

На правах рукописи

**Виноградова Галина Юрьевна**

ПОЛИЭМБРИОНИЯ У *ALLIUM RAMOSUM* L. И *ALLIUM SCHOENOPRASUM* L.  
(СЕМ. ALLIACEAE)

03.00.05 – «Ботаника»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург  
2009

Работа выполнена в Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Учреждения Российской академии наук Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН

<b>Научный руководитель</b>	доктор биологических наук, член-корреспондент РАН Батыгина Т.Б.
<b>Официальные оппоненты:</b>	доктор биологических наук, профессор Вишнякова Маргарита Афанасьевна доктор биологических наук, профессор Найда Надежда Михайловна
<b>Ведущая организация</b>	Санкт-Петербургский государственный университет

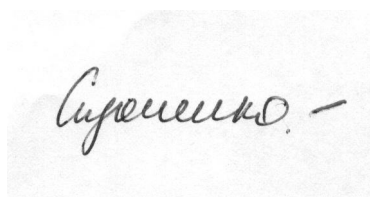
Защита состоится **10 июня 2009г.** в **15.30** часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Учреждении Российской академии наук Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2 (зал Ученого совета).

Тел.: (812) 346-37-42, факс: (812) 234-45-12

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан 8 мая 2009 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



О.Ю. Сизоненко

### Общая характеристика работы

**Актуальность темы.** Прикрепленный образ жизни растений обусловил разнообразие способов их репродукции – гамоспермия (с участием мейоза и слияния гамет), агамоспермия (без мейоза и слияния гамет) и, соответственно, генетическое разнообразие популяций и ценозов. При семенном размножении в семени нередко наблюдается протекание «бок о бок» полового и бесполого (включая апомиксис) способов образования нового индивидуума. Это приводит к формированию в одном семени зародышей различного происхождения (из клеток материнского, дочернего спорофита, гаметофита или нескольких гаметофитов) и наследственности (уни-, бипарентальная), и, следовательно, генетической гетерогенности семян, то есть гетерогенности «эмбриональной популяции» (Батыгина, 1999; Батыгина, Васильева, 2000). Феномен полиэмбрионии, или образование в одном семени нескольких дополнительных зародышей, наряду с зиготическим (Maheshwari, 1950), достаточно широко распространен среди покрытосеменных растений, однако проблема механизмов его возникновения все еще остается не раскрытой.

Особый интерес представляют определенные формы гаметофитной полиэмбрионии, в частности, образование дополнительных зародышей на базе нескольких зародышевых мешков в семязачатке, а также клеток одного гаметофита – так называемая апогаметия (Webber, 1940; Maheshwari, 1952; Yakovlev, 1967; Солнцева, 1999 и др.). Понимание природы этих явлений невозможно без детального исследования закономерностей формирования зародышевого мешка различных типов, характера специализации его клеток и возможности переключения программы их развития. Несмотря на значительный фактический материал, накопленный к настоящему времени в этой области, данные вопросы во многом остаются не ясными. Значительную актуальность представляет выявление характеристик инициальных клеток дополнительных зародышей, их генезиса (в сравнении с зиготическими зародышами), механизмов индукции и регуляции развития. Для понимания этих аспектов необходимо детальное изучение особенностей процессов оплодотворения, эндоспермогенеза, развития структур семени и их сопряженности с развитием половых и адвентивных зародышей, которым уделяется недостаточное внимание. Важное значение имеет анализ взаимосвязи гаметофитной полиэмбрионии с различными формами гаметофитного апомиксиса, поскольку эти явления имеют общие факторы индукции. Вместе с тем, именно комплексное решение этих вопросов с позиций системного подхода является необходимой основой для разработки теоретических аспектов проблемы полиэмбрионии (Батыгина, Виноградова, 2007).

Вскрытие механизмов гаметофитной и спорофитной полиэмбрионии и генетической гетерогенности семян, имеет важное практическое значение, поскольку данные явления широко

используется в селекционно-генетических работах для ускоренного получения внутривидовых форм, чистых линий, гаплоидов и гомозиготных диплоидных форм.

Одним из таксонов, характеризующихся значительным разнообразием и нередко высокой частотой полиэмбрионии, в том числе, гаметофитной, является род *Allium* (сем. *Alliaceae*), причем у представителей данного рода дополнительные зародыши могут формироваться из клеток как микропиллярного, так и халазального полюса зародышевого мешка (Модилевский, 1928, 1931; Nåkansson, 1951). В связи с этим виды рода *Allium* представляют собой удобный модельный объект для изучения гаметофитной полиэмбрионии. Несмотря на определенную степень изученности их эмбриологических процессов, главным образом, ранних стадий развития семязачатка и зародышевого мешка, большинство перечисленных выше аспектов, необходимых для понимания природы гаметофитной полиэмбрионии, остаются не исследованными.

**Цель исследования** - выявление закономерностей эмбриональных процессов, обуславливающих реализацию морфогенетических потенциалов клеток зародышевого мешка при разных типах гаметофитной полиэмбрионии у представителей семейства *Alliaceae* (*Allium ramosum* и *Allium schoenoprasum*).

**Задачи исследования:**

1. Детальное сравнительное цитоэмбриологическое исследование процессов формирования семязачатка, мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка; выявление морфогенетических корреляций, обуславливающих специфику развития основных структур.
2. Выявление морфогенетических потенциалов клеток гаметофита к полиэмбрионии и определение возможных механизмов, лежащих в основе их реализации.
3. Исследование процесса двойного оплодотворения и его роли для реализации полиэмбрионии у исследованных видов.
4. Сравнительный анализ процессов эндоспермо- и эмбриогенеза и закономерностей структурной организации развивающихся дополнительных зародышей.
5. Выявление морфогенетических корреляций и структурно-функциональных особенностей в развитии семени.
6. Определение частоты полиэмбрионии при прорастании семян и жизнеспособности дополнительных проростков.

