

KATARZYNA NIEMIROWICZ-SZCZYTT

## APOMIKSJA W RODZINIE RÓŻOWATYCH

Coraz częściej mówi się o praktycznym wykorzystaniu apomiksji w hodowli roślin i poszukuje się jej wśród gatunków uprawnych i dzikich. Buduje się teoretyczne modele zastosowania apomiksji jako np. czynnika stabilizującego heterozję czy też mechanizmu umożliwiającego otrzymanie przez nasiona jednolitego potomstwa u roślin obcocyplnych. Zanim jednak dojdzie do wprowadzenia apomiktycznego sposobu rozmnażania do odmian uprawnych, niezbędne jest zbadanie tego procesu od strony embriologicznej i genetycznej.

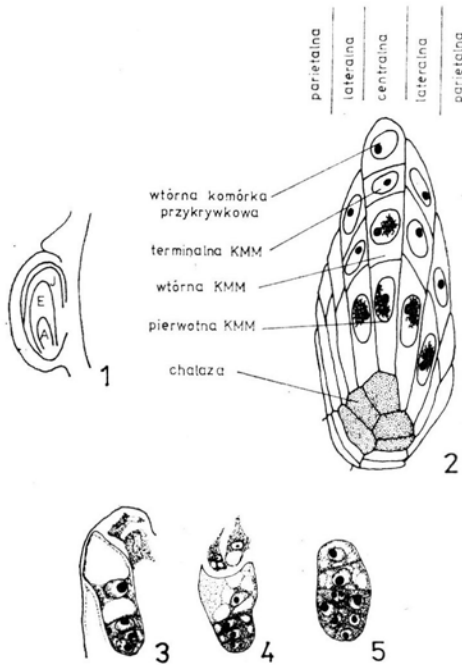
Poszukiwanie trwałego, uwarunkowanego genetycznie apomiktycznego sposobu rozmnażania nie jest bezpodstawne. Według Chochłowa [9] apomiksję stwierdzono u 91 gatunków rodziny różowatych. Bardziej zasobna w gatunki apomiktyczne jest tylko rodzina traw i złożonych. Na podstawie literatury można stwierdzić, że embriologicznie dość często badano apomiksję w rodzajach *Alchemilla*, *Fragaria*, *Malus*, *Potentilla*, *Pyrus*, *Rubus* i *Sorbus*. Dla rodzajów *Amalanchier*, *Amygdalus*, *Armeniaca*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Cydonia*, *Prunus* i *Rosa* informacje są słabo udokumentowane i niepełne. Stosunkowo niewielu autorów zajmuje się genetyką apomiksji wymienionych wyżej rodzajów.

Celem niniejszego opracowania jest syntetyczne ujęcie informacji o embriologicznych i genetycznych badaniach apomiksji w rodzinie różowatych. W związku z założonym celem omawia się amfimiktyczny i apomiktyczny rozwój woreczka zalążkowego i zarodka, a następnie sposób dziedziczenia i charakter genów warunkujących apomiksję.

Podstawę opracowania stanowią publikacje A. Rutishausera. Według tego autora apomiksja jest to 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 [58,59]. Również za Rutishauserem przyjęto w tej pracy podział na typy rozmnażania apomiktycznego, z których jedno omawiane są szerzej a inne pominięte, w związku ze specyficznymi cechami rodzajów rodziny różowatych.

## Amfimizyczny rozwój woreczka zalążkowego i zarodka

Zalążek u różowatych jest anatropowy (rys. 1) do hemianatropowego, jedno- lub dwuosłonkowy, gruboosrodkowy. Dość silnie rozrośnięty ośrodek odznacza się wielokomórkowym archesporium i wyraźnie oddzielnymi komórkami chłazowymi. W części apikalnej ośrodek osłonięty jest kilkuwarstwową tkanką epidermalną tzw. kalotą (np. u *Fragaria*, *Potentilla*). Archesporium powstaje przez podziały mitotyczne subepidermalnych komórek ośrodka, funkcjonujących jako komórki macierzyste archesporium (KMA), które postępują stycznie do komórek epidermalnych.



Rys. 1. Budowa zalążka u *Potentilla*; A-archesporium, E-epiderma, J-integument [33]

Rys. 2. Budowa archesporium u *Potentilla* [33]

Rys. 3. Rozwój zarodka *P. praecox* po zapyleniu [60]

Rys. 4, 5. Rozwój zarodka bez zapylenia u *P. praecox* [60]

Najniżej położona w kierunku chłazy komórka archesporium staje się, z chwilą wejścia w profazę mejozy, komórką macierzystą makrospor (KMM).

