1974. *Disturbances in the process of fertilization in Angiosperms under hemigamy*. W Fertilization in Higher Plants, H. F. Linskens red., 311—324. Amsterdam. North-Holland Publ. Co.
- Stebbins G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. New York. Columbia Univ. Press.
- Winkler H. 1908. *Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich*. Progr. rei bot. 2, Jena, 293—454.
- Zenkter M. 1972. *Hodowla in vitro pylników nową metodą uzyskiwania roślin haploidalnych*. Post. Nauk Roln. 19, 5, 17—26.