**Научная новизна.** В работе получены новые данные по развитию семязачатка и семени, процессам мегаспорогенеза, развитию зародышевого мешка, оплодотворения, эмбрио- и эндоспермогенеза у *A. ramosum* и *A. schoenoprasum* (*Alliaceae*). На основании сравнительного анализа морфогенетических корреляций выявлены специфические особенности в формировании

семязачатка и семени у исследованных видов, отражающиеся на характере мейоза, развитии зародышевого мешка и специализации его элементов. С использованием системного комплексного подхода выявлены морфогенетические потенции клеток гаметофита к полиэмбрионии, реализацию которых во многом обуславливает соотношение транспорта метаболитов (апикального, базального и латерального) к зародышевому мешку. Впервые для *A. schoenoprasum* установлено развитие дополнительных зародышевых мешков из микропиллярной клетки диады и прослежено их развитие до стадии клеткообразования и специализации элементов, что является предпосылкой полиэмбрионии. Показано, что для данного вида формирование двух зародышей обусловлено необходимостью оплодотворения яйцеклеток обоих зародышевых мешков, что оказывает существенное влияние на частоту полиэмбрионии. Для *A. ramosum* подтверждена способность формирующихся на обоих полюсах зародышевого мешка яйцеклеток к автономному партеногенетическому развитию, что обуславливает высокую частоту полиэмбрионии на ранних стадиях формирования семени. В результате детального сравнительного анализа выявлена идентичность эмбриогенеза (Asterad-тип) двух развивающихся в семени зародышей: у *A. ramosum* на обоих полюсах одного зародышевого мешка, у *A. schoenoprasum* – в двух зародышевых мешках. Анализ результатов по развитию семени *A. ramosum* выявил сопряженность процессов, происходящих в его халазальной части: деструкции базальной части эндопахихалазы, функционирования синергиды, и перехода эндосперма к клеткообразованию, которые в значительной степени обуславливают переход халазального зародыша на глобулярную стадию и его дальнейшее развитие. Определена частота полиэмбрионии при прорастании семян: у *A. schoenoprasum* (0,1 %), у *A. ramosum* (5-10 %) и способность к дальнейшему развитию дополнительных проростков.

**Практическая значимость работы.** Детальное исследование репродуктивных процессов показало их значительное сходство у *A. schoenoprasum* и *A. ramosum*, что позволяет экстраполировать полученные данные на другие виды луков, особенно имеющие ценные хозяйственные признаки и используемые как в селекционно-генетических работах, так и в других отраслях народного хозяйства (медицине, фармакологии, садово-парковом дизайне и др.). Выявленные морфогенетические потенции клеток гаметофита к полиэмбрионии, а также предположения о возможных факторах их реализации, позволяют подойти к решению вопросов индукции и регуляции полиэмбрионии, а также к управлению репродуктивными процессами в биотехнологических разработках, например, в культуре *in vitro*. Контроль за развитием дополнительных зародышей, включая способ их образования, позволит разработать подходы к тиражированию растений с ценными признаками, что может быть использовано в прикладных областях биологии и медицины.

**Апробация.** Материалы, содержащиеся в диссертационной работе, были доложены на X Школе по теоретической морфологии растений (Киров, 2004), XVII International Botanical Congress (Vienna, 2005), Международной конференции молодых ученых-ботаников (Киев, 2007), II международной Школе молодых ученых (Уфа, 2007).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 6 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов и списка литературы (304 наименований, из них 189 на иностранных языках). Работа изложена на 160 страницах, включая 3 таблицы и 28 рисунков.

## Содержание работы

### Глава I. Явление полиэмбрионии. Обзор литературы

Обзор литературы, посвященный явлению полиэмбрионии, состоит из 5 разделов. Рассмотрены дискуссионные вопросы об объеме термина и классификации различных типов полиэмбрионии; дана оценка их биологической роли и практической значимости. На основании анализа происхождения дополнительных зародышей у покрытосеменных растений выявлены основные критерии классификации типов полиэмбрионии. Отмечена дискуссионность вопросов, связанных с правомерностью выделения категории «апогаметия» (развитие дополнительных зародышей из клеток зародышевого мешка – синергид и антипод). Сложность их решения во многом обусловлена отсутствием детальных эмбриологических данных по генезису как самих дополнительных зародышей, так и их инициальных клеток. В связи с этим дана морфофункциональная характеристика элементов зародышевого мешка и обозначены слабо изученные вопросы, касающиеся клеткообразования, специализации клеток гаметофита и факторов, обуславливающих переключение программы их развития. Выявлена взаимосвязь полиэмбрионии и апомиксиса. Проведен анализ распространения различных типов полиэмбрионии у представителей семейства *Alliaceae*. Отмечена недостаточная изученность вопросов формирования семени у видов *Allium*, включая процесс эмбриогенеза, что вызывает значительные трудности в исследовании морфогенетических потенций клеток гаметофита к полиэмбрионии и их реализации.

### Глава II. Материал и методы исследования

Объекты исследования: *Allium ramosum* L. (= *A. odorum* L.) и *A. schoenoprasum* L. – многолетние травянистые растения, относящиеся к корневищным лукам подрода *Rhizirideum* (G. Don.) Wendelbo, секциям *Butomissa* (Salisb.) R. Kam. и *Schoenoprasum* Dum. соответственно (Камелин, 1973).