W wyniku podziału redukcyjnego i kolejnych podziałów mitotycznych tworzy się woreczek zalążkowy typu *Polygonum*, zaś pozostałe komórki archesporium somatyzują się stopniowo. Rozwój zarodka następuje wg typu *Asterad* i został po raz pierwszy opisany u *Geum* w 1922 roku [63].

## Apomiktyczny sposób powstania woreczka zalążkowego

Rozwój apomiktycznego niezredukowanego woreczka zalążkowego może nastąpić z komórki archesporialnej i takie zjawisko nosi nazwę diplosporii (lub aposporii generatywnej) albo też z somatycznej komórki zalążka i wtedy jest to aposporia (aposporia somatyczna). Rozwój gametofitu żeńskiego bez redukcji liczby chromosomów określa Rutishauser [58] za Rennerem [53] jako apomejozę. Pomija wtedy pochodzenie woreczka zalążkowego (aposporowe bądź diplosporowe), a zajmuje się skutkiem, jaki wywołuje fakt istnienia niezredukowanego woreczka zalążkowego.

Pochodzenie niezredukowanego woreczka zalążkowego było stosunkowo często badane u rodzajów *Sorbus*, *Potentilla*, *Rubus*, *Alchemilla*. Prawie zawsze stwierdza się u tych rodzajów zarówno woreczki aposporowe jak i diplosporowe. U niektórych gatunków np. z rodzaju *Potentilla* odróżnienie ich jest bardzo trudne i właściwie bezspornie można ustalić tylko pochodzenie woreczków aposporowych z rejonu chalazalnego. Gustafsson [29, 30] traktuje apomikty z wielokomórkowym archesporium jako formy przejściowe między diplo- i aposporowymi.

U gatunków amfimiktycznych *Sorbus* (np. *S. aucuparia*, *S. aria*, *S. torminalis*) komórki sąsiadujące z KMM przyjmują zwykle charakter generatywny, tzn. wchodzą w stadium premejotyczne, ale nie biorą udziału w dalszym kształtowaniu gametofitu. U apomiktycznych przedstawicieli tych samych i innych gatunków *Sorbus* KMM stosunkowo szybko degeneruje lub przechodzi podział mejotyczny. Komórki o zredukowanej liczbie chromosomów ulegają degeneracji. Jedna lub kilka komórek z rzędów bocznych albo też leżące powyżej zdegenerowanej KMM stają się komórkami inicjalnymi [39].

U *Potentilla* komórki pierwotnego archesporu mają charakter neutralny i mogą stać się zarówno komórkami wtórnego archesporu jak i somatycznymi. Wtórny archespor składa się natomiast z wielu komórek, które charakteryzują się tym, że nie przechodzą już podziałów mitotycznych [33]. W archesporze wyróżnia się centralny rząd komórek, następnie lateralny i parietalny (rys. 2). Inicjacja podziałów mejotycznych może zachodzić we wszystkich rzędach. Komórki chalazalne mają zawsze charakter somatyczny. Woreczki aposporowe rozwijają się bezpośrednio z komórek chalazalnych, zaś diplosporowe z komórek archesporu wykazujących pierwsze, wczesne stadia mejozy. Komórki te po wakuolizacji rosną intensywnie, by przekształcić się w jednojądrowy woreczek zalążkowy, który stopniowo przechodzi dalszy rozwój. Według Rutishausera [58] u *P. canescens*, *P. argentea*, *P. praecox* niezredukowany woreczek zalążkowy powstaje w wyniku aposporii i rozwija się wg typu *Hieracium*, zaś u pewnych ras *P. verna* w wyniku diplosporii z typem rozwoju woreczka *Antennaria*. Mieszanie między gatunkami lub rasami apo- i diplosporowymi wytwarzają obok apomejotycznych również mejotyczne woreczki zalążkowe, a zatem u takiego pojedynczego osobnika mieszańcowego aposporia i diplosporia mają charakter fakultatywny.

Na terenie Polski badania embriologiczne nad rodzajem *Potentilla* prowadziła Czapiak [14—17] i wykazała z *P. arenaria*, *P. crantzii*, *P. cantzii* x *P. arenaria* oraz

u *P. mixta* zdolność do wytwarzania niezredukowanych gamet żeńskich. Podobnie Skalińska (nie publ.) wskazała na to zjawisko u *P. argentea*.

Badania archesporu u *Rubus* prowadził Christen [10, 11]. Uważa on, że u *R. caesius* wszystkie komórki pierwotnego archesporu przechodzą we wtórny archespor i KMM, a u *R. vestitus* i *R. bregutiensis* tylko część pierwotnego archesporu przechodzi we wtórny i KMM. Christen podaje procentowy udział komórek inicjalnych diplosporowych i aposporowych u 7 gatunków *Rubus*. U *R. caesius* 100% i u *R. subrectus* 90% komórek inicjalnych było diplosporami, a u *R. mercieri*, *R. hyrosides*, *R. bifrons*, *R. vestitus* i *R. bregutiensis* udział komórek diplosporowych i aposporowych tworzących woreczki zalążkowe oscylował wokół 50%. Występowanie diplosporii i aposporii u *Rubus* potwierdzają w swoich badaniach Mandrik i Pietrus [45] za Golubinskim [25] oraz Berger [6] u mieszańców międzygatunkowych.

Badaniom Christena zaprzecza częściowo Dowrick [22], która stwierdziła, u form *R. caesius*, *R. calvatus* i *R. laciniatus* sprowadzonych z różnych części Europy, wyłączne tworzenie się mejotycznych woreczków zalążkowych.

U gatunków apomiktycznych *Alchemilla* komórka centralna archesporu degeneruje a komórkami inicjalnymi stają się inne komórki archesporu [46]. Powstaje woreczek zalążkowy typu *Hieracium*. Komórki lateralne archesporu mają charakter somatyczny.

Aposporię, diplosporię lub przy mniej dokładnych badaniach powstawanie niezredukowanych gamet żeńskich stwierdzono u wielu innych gatunków rodziny *Rosaceae*. Informacje zawarte w publikacjach wielokrotnie nie dostarczają dokładnych danych embriologicznych, często nie docenia się wpływu warunków klimatycznych jak i nie sprawdza się sposobu dziedziczenia tej formy apomiksji.

U *Malus* zarówno u odmian uprawnych, gatunków dzikich jak i mieszańców międzygatunkowych wykazywano głównie aposporię [20, 21, 26, 31, 37, 42, 43, 52, 62, 63].

Schmidt [63] stwierdziła u 7 dzikich gatunków *Malus* apomiksję fakultatywną, z aposporowym formowaniem woreczków zalążkowych. Badała również sposób dziedziczenia apomiksji u poliploidów i mieszańców międzygatunkowych.

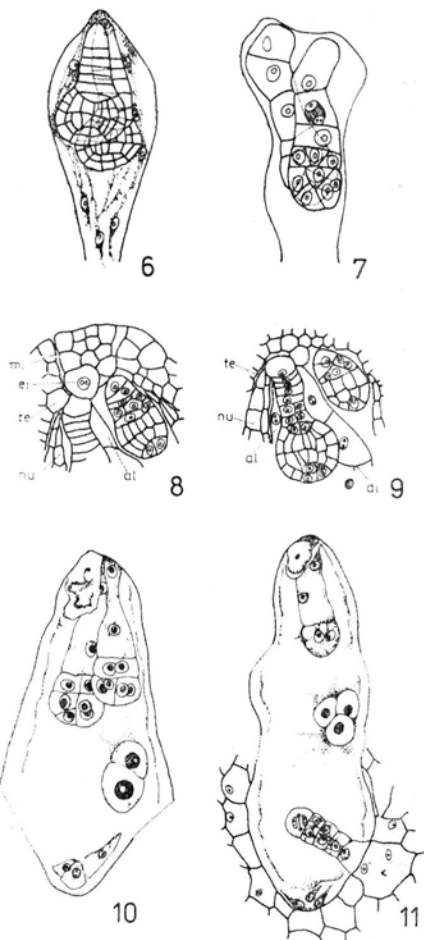
Radionienko i Smyczenko [52] zwracają uwagę na fakt, że w zależności od warunków klimatycznych danego roku udział aposporii u odmiany *Melba* ulegał ogromnym zmianom (70% w 1970 r., 1—2% w 1971 r.).

Aposporię u *Pyrus* stwierdzili Kajmakan i Kowszowa [35] za Golubinskim [25], a u *Fragaria* Kołotewa i in. [36]. Wielu autorów pisze o wytwarzaniu niezredukowanych gamet u *Fragaria* przy krzyżowaniu oddalonym [7, 8, 24, 32, 61, 67, 68].

### Apomiktyczny sposób powstawania zarodka

Autonomiczny rozwój zarodka z niezapłodnionej komórki jajowej nazywa się partenogenezą [58]. Może być ona diploidalna lub haploidalna, autonomiczna lub stymulowana zapylaniem. Najczęściej, szczególnie w rodzinie różowatych, pełny

rozwój partenogenetycznego zarodka nie jest możliwy bez zapylenia i rozwoju bielma (pseudogamia). Rozwój zarodka z innej niż jajowa komórki gametofitu (apogamia, apogametia) może być również autonomiczny lub stymulowany zapyleniem.