Материал, включающий различные стадии развития бутонов и цветков, собран с растений, выращенных на интродукционных участках коллекции Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН. Фиксировали материал в смеси FAA (70 % этиловый спирт, формалин и ледяная уксусная кислота в соотношении 100 : 7 : 7. Приготовление постоянных препаратов производили по общепринятой цито-эмбриологической методике (Паушева, 1980). Срезы толщиной 8-12 м получены на микротоме Microm HM 325 (Carl Zeiss). Препараты окрашивали гематоксилином по Эрлиху с подкраской алциановым синим. Срезы заключали в канадский бальзам или в поливиниловый спирт "Mowiol" (Fluka, Germany).

Для выявления растущих пыльцевых трубок в тканях столбика и завязи, а также для проверки наличия каллозы в период мегаспорогенеза была использована окраска анилиновым синим, дающим флуоресцентную реакцию на каллозу. Анализ проводился на микроскопе Axioplan 2 с использованием широкополосного фильтра fc01.

Для анализа процесса оплодотворения у *Allium ramosum* проводили искусственное опыление изолированных цветков. Отдельные цветки в соцветии изолировали в период их раскрытия, предварительно удаляя не раскрывшиеся пыльники. Опыление проводили через 2-3 дня, когда столбик вытягивался, а головчатое рыльце становилось восприимчивым. Восприимчивость рыльца к пыльце определяли по методу Robinson (1929), окрашиванием рыльца 1 %-ным раствором  $KMnO_4$ . Часть кастрированных цветков оставляли в изоляторах без опыления для проверки наличия апомиксиса, отмеченного ранее у этого вида (Модилевский, 1928, 1930; Håkansson, 1951). Фиксацию изолированных опыленных цветков проводили через каждые 3 часа в течение первых суток, затем с периодичностью раз в сутки в течение 10 дней; неопыленные цветки фиксировали через сутки в течение 8 дней.

Частоту полиэмбрионии в зрелом семени у обоих видов *Allium* определяли с помощью проращивания семян в лабораторных условиях при комнатной температуре (по 200 семян в выборке) с последующим определением процентного соотношения семян с одним и двумя зародышами. Для *Allium ramosum*, у которого при проращивании семян выявилась высокая частота полиэмбрионии (8 %), был проведен анализ колебания этой частоты в течение 4-х лет (2001-2004 гг.).

### **Глава III. Морфологическая характеристика исследуемых видов**

В главе рассмотрены морфологические особенности вегетативной и генеративной сферы исследуемых видов и проведен сравнительный анализ с другими представителями рода *Allium*. Отмечены различия в строении соцветий: у *A. schoenoprasum* многочисленные цветки на коротких цветоножках собраны в плотный зонтик, у *A. ramosum* рыхлый зонтик образован меньшим количеством цветков с относительно длинными цветоножками. Различна и последовательность

раскрытия цветков в соцветии: у *A. schoenoprasum* первыми распускаются цветки в его верхней части, у *A. ramosum* L. - в нижней (цимозное и ботрическое соцветие, соответственно, по классификации З.Н. Филимоновой, 1963). Строение цветка у исследованных видов, как и у других луков, сходно:  $P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$ . У *A. ramosum* выявлены некоторые аномалии в строении цветков, связанные с увеличением числа элементов (лепестков, тычинок, столбиков, завязей или гнезд в завязи), реже - с их срастанием (тычинок и лепестков, тычинок и завязи и др.). Сделано предположение, что повышенная частота аномалий в строении соцветий *A. ramosum* имеет определенные корреляции с апомиктичным способом репродукции растений и потенциальными к полиэмбрионии. Аналогичные корреляции были выявлены у некоторых видов *Lupinus* и выделены расы, образующие фасциированные растения, в потомстве которых проявлялась наследственная склонность к полиэмбрионии. (Атабекова, 1957).

#### **Глава IV. Формирование и развитие семязачатка у исследованных видов**

Гинецей у представителей рода *Allium* синкарпный, состоит из трех сросшихся плодолистиков, плацентация центрально-угловая. У большинства видов в каждом гнезде завязи развивается по 2 семязачатка. Строению семязачатка у видов *Allium* посвящено достаточно много работ, как отечественных, так и зарубежных исследователей (Porter, 1936; Murphy, 1946; Hasitschka-Jenschke, 1957; Соколов, 1968; Миркамилов, 1971, 1975; Khaleel, Mitchell, 1982; Шамров, 1990, 1999; Ashurmetov et al., 2001 и др.). Однако данные очень противоречивы и не дают полной картины развития основных структур и характеристики типа семязачатка. Анализ литературы показал необходимость детального изучения генезиса семязачатка с учетом морфогенетических корреляций в развитии его основных структур и развивающегося зародышевого мешка не только для решения вопросов типизации семязачатка луков, но и для понимания механизмов реализации различных репродуктивных стратегий (программ развития) у разных видов луков (апомиксис, полиэмбриония, вивипария).

В результате исследования формирования и развития семязачатка у *A. schoenoprasum* и *A. ramosum* уточнен его тип - орто-кампилотропный, битегмальный, а по особенностям организации нуцеллуса (в соответствии с классификацией И.И. Шамрова, 1999) – медионуцеллятный, сочетающий в своем строении признаки красси- и тенуинуцеллятного семязачатков (наличие латеральной и базальной областей нуцеллуса при отсутствии париетальной ткани). Характерной особенностью строения семязачатка видов *Allium* является формирование синтетической структуры – эндопахихалазы, возникающей в результате конгенитального объединения нуцеллуса и внутреннего интегумента (термин введен Boesewinkel, Bouman, 1984). На стадии археспориальной клетки при первом периклиналильном делении эпидермальных инициалей внутреннего интегумента отделяются их наружные и внутренние производные, судьба



которых различна. Наружные дериваты образуют свободную часть внутреннего интегумента, в то время как внутренние, вместе с производными латеральной и базальной частей нуцеллуса – эндопахихалазы. В период мегаспорогенеза начинается интеркалярный рост эндопахихалазы, в результате чего происходит смещение границы оснований внутреннего интегумента и нуцеллуса относительно таковой внутреннего и наружного интегументов; при этом гипостаза смещается на уровень основания наружного интегумента. В процессе дальнейшего развития семязачатка массивность эндопахихалазы увеличивается и на стадии 4-ядерного зародышевого мешка происходит ее морфологическая дифференциация, более явно выраженная у *A. schoenoprasum*. Центральные ряды клеток эндопахихалазы, являющиеся непосредственным продолжением базальной части нуцеллуса, вытягиваются в продольном направлении и приобретают сходство с постаментом семязачатков крассинуцеллятного типа. Базальная часть эндопахихалазы, контактирующая с гипостазой, представлена более мелкими клетками с плотной цитоплазмой и сходна с подиумом.

Несмотря на значительное сходство структурной организации семязачатка исследованных видов, в развитии его структур выявлены определенные различия, проявляющиеся, главным образом, в темпах и направленности процессов деструкции нуцеллуса, внутреннего интегумента и эндопахихалазы, начиная со стадии вступления мегаспороцита в мейоз, а также в характере морфологической дифференциации эндопахихалазы, начиная со стадии сформированного зародышевого мешка до его созревания (у *A. schoenoprasum* она усиливается, а у *A. ramosum* – утрачивается на фоне преобразований ее базальной части в специализированную ткань, выполняющую активную транспортную функцию). Данные различия, выявленные на основании сравнительного анализа морфогенетических корреляций в развитии структур семязачатка у двух видов, сопряжены с особенностями прохождения процессов их мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка.

В заключительной части главы обсуждаются вопросы, связанные с дискусионностью типизации семязачатка у видов *Allium* и сложностью его структурной организации. Отмечена важность точной характеристики структур семязачатка, особенно, таких как халаза, гипостаза, постамент и подиум (Батыгина, Шамров, 1994; Шамров, 1999). Дана характеристика эндопахихалазы, которая у видов *Allium* описана впервые, и рассмотрено ее участие в транспорте метаболитов к развивающемуся гаметофиту. Анализ полученных данных по развитию семязачатка у луков позволил обсудить некоторые вопросы, касающиеся филогенетических отношений между родами семейства *Alliaceae*.

## Глава V. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка

Процессы мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка исследованы у относительно большого количества видов *Allium*, относящихся к различным подродам: *Allium*, *Rhizerideum*, *Melanocrommyum*, *Amerallium* (в соответствии с классификацией Р.В. Камелина, 1973). Известно, что для всех представителей рода характерно развитие зародышевого мешка по биспорическому *Allium*-типу (Weber, 1929; Porter, 1936; Murphy, 1946; Håkansson, 1951; Глущенко, 1957; Гваладзе, 1961, 1973; Седова, 1966; Соколов, 1968, 1968б; Миркамилов, 1969, 1971; Енгальчева, 1998; Ashurmetov et al., 2001). При характеристике зародышевого мешка у видов *Allium* многие авторы особое внимание уделяют синергидам, одна из которых становится гипертрофированной, сохраняется длительное время после оплодотворения и выполняет трофическую функцию. Однако, несмотря на обширный материал по развитию зародышевого мешка у представителей рода *Allium*, некоторые закономерности, особенно поздние стадии его развития – клеткообразование и дифференциация элементов, остаются недостаточно ясными.

Результаты исследования подтвердили, что зародышевые мешки у *A. ramosum* и *A. schoenoprasum* являются биспорическими 2-митозными, биполярными и развиваются в соответствии с *Allium*-типом (по классификации И.Д. Романова, 1971). Сравнительный анализ выявил определенные различия в процессе мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка. Мегаспороцит *A. schoenoprasum* характеризуется четкой поляризацией (ядро смещено в микропилярную часть клетки, в халазальной формируется крупная вакуоль), что определяет неравный характер первого мейотического деления и образование неравной диады клеток (халазальная клетка по размеру превышает микропилярную). У *A. ramosum* поляризация мегаспороцита не выражена (крупное ядро расположено в центре клетки), вследствие чего после первого деления мейоза формируется диада равных по размеру клеток. В ходе ценоцитной стадии развития зародышевого мешка отмечены характерные для каждого вида особенности: 1) преобладание продольного роста ценоцита, обуславливающего его узкую форму у *A. schoenoprasum*, и латерального, приводящего к расширению зародышевого мешка в центральной части при сохранении зауженных концов, - у *A. ramosum*; 2) частое возникновение различий в размерах ядер 4-ядерного ценоцита с тенденцией отставания в росте ядер на халазальном полюсе у *A. schoenoprasum* и, наоборот, увеличения их объема, сопряженного с изменением их структуры, – у *A. ramosum*; 3) проявление различий в топографии клеток на противоположных полюсах зародышевого мешка в процессе их дифференциации (на микропилярном - две клетки в основании полюса и одна выше, занимающая латеральное положение, на халазальном – все три клетки в основании) у *A. schoenoprasum*, и сохранение идентичной топографии клеток на противоположных полюсах (две клетки в основании полюса и одна выше, занимающая латеральное положение) – у *A. ramosum*; 4) различный характер специализации клеток на противоположных полюсах зародышевого мешка (на микропилярном – яйцевой аппарат из двух синергид и яйцеклетки, на халазальном – три антиподы) у *A. schoenoprasum*, и сходный (на каждом полюсе - яйцевой аппарат) у *A. ramosum*. Выявленные различия сопряжены с различиями в поведении окружающих структур семязачатка – характером деструкции прилегающих клеток нуцеллуса, внутреннего интегумента и эндопахихалазы.