Rys. 6—11. Poliembryonia u różowatych.

Rys. 6—7. Zarodki w regionie mikropylarnym, prawdopodobnie jeden rozwinął się z synergidy. 6) *Alchemilla hoppeana*, 7) *Fragaria vesca* [38]

Rys. 8—9. Zarodki pochodzenia nucelarnego u *Potentilla reptans* [66] (ai-bielmo, nu-ośrodek, te-osłonka, mi-kanal mikropylarny, ei-komórka inicjalna zarodka)

Rys. 10. Rozwój zarodka z synergidy u *Alchemilla sericata* [48].

Rys. 11. Wrastanie zarodka przybyszowego do wnętrza woreczka zalążkowego u *Alchemilla pastoralis* [48].

Innym typem rozwoju zarodka jest embryonia przybyszowa, czyli formowanie zarodka z somatycznych tkanek zalążka (ośrodka, osłonek), przy czym również pełny rozwój takiego zarodka zachodzi najczęściej w woreczku zalążkowym w obecności bielma. W niniejszym opracowaniu uwzględniono również pojęcie poliembryonii fałszywej (rzekomej) wg Lebègue'a [39] i Poddubnej-Arnoldi [50]. Występuje ona, gdy kilka woreczków zalążkowych znajduje się w jednym zalążku, a w każ-

dym z nich rozwija się zarodek. Do poliembrionii fałszywej zalicza się też rozwój dwóch załączków w jednym nasieniu, co prowadzi do powstania nasion bliźniaczych.

U różowatych wytworzenie niezredukowanych woreczków załączkowych najczęściej połączone jest z pseudogamią np. u *Malus*, *Potentilla*, *Rubus*. Przykłady występowania zarówno zredukowanej jak i niezredukowanej stymulowanej partenogenezy podają dla *Cerasus* Żukow i Kołotewa [69], dla *Rubus* Aalders [1], Berger [6], Darrow i Waldo [18], Einset [23] i Gustafsson [27], a dla *Fragaria* m. in. Aalders [1], Bauer i in. [4] i Sucharewa [67].

Rutischauser [55] stwierdził autonomiczną partenogenezę u *Potentilla canescens* i *P. praecox* (rys. 3—5). W niezapylonych i wykastrowanych kwiatach może nastąpić początkowy rozwój autonomicznego zarodka, ale jest on nieprawidłowy. Zarodki osiągają 100—200 komórek, ale nie wytwarzają wieszadełka i zamierają po około 10 dniach wzrostu. Pełny rozwój zarodków następuje tylko w wyniku pseudogamii. Schmidt [63] stwierdziła autonomiczny rozwój zarodków i diploidalnego bielma u *Malus sikkiniensis* i *M. hupehensis*, podczas gdy u *M. Sieboldi* i *M. sargentii* występuje pseudogamia.

Apogamia występuje rzadko w rodzinie różowatych. Przykładem są dane Lebégue [38] u *Alchemilla hoppeana* i *Fragaria vesca* (rys. 6 i 7) oraz dane Murbecka [47] u *Alchemilla sericata* (rys. 10). Są to przykłady rozwoju zarodków z synergid, ale przy tym rozwija się też zarodek komórki jajowej. Można zatem zaliczyć to zjawisko do poliembrionii.

Również embrionia przybyszowa występuje sporadycznie u *Rosaceae* [19]. Embrionię przybyszową u *Alchemilla pastoralis* (rys. 11) opisał Murbeck [48], u *Potentilla geoides*, stymulowaną własnym pyłkiem, Popoff [50], u *P. reptans* (rys. 8—9) Souéges [66]. Embrionię przybyszową u *Alchemilla* i *Potentilla* zaliczyć można do poliembrionii, gdyż oprócz zarodka przybyszowego rozwija się też zarodek z komórki jajowej. U *Fragaria* embrionię przybyszową opisała Sołncewa [62] a u *Cerasus* Żukow i Kołotewa [69]. Najczęściej inicjacja zarodków przybyszowych następuje z ośrodka i zarodek wzrasta do wnętrza woreczka załączkowego.

Poliembrionia rzekoma czyli fałszywa jest częstym przykładem apomiksji u różowatych. Rozwój woreczków załączkowych na terenie tego samego ośrodka jest zwykle niezynchronizowany. Woreczki mogą często ulegać zlewaniu i wtedy interpretacja pochodzenia zarodka jest praktycznie niemożliwa [64]. Poliembrionię rzekomą stwierdzono u *Fragaria* [5, 34, 53, 62], *Cerasus* [43, 67], *Malus* [37, 63] i u *Sorbus* [49, 39].

### Próby interpretacji genetycznej zjawisk apomiksji

W pracach publikowanych w pierwszej połowie XX wieku przeważał pogląd, że stopień przejawiania się apomiksji w potomstwie mieszańcowym zależy od stosunku liczby genomów gatunku apomiktycznego do płciowego. Założenie to może być dyskutowane, gdyż u mieszańców międzygatunkowych występują ograniczenia w rozmnażaniu płciowym związanym z brakiem homologii genomów.

Müntzing [46] krzyżował diploidalną, płciową *P. argentea* z heksaploidalnym, apomiktycznym biotypem tego gatunku. W potomstwie ustalano ploidalność i % udział mieszańców  $B_{II}$  (powstałych z połączenia zredukowanych gamet). Stwierdzono, że u pentaploidów przy stosunku genomowym 2 mejotyczne: 3 aposporowych było 54%, 8 mieszańców  $B_{II}$ , a u tetraploidów przy stosunku 1 mejotyczny genom: 3 aposporowych wykazano 26,8% osobników  $B_{II}$ . Obniżenie liczby mieszańców płciowych u tetraploidów Müntzing tłumaczy przewagą genomów aposporowych. Wyniki te są częściowym potwierdzeniem pracy Christoffa i Pappasowej [12].

Liliefors [41] podobnie wyjaśnia genetykę aposporii u *Sorbus*. Przejaw apomiksji zależy od liczby genomów „A” pochodzących od *S. aria*, genom „B” pochodzący od *S. aucuparia* zawiera tylko czynniki płciowe. Tak więc osobnik AAB jest apomiktyczny, ABB płciowy, AABB amfiapomiktyczny (z dużą tendencją do apomiksji). Wyjątek stanowi *S. teodori* ABB i *S. meinichii* AB<sub>A</sub>BB, które są apomiktyczne. Autor sugeruje, że między chromosomami genomu A i B zaszła wymiana genów apomiksji. W ten sposób genom „B” zawierałby elementy apomiksji i byłby oznaczony  $B_A$ , a genomy *S. teodori* można zapisać  $AB_ABB$ .

Nasuują się tu oczywiste zastrzeżenia co do interpretacji Lilieforsa podobnie jak do hipotezy dziedziczenia genowego apomiksji u *Rubus* przedstawionej przez Christena [11].

Otóż Christen oparł się na spontanicznie powstałych, triploidalnych ( $2n = 3x = 21$ ), diplosporowych, pseudogamicznych mieszańcach *R. idaeus* x *R. caesius*. *Rubus idaeus* jest diploidalny i płciowy, natomiast *R. caesius* jest wg autora allotetraploidem, wytwarzającym diplosporowe woreczki zalążkowe o genotypie DD<sub>dd</sub>, czyli jest heterozygotą (gdzie „D” warunkuje płciowe, a „d” apomiktyczne rozmnażanie). Gamety pochodzące od *R. caesius* byłyby Dd, gamety pochodzące od *R. idaeus* D i wobec tego mieszańce triploidalne miałyby genotyp DD<sub>dd</sub>. Apomiksja ma się dziedziczyć pośrednio. Można Christenowi zarzucić, że nie przewiduje możliwości powstania gamet DD, Dd, dd u *R. caesius* i ponadto, że badał osobniki powstałe spontanicznie, o nieznanym pochodzeniu. Możliwości zatem prawidłowego wnioskowania o charakterze genów warunkujących apomiksję są tu bardzo ograniczone. Wyniki zamieszczone w pracach Gustafssona [29, 30], Crane i Thomasa [13] i w innych wskazują, że apomiksja u *Rubus* jest warunkowana genami recesywnymi.

Dokładniejsze i bardzo ciekawe badania przeprowadzono nad *Potentilla* krzyżując diplosporowe biotypy *P. verna* z aposporowymi biotypami *P. verna* oraz gatunkami *P. argentea*, *P. canescens*, *P. praecox*, *P. arenaria* [33, 56, 57, 60]. Krzyżowano rośliny heksaploidalne. Autorzy oparli się na przeświadczeniu, że mieszańce obok apomiktycznych będą zawierały osobniki amfikimiktyczne. Na podstawie tych doświadczeń wyciągnięto wnioski co do charakteru genów warunkujących aposporię i diplosporję. Stwierdzono, że geny te mają charakter recesywny, lecz mogą dzięki zwiększeniu ich liczby dawać pewną dominację. Wpływają na tworzenie się niezredukowanych woreczków zalążkowych.