Кроме того, в результате исследования у каждого вида выявлены специфические особенности, связанные с реализацией морфогенетических потенциалов клеток гаметофита к полиэмбрионии. У *A. schoenoprasum* часто микропилярная клетка диады, наряду с халазальной способна к дальнейшему развитию и формированию

дополнительного зародышевого мешка. Такое поведение клеток диады, по-видимому, обусловлено возможностью эквационного деления формирующихся в некоторых случаях неполяризованных (или слабо поляризованных) мегаспороцитов. В процессе развития, как правило, один из двух развивающихся гаметофитов отстает в развитии и постепенно подвергается дегенерации. Однако в ряде случаев оба зародышевых мешка полностью завершают свое формирование и характеризуются сходной структурной организацией. Количественная оценка образования дополнительных зародышевых мешков и их способности к дальнейшему развитию приведена в таблице 1.

Таблица 1. Развитие дополнительных зародышевых мешков у *A. schoenoprasum*

Стадия развития зародышевого мешка (ЗМ)	Количество исследованных семязачатков, из них	
	с одним зародышевым мешком (%)	с двумя зародышевыми мешками (%)
2-ядерный ЗМ	14 (58 %)	10 (42 %)
4-ядерный ЗМ	35 (81 %)	8 (19 %)
сформированный ЗМ	41 (87 %)	6 (13 %)
зрелый ЗМ	32 (91 %)	3 (9 %)

У *A. ramosum* морфогенетическими потенциями к образованию дополнительных зародышей обладают клетки халазального полюса зародышевого мешка, дифференцирующиеся по типу яйцевого аппарата. Формирование зародышевых мешков с яйцевыми аппаратами на обоих полюсах отмечено в 97 % исследованных семязачатков, что можно рассматривать как типичную организацию для этого вида.

Следует отметить, что у *A. ramosum* были выявлены характерные отклонения в развитии зародышевого мешка, приуроченные к определенным, наиболее продолжительным стадиям его формирования – стадии 4-ядерного ценоцита и созревания зародышевого мешка (таблица 2).

Таблица 2. Проявление отклонений в развитии зародышевого мешка у *A. ramosum*.

Стадия развития	Количество исследованных семязачатков, из них	
	С нормальным развитием и строением зародышевого мешка	С отклонениями в развитии и строении зародышевого мешка
мегаспороцит	45 (98 %)	1 (2 %)
диада	26 (87 %)	4 (13 %)
2-ядерный ЗМ	22 (88 %)	3 (12 %)
4-ядерный ЗМ	28 (58 %)	12 (42 %)
сформированный ЗМ	25 (97 %)	1 (3 %)
зрелый ЗМ	22 (57 %)	17 (43 %)

Именно в это время происходят основные «перестройки» в структурах семязачатка: интенсивный рост, дифференциация эндопахихалазы и начало деструкции в прилегающих латеральных слоях нуцеллуса и внутреннего интегумента - на стадии 4-ядерного ценоцита, и активизация процессов разрушения латеральных слоев внутреннего интегумента, утрата морфологической дифференциации эндопахихалазы и специализация ее базальной части – в период созревания зародышевого мешка. Полученные данные свидетельствуют о том, что стадии 4-ядерного ценоцита и созревания зародышевого мешка являются критическими, в ходе которых, вследствие нарушений морфогенетических корреляций, может происходить изменение программы развития клеток развивающегося зародышевого мешка (Batygina, Vasylieva, 2003).

В заключительной части главы обсуждаются вопросы, связанные с возможностью переключения программы развития некоторых клеток гаметофита у различных представителей рода *Allium*, а также вероятные причины, приводящие к реализации клетками иных морфогенетических потенций: нарушение поляризации мегаспороцита, апомиктический способ развития гаметофита, различные отклонения в процессе формирования ценоцита, характер клеткообразования, специфика топографии клеток, обусловленная формой зародышевого мешка и др.

## Глава VI. Опыление и процесс оплодотворения у исследуемых видов

Анализ литературных данных показал, что процесс оплодотворения у представителей *Allium* относится к слабо изученным вопросам их биологии. Исследование процесса двойного оплодотворения неразрывно связано с изучением вопросов биологии цветения и опыления. Однако многочисленные исследования по биологии цветения и опыления видов *Allium* часто находятся вне связи с закономерностями процесса оплодотворения (Устинова, 1950; Гваладзе, 1960, 1963, 1970; Глущенко, 1964; Талиева, Юрьева, 1985, Голубев и др., 2005). Наиболее детально в этом отношении исследованы *A. fetissoyii* Rgl., *A. schubertii*, *A. nutans* L. (Миркамилов, 1971; Стожарова, 1973; Енгальчева, 1998).

В результате исследования прогамной фазы оплодотворения у *A. schoenoprasum* и *A. ramosum* было показано, что к моменту раскрытия цветка зародышевый мешок полностью сформирован и готов к оплодотворению. Цветение отдельного цветка продолжается 3-4 дня, что согласуется и с литературными данными по другим видам *Allium*. Рыльце готово к восприятию пыльцы, когда пыльники наружного круга тычинок уже раскрыты и начинают вскрываться пыльники тычинок внутреннего круга. Как правило, для луков характерно перекрестное опыление; в период цветения цветки посещают различные виды насекомых, главным образом, перепончатокрылые (шмели, пчелы) и двукрылые. Однако, в случае попадания на рыльце пыльцы из пыльников тычинок внутреннего круга возможно самоопыление (автогамия).