Następnie autorzy wysuwają wniosek, że partogeneza najczęściej związana jest

z apomejozą ale warunkowaną odrębnymi genami. Brak zredukowanej liczby chromosomów w gametach z następującym zapłodnieniem prowadzi do stałego zwiększania liczby chromosomów. Z pokolenia na pokolenie ploidalność osobników wzrasta i staje się przyczyną ich degeneracji.

Źródłem zmienności w populacjach apomiktów pseudogamicznych są mieszańce  $B_{III}$  (powstałe z zapłodnionej komórki jajowej o niezredukowanej liczbie chromosomów) oraz mieszańce  $B_{II}$  (amfimiktyczne, zwykle o niższej ploidalności).

Asker w swoich badaniach nad fakultatywnie apomiktyczną *Potentilla argentea* wykazuje również, że dzięki zmianom ploidalności (cykl diploidy — tetraploidy — diploidy) i krzyżowaniu, w populacjach stale utrzymują się apomikty obok form amfimiktycznych.

Fakt, że apomiksja u różowatych ma charakter fakultatywny (nie ma przykładów apomiksji ściśle obligatoryjnej) i powstają mieszańce  $B_{II}$  i  $B_{III}$  stwarza szanse dla badań genetycznych, ale jednocześnie utrudnia wykorzystanie apomiksji w hodowli.

Pani Profesor Romanie Czapiak oraz Pani Docent Barbarze Jassem składam serdeczne podziękowania za pomoc w opracowaniu niniejszego artykułu.

#### LITERATURA

- [1] Aalders L. E., 1964. Production of maternal-type plants through crosses to apomictic species. *Nature* 204, 101—102.
- [2] Asker S., 1971. Apomixis and sexuality in the *Potentilla argentea* complex. III. Euploid and aneuploid derivatives (including trisomics) of some apomictic biotypes. *Hereditas* 67, 111—142.
- [3] Asker S., 1977. Pseudogamy, hybridization and evolution in *Potentilla*. *Hereditas* 87, 184—197.
- [4] Bauer R., Bauer A., 1967. Neue Wege in der Erdbeerzuchtung. *Der Erwerbsobstbau*. 9, 5, 83—85.
- [5] Berezhenko N. P., 1979. Abnormal phenomena in the development of ovules, female gametophyte and embryo in *Fragaria grandiflora* Ehrh. *Ukrain. Bot. Ž.* 36, 1, 16—20.
- [6] Berger X., 1953. Untersuchungen über die Embryologie partiel apomiktischer *Rubus* Bastarde. *Ber. Schweiz. bot. Ges.* 63, 224—266.
- [7] Bringhurst R. S., Gill T., 1970. Origin of *Fragaria polyploids*. Unreduced and double unreduced gametes. *Am. J. Bot.* 57, 969—976.
- [8] Bringhurst R. S., Senanayake Y. D. A., 1966. The evolutionary significance of natural *Fragaria chiloensis* x *F. vesca* hybrids resulting from unreduced gametes. *Am. J. Bot.* 53, 10, 1000—1006.
- [9] Chochołow SS., 1967. Apomiksia. Kłasyfikacja, raspostranienie u pokrytosiemnnych rastienij. *Usp. Sowr. Genet.* 1, 43—105.
- [10] Christen H. R., 1950. Untersuchungen über die Embryologie pseudogamer und sexueller *Rubus*-Arten. *Ber. Schweiz. bot. Ges.* 60, 153—198.
- [11] Christen H. R., 1952. Die Embryologie von *Rubus idaeus* und von Bastarden zwischen *Rubus caesius* und *Rubus idaeus*. *Z. induct. Abstamm.-u. Vererb.* -L. 84, 454—461.
- [12] Christoff M., Papasowa G., 1943. Die genetischen Grundlagen der apomiktischen Fortpflanzung in der Gattung *Potentilla*. *Z. induct. Abstamm.-u. Vererb.* -L. 81, 1—27.
- [13] Crane M. B., Thomas P. T., 1939. Segregation in asexual (apomictic) offspring in *Rubus*. *Nature* 143, 684.
- [14] Czapiak R., 1962a. Badania embriologiczne nad rodzajem *Potentilla*. II. *Potentilla arenaria*. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 5, 29—42.



- [15] Czapik R., 1962b. Badania embriologiczne nad rodzajem *Potentilla*. III. Mieszance między *P. crantzii* i *P. arenaria*. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 5, 43—61.
- [16] Czapik R., 1968. Badania kariologiczne nad *P. reptans* i *P. mixta*. Acta Biol. Cracov. Bot. 11, 187—197.
- [17] Czapik R., 1975. Apomixis in a sterile hybrid species of *Potentilla*. Europ. Florist. and Taxonomic Studies. Ed. S. M. Walters. S.
- [18] Darrow G. M., Waldo G. F., 1933. Pseudogamy in blackberry crosses. J. Hered. 24, 313—315.
- [19] Davis G. L., 1966. Systematic embryology of the *Angiosperms*. J. Wiley and S. Inc.
- [20] Derman H., 1936. Aposporic parthenogenesis in triploid apple *Malus hupehensis*. Arnold Arb. 17. 90—106.
- [21] Doll R., 1973. Die Bedeutung der Apomixis für die Pflanzenzuchtung. Biol. Rundschau 11, 362—365.
- [22] Dowrick G. J., 1961. Biology of reproduction in *Rubus*. Nature 4789, 680—682.
- [23] Einset J., 1951. Apomixis in American blackberries. Am. J. Bot. 38, 768—772.
- [24] Ellis J. R., 1960/61. *Fragaria-Potentilla* intergeneric hybridization and evolution in *Fragaria*. Symp. on experim. Taxon. Proc. Linn. Soc. London. 173, 99—106.
- [25] Golubinskij J. M., Samorodow V. M., Berezenko N. P., 1979. Apomixis in fruit crops and their wild relatives. Ukrain. Bot. Ž. 36, 1, 73—84.
- [26] Gorczyński T., 1934. Untersuchungen über die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosaches bei der Apfel sorte „Schöner von Boskoop”. Acta Soc. bot. Pol. 11, 87—108.
- [27] Gustafsson A., 1930. Kastrierung und Pseudogamie bei *Rubus*. Bot. Not. 477—493.
- [28] Gustafsson A., 1943. The genesis of the European blackberry flora. Lunds Univ. Arsskr. 39, 6, 3—199.
- [29] Gustafsson A., 1946. Apomixis in higher plants. The mechanism of apomixis. Lunds Univ. Arsskr. Avd. II. 42, 3, 1—67.
- [30] Gustafsson A., 1947. The casual aspects of apomixis. Lunds Univ. Arsskr. Avd. II. 43, 2, 71—179.
- [31] Hjelmqvist H., 1956. The apomictic development in *Malus Sieboldii*. Bot. Not. 110.
- [32] Hughes H., Janick J., 1974. Polyhaplois in octoploid strawberries. Hort. Sci. 9, 283.
- [33] Hunziker A. R., 1954. Beitrag zur Aposporie und ihrer Genetik bei *Potentilla*. Archiv. J. Klaus Stiftung 29, 135—222.
- [34] Jurcewa N. S., 1966. Embriologiczeskije przyczyny sterilnosti u sadowej ziemlaniki. Dokł. T. S. H. A. 125, 95—98.
- [35] Kajmakan J. W., Kowszowa G. A., 1976. Zmienenienie zarodyszczewogo mieszka gruszi w zawisimosti ot podwoja. Tr. Kiszyniew. s. in-ta, 154, 68—75.
- [36] Kołotewa N. I., Zubow A. A., Żukow O. S., 1978. Cytoembriological data on the stimulation of apomixis in stawberry. Biul. Gł. Bot. Sada AN SSSR. 109, 65—68.
- [37] Konstantinow A. W., 1958. Aposporia u jabłoni. Dokł. AN SSSR 12, 5, 1147—50.
- [38] Lebègue A., 1952a. Investigation on polyembryony in the *Rosaceae* (g. *Fragaria* and *Alchemilla*). Bull. Soc. Bot. Fr. 99, 273—275.
- [39] Lebègue A., 1952b. Polyembryony in the angiosperms. Bull. Soc. Bot. Fr. 99, 329—367.
- [40] Liliefors A., 1953. Studies on propagation, embryology and pollination in *Sorbus*. Acta Horti Bergiani 16, 277—329.
- [41] Liliefors A., 1955. Cytological studies in *Sorbus*. Acta Horti Bergiani. 16, 277—329.
- [42] Lizniew W., 1968. Aposporia u mielkopodnych sortow jabłoni. W kn. Wtoroje sowieszczanije po problemu apomiksisa u rastienij i žiwotnych. Tez. dokł. Nowosybirsk 41—42.
- [43] Lizniew W., Sucharewa N. B., 1968. Issledowanie niekatorych embriologiczeskich processow umielkopłodnych sortow jabłoni. W kn. Materiały wsiech. Symp. po embriologii rastienii. 117—119
- [44] Maksimowa I. N., 1973. K embriologii czerezni. W kn. Južnoje stepnoje sadowodstwo. Dniepropietrowsk 209—215.
- [45] Mandrik W. J., Pietrus J. J., 1973. Izuczenije oplodotworenia i apomiksisa u niekatorych widow roda *Rubus*. W kn. Mater. Wsiech. Symp. posw. 75-letju otkrytia dwojnogo opl. 148—149.
- [46] Müntzing A., 1958. The balance between sexual and apomictic reproduction in some hybrids of *Potentilla*. Hereditas 44, 145—160.