Зрелые пыльцевые зерна у *A. schoenoprasum* и *A. ramosum* (как и у других луков) 2-клеточные, состоят из небольшой генеративной клетки с вытянутым ядром и крупной вегетативной - с округлым ядром и плотной цитоплазмой, богатой запасными веществами. При анализе пыльцевых зерен в зрелых пыльниках *A. ramosum* отмечена высокая степень отклонений в их строении. К их

числу относится и частое деление генеративной клетки с образованием двух клеток спермиев, т.е. в зрелом пыльнике у данного вида, наряду с 2-клеточными пыльцевыми зернами, присутствуют 3-клеточные. При попадании на рыльце пыльцевые зерна быстро прорастают, при этом одновременно с ростом пыльцевой трубки происходит деление генеративной клетки. Образовавшиеся спермии крупные, округлой формы, с большим сильно хроматизированным ядром и тонким слоем цитоплазмы. Проводниковый тракт столбика у исследованных видов, как и у других луков, представлен проводниковой тканью, между клетками которой растут пыльцевые трубки. После прохождения столбика пыльцевые трубки входят в полость завязи, и по клеткам плацентарного и фуникулярного обтуратора достигают микропиле.

Характерно, что в большинстве случаев у обоих исследуемых видов пыльцевые трубки входят в зародышевый мешок, минуя синергиды. Аналогичный способ вхождения пыльцевой трубки был отмечен у некоторых других видов луков (Глущенко, 1964; Миркамилов, 1971). У *A. schoenoprasum* пыльцевая трубка вскрывается сразу на выходе из канала микропиле и изливает свое содержимое в пространство между синергидами; у *A. ramosum* она проходит между синергидами, по поверхности одной из них в направлении ее апикальной части, и вскрывается в пространстве между центральной клеткой и яйцевым аппаратом. Спермии, выходящие из пыльцевой трубки, сохраняют округлую форму и не теряют цитоплазму. После вхождения пыльцевой трубки и освобождения спермиев, обе синергиды сохраняют целостность и не проявляют признаков дегенерации.

Анализ полученных данных по двойному оплодотворению показал, что для *A. schoenoprasum* данный процесс является необходимым этапом для развития зародыша и эндосперма. У *A. ramosum*, вероятно, необходимым является только одно звено этого процесса – тройное слияние; зародыши, как правило, развиваются партеногенетически, то есть данный вид характеризуется наличием псевдогамии (по терминологии В.А. Поддубной-Арнольди, 1976). Специфика организации зародышевого мешка у данного вида, состоящая в формировании двух идентичных яйцевых аппаратов на его противоположных полюсах приводит, соответственно, к образованию двух зародышей на противоположных полюсах, что указывает не только на морфологическое, но и на функциональное сходство яйцеклеток. Однако, наряду с апомиктичным развитием зародышей, не исключена и вероятность их образования в результате оплодотворения как микропилярной, так и халазальной яйцеклетки, что свидетельствует о факультативной природе апомиксиса у *A. ramosum*. На основании анализа особенностей прохождения двойного оплодотворения выявлены различия между исследуемыми видами по характеру тройного слияния – у *A. schoenoprasum* спермий и оба полярных ядра сливаются одновременно, у *A. ramosum* спермий сливается сначала с одним полярным ядром с последующим их объединением со вторым

полярным ядром. Сингамия у обоих видов осуществляется сходным образом, по премитотическому типу (по классификации Е.Н. Герасимовой-Навашиной, 1971). Установлено, что для *A. schoenoprasum* оплодотворение играет определяющую роль в проявлении полиэмбрионии, однако только при условии полиспермии, так как лишь при наличии дополнительных спермиев в дополнительных зародышевых мешках происходит формирование зиготы и дальнейшее развитие зародыша.

В конце главы проведено сопоставление полученных результатов и литературных данных, касающихся способов развития зародыша (половой и апомиктический), корреляций между апомиксисом и увеличением процента аномалий в развитии пыльцы, протекании прогамной фазы оплодотворения, способов вхождения пыльцевых трубок в зародышевый мешок, полиспермии и возможности оплодотворения яйцеклетки, формирующейся на халазальном полюсе.

## **Глава VII. Развитие эндосперма**

Анализ литературы по развитию эндосперма у представителей рода *Allium*, показал значительную степень исследования этого вопроса. Однако, некоторые моменты, связанные преимущественно с характером клеткообразования и последующим развитием клеточного эндосперма, остаются слабо изученными или дискуссионными.

Результаты исследования показали, что у *A. schoenoprasum* и *A. ramosum* (как и у других видов луков) эндосперм развивается по нуклеарному типу, причем для каждого вида характерны специфические особенности ранних стадий его формирования, зависящие от положения полярных ядер в центральной клетке в момент тройного слияния. *A. ramosum* характеризуется постоянством положения полярных ядер – в ее центральной части, вследствие чего дериваты первичного ядра эндосперма локализуются именно в этой области, и лишь после образования большого количества ядер происходит их распределение в микропилярном и халазальном направлениях по периферии клетки. У *A. schoenoprasum* отмечена вариабельность положения полярных ядер, что оказывает влияние на характер ранних этапов развития эндосперма. При образовании первичного ядра эндосперма в центральной части клетки отмечены два варианта поведения его производных, первый из которых сходен с начальным этапом развития эндосперма у *A. ramosum*. Во втором варианте после первого деления первичного ядра эндосперма одно из дочерних ядер перемещается в халазальный конец клетки, другое – остается в ее центральной части. В дальнейшем формируется две группы ядер, причем ядра халазальной группы отличаются от центральной увеличением размеров, возможно, пloidности и более медленными темпами делений. Кроме того, у данного вида первичное ядро эндосперма иногда формируется вблизи халазального полюса центральной клетки; в этих случаях производные его первых делений длительное время остаются

в этой области и также характеризуются увеличением размеров и, по-видимому, ploидности. Поведение ядер, формирующихся в халазальной зоне эндосперма свидетельствует о выполнении ею гаусториальной функции.