- [47] Murbeck S., 1901. Partenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskr. Avd. 2, 36, 7, 1—41.
- [48] Murbeck S., 1902. Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei partenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskr. Avd 2, 38, 2, 1—10.
- [49] Pechoutre F., 1902. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine chez les *Rosacées*. Ann. Sc. nat. Bot. 16, 8, 1—158.
- [50] Poddubnaja-Arnoldi W. A., 1964. Obszczaja embriologia pokrytosiamiannyh rastienii. Iz. Nauka.
- [51] Popoff A., 1935. Über die Fortpflanzungsverhältnisse der Gattung *Potentilla* Planta. 24, 510—522.
- [52] Radionenko A. J., Smyczenko L. M., 1972. Cytoembriological characteristics of apomixis elements in apple varieties. Ukrain. Bot. Ž. 29, 2, 214—19.
- [53] Renner O. 1916. Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Zbl. 36, 337—374.
- [54] Rudloff C. F., 1930. Entwicklungsphysiologische Studien in der Gattung *Fragaria*. Die Gartenbauwissenschaft 3, 2, 79—99.
- [55] Rutishauser A., 1943a. Konstante Art- und Rassenbastarde in der Gattung *Potentilla*. Mitt. Naturg. Gess. Schaffhausen 18, 111—134.
- [56] Rutishauser A., 1943b. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer *Potentillen*. Berichte Schw. Botan. Gesells. 53, 5—83.
- [57] Rutishauser A., 1948. Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla* Arch. Jul-Klaus-Stiftung Vererb. forsch. 23, 267—424.
- [58] Rutishauser A., 1967. Fortpflanzungsmodus und meiose apomiktischer Blütenpflanzen. Protoplas-mologia Handbuch der Protoplasmaforschung. Zürich-Springer-Verlag.
- [59] Rutishauser A., 1969. Embriologia i biologia rozmnażania roślin okrytonasiennych. PWRiL 1973.
- [60] Rutishauser A., Hunziker H. R., 1954. Weitere Beiträge zur Genetik der Aposporie pseudogamer *Potentillen*. Archiv der Jul.-Klaus-Stiftung Zürich 29, 223—233.
- [61] Sangin-Berezowskij G. N., 1962. Maternal inheritance in strawberries. Trudy Inst. Genet. 26, 68—84.
- [62] Sax K., 1959. The cytogenetics of facultative apomixis in *Malus* species. J. Arnold Arboret. 40, 3.
- [63] Schmidt H., 1964. Beiträge zur Züchtung apomiktischer Apfeluntragen I. Zeitschr. für Pflanzen-züchtung 52, 27—102.
- [64] Sołncewa M. P., 1957. Osobiennosti strojenia zarodyszczewego mieszka *Fragaria grandiflora* i jaw-lenie poliembrionii. Dokł. AN SSSR 116, 5, 866—869.
- [65] Souéges R., 1922. Embryogenie des *Rosacées*. Les premiers stades du developement de l'embryon chez le *Geum urbanum*. Compt. rendus 174, 1070—1197.
- [66] Souéges R., 1935. Polyembrie chez le *Potentilla reptans* L. Bull. Soc. Bot. Franc. CC, 381—384.
- [67] Sucharewa N. B., 1976. Ob apomiksie u ziemianiki. W sb. Apomiks i jego znaczenie dla ewolucji i sel. Izd. Nauka. Nowosybirsk. 152—164.
- [68] Ulrich M., 1978. Possibilities of widening the basis for recombination in strawberries. Archiv für Züchtungsforschung 8, 2, 149—159.
- [69] Żukow O. S., Kołotewa N. N., 1976. Apomiks u kostoczkowych. W sb. Apomiks i jego ispol-zowanie w selekcji. Izd. Kołos. 145—151.

Dr KATARZYNA NIEMIROWICZ-SZCZYTT  
 Instytut Genetyki i Hodowli Roślin SGGW-AR,  
 ul. Nowoursynowska 166, 02-766 Warszawa