Несмотря на выявленные различия в поведении ядер эндосперма на ранних стадиях, его дальнейшее развитие у обоих видов в целом имеет общие закономерности: увеличение числа ядер и их распределение по периферии ценоцита; появление гетероморфизма ядер в халазальной части; инициация процесса клеткообразования в микропилярной области при длительном сохранении ценоцитного состояния в халазальной, контактирующей с сохраняющимися клетками эндопахихалазы; переход к аккумуляции запасных веществ в клетках эндосперма и его сохранение в зрелом семени, где он занимает большую часть и состоит из крупных клеток с утолщенными гемицеллюлозными оболочками с крупными ядрами и плотной цитоплазмой.

В конце главы обсуждаются вопросы различного поведения ядер эндосперма на ранних стадиях развития, локализованных в центральной и халазальной части первичной клетки эндосперма. Проанализированы причины появления гетероморфизма ядер во время ценоцитной стадии развития эндосперма у представителей рода *Allium*. Рассмотрены дискуссионные вопросы о характере клеткообразования и направленности данного процесса. На основании анализа структурных особенностей ядер халазальной части первичной клетки эндосперма у *A. schoenoprasum* сделано заключение о наличии некоторых признаков, характерных для ранних стадий развития эндосперма гелобиального типа.

### **Глава VIII. Развитие зародыша у исследованных видов**

Эмбриогенез луков относится к наиболее слабо изученным вопросам. Главным образом, авторы дают краткую характеристику начальных этапов деления зиготы, общее описание стадий развития зародыша (проэмбрио, глобулярную, торпедовидную) и строения зародыша в зрелом семени. Тип эмбриогенеза у видов *Allium* различными авторами определяется по-разному: Onograd-тип (Гваладзе, 1960; Миркамилов, 1971; Шамров, 1990; Енгальчева, 1998; Ashurmetov et al., 2001), или Asterad-тип (Соколов, 1971; Xi, 1987).

В результате сравнительного анализа эмбриогенеза у *A. schoenoprasum* и *A. ramosum* были выявлены общие закономерности данного процесса. Развитие зародыша происходит в соответствии с Asterad-типом (по классификации Johansen, 1950), независимо от способа его образования – после оплодотворения (*A. schoenoprasum*) или партеногенетически (*A. ramosum*). На ранних стадиях развития организация зародыша характеризуется четкой ярусностью – в образовании его тела принимают участие производные как клетки *ca*, так и клетки *cb*. Производные клетки *ca* дают начало семядольному локусу и апексу побега, на основе

производных *cb* развивается гипокотиллярная зона и гипофизис, дающий начало корневому полюсу. Базальные производные *cb* формируют короткий, однорядный (из 4-6 клеток) суспензор, который функционирует до стадии органогенеза; при переходе к торпедовидной стадии он практически полностью дегенерирует. Процесс инициации апекса побега у исследованных видов происходит очень быстро и связан с началом интенсивного роста семядоли, в результате чего последняя занимает осевое положение, а точка роста смещается в латеральное, как и у других однодольных (Guignard, Mestre, 1969). В процессе дальнейшего развития зародыша происходит формирование его основных структур и их тканевая дифференциация: выделение прокамбиальных тяжей в области семядоли и гипокотилия, плеромы, периллемы и чехлика в области корневого полюса. В зрелом семени зародыш хорошо дифференцирован на органы. Большую его часть составляет длинная, изогнутая семядоля, терминальная часть которой выполняет гаусториальную функцию, о чем свидетельствует наличие в этой области крупных клеток, аккумулирующих запасные вещества, а также удлинение ее эпидермальных клеток.

Сравнительный анализ развития зародышей на микропилярном и халазальном полюсе у *A. ramosum* показал идентичность их развития. В большинстве случаев зародыш на халазальном полюсе дегенерирует при переходе к глобулярной стадии, однако иногда оба зародыша способны к дальнейшему развитию и прорастанию. В соответствии с литературными данными (Batygina, Vasylieva, 2003), глобулярная стадия в развитии зародыша является критической и жизнеспособность зародыша на халазальном полюсе обусловлена сопряженностью процессов формирования структур семени и эндосперма (см. далее).

У *A. schoenoprasum* в процессе развития семени отмечены единичные случаи развития в его микропилярной части двух зародышей, характеризующихся сходной структурной организацией, что может свидетельствовать о едином типе их эмбриогенеза. Происхождение этих зародышей из разных зародышевых мешков подтверждается наличием в таких семенах ценоцитного эндосперма с бóльшим числом ядер, чем в соседних семенах с одним зародышем на такой же стадии развития.

В связи с отсутствием в литературе детальных данных по процессу эмбриогенеза у луков, в заключительной части главы обсуждаются вопросы, связанные с характером развития зародышей у представителей рода *Allium* в свете новизны полученных данных.

## **Глава IX. Формирование семени и его прорастание**

Литературный обзор по эмбриологии луков показал отсутствие данных по процессам формирования семени; существует лишь несколько работ, посвященных строению зрелых семян, а также морфологической характеристике их семенной кожуры (Черемушкина и др., 1990; Kruse,



1997, 2000). Больше внимание авторы уделяли характеру прорастания различных видов *Allium* и выявлению оптимальных температурных условий для прохождения этого процесса.

В результате исследования *A. ramosum* и *A. schoenoprasum* были детально прослежены процессы преобразования семязачатка в семя. Сравнительный анализ показал, что у обоих видов основная тенденция в преобразовании структур семязачатка состоит в дальнейшем разрушении эндопахихалазы и собственно внутреннего интегумента. Однако в характере и направленности процессов деструкции эндопахихалазы выявлены определенные различия: на ранних стадиях, приуроченных к первым делениям зиготы и формирования проэмбрио, у *A. schoenoprasum* лизису в основном подвергается зона «постаменты», за счет чего происходит изгиб эндоспермального ценоцита и его «внедрение» в базальную часть эндопахихалазы; у *A. ramosum*, наоборот, в первую очередь разрушаются латеральные слои эндопахихалазы, тогда как центральная часть сохраняется в виде колонки клеток, с которой сохраняется связь развивающегося на халазальном полюсе зародыша и контактирующих с ним синергид. Синергиды у обоих видов (у *A. ramosum* на обоих полюсах) характеризуются длительной способностью функционировать, при этом происходит значительное увеличение их размеров и уровня пloidности за счет продолжающихся эндомитозов. Тесный контакт синергид с зародышем подтверждает их трофическую функцию в обеспечении проэмбрио питательными веществами.

При переходе зародыша к глобулярной стадии семя *A. ramosum* значительно увеличивается в размере, что сопряжено с возрастанием объема развивающегося эндосперма, его продолжительным функционированием в ядерной фазе и задержкой процесса клеткообразования. У *A. schoenoprasum* ростовые процессы в семени, а также процессы разрушения латеральных слоев эндопахихалазы происходят более равномерно; эндоспермальный ценоцит занимает меньший объем семени, что сопряжено с его более ранним переходом к клеткообразованию.

Процесс клеткообразования у обоих видов приурочен к глобулярной стадии развития зародыша и начинается с микропилярной части семени. В это время происходит окончательное разрушение длительно сохраняющейся синергиды, располагавшейся рядом с зародышем и обеспечивавшей его питание. Также начинаются процессы лизиса в клетках суспензора, обеспечивающего до этого времени связь зародыша с материнским организмом. Вследствие этого, дальнейшее развитие зародыша связано с его взаимодействием с формирующимися вокруг него клетками эндосперма. Характерно, что у *A. ramosum* в большинстве развивающихся семян зародыши на халазальном полюсе начинают дегенерировать на стадиях позднего проэмбрио и лишь в некоторых случаях переходят к глобулярной стадии. Анализ морфогенетических корреляций в развитии халазального зародыша и структур семени выявил, что его жизнеспособность связана с пространственно-временной координацией процессов деструкции

образуемой ранее центральной колонки клеток эндосперма, дегенерации сопутствующей зародышу синергиды и перехода к клеткообразованию эндосперма в халазальной части. Скоррелированность данных процессов во времени обеспечивает непрерывный транспорт веществ к зародышу и его дальнейшее развитие. Нарушение этой корреляции приводит к отсутствию контакта халазального зародыша с клетками, обеспечивающими транспорт метаболитов, и в конечном итоге, к его гибели.

Сравнительный анализ развития семени у *A. schoenoprasum* и *A. ramosum* также позволил выявить специфику формирования семенной кожуры. У обоих видов в образовании семенной кожуры принимает участие только наружный интегумент. При этом инициация данного процесса, по-видимому, связана с процессом клеткообразования в эндосперме. Так, у *A. schoenoprasum* процесс клеткообразования в эндосперме начинается раньше, чем у *A. ramosum* (в соответствии со стадиями развития зародыша). У данного вида на стадии глобулярного зародыша, при распределении первого слоя клеток практически по всей поверхности эндосперма, в клетках наружного интегумента начинаются процессы деструкции – пикноз ядер, сильная вакуолизация, лизис клеточных стенок и образование полостей. Наряду с этим в клетках его наружной эпидермы начинают утолщаться клеточные стенки за счет отложения веществ, обеспечивающих механическую и защитную функцию (по данным Г.А. Комар, 1985 – меланиносодержащих). У *A. ramosum* процесс формирования семенной кожуры происходит аналогичным способом, но значительно позже - на торпедовидной стадии развития зародыша.

Зрелые семена у исследованных видов характеризуются сходной организацией: экзотестальные, с хорошо развитым, дифференцированным на органы зародышем, большую часть которого составляет длинная, закрученная в халазальной части семядоля, терминальный конец которой имеет плотный контакт с клетками эндосперма и характеризуется гаусториальной функцией. Большая часть семени заполнена клеточным эндоспермом, клетки которого содержат большое количество запасных питательных веществ.

Анализ прорастания семян *A. schoenoprasum* и *A. ramosum* в лабораторных условиях показал их высокую всхожесть: у *A. schoenoprasum* - 98 %, у *A. ramosum* – 100 % (в выборке из 200 семян каждого вида). При проращивании семян у обоих видов были отмечены дополнительные проростки из одного семени, что подтверждает факт завершения дополнительными зародышами эмбриогенеза. Следует отметить, что у *A. ramosum* при прорастании двух зародышей, проростки появляются с противоположных концов семени - из микропиле и со стороны халазы, где развивающийся в этой зоне зародыш прорывает семенную кожуру. У *A. schoenoprasum* появление двух проростков из одного семени происходит с микропиллярного конца. Проростки, как и

зародыши, у обоих видов характеризуются идентичностью структурной организации и способностью к развитию.

Мониторинг прорастивания семян исследованных видов выявил относительно высокую частоту полиэмбрионии у *A. ramosum*, причем на протяжении 4-х лет исследования в ее проявлении отмечены колебания от 1 до 10 %. У *A. schoenoprasum* частота полиэмбрионии при прорастании семян составляла лишь 0,1%.

В конце главы сделано заключение, что полученные данные позволяют определить основные закономерности развития семени у представителей рода *Allium*. На основании выявленных морфогенетических корреляций в развитии зародышей, эндосперма и окружающих структур семени обсуждены вопросы, касающиеся механизмов реализации полиэмбрионии у исследованных видов.

### Выводы

1. Сравнительный анализ формирования семязачатка, мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *A. schoenoprasum* и *A. ramosum* выявил основные черты их сходства и различий.

Сходство: тип семязачатка (орто-кампилотропный, битегмальный, медионуцеллярный, с эндопахихалазой), развитие зародышевого мешка по биспорическому *Allium*-типу.

Различия в темпах и направленности деструкции нуцеллуса, внутреннего интегумента и эндопахихалазы семязачатка, и характере ее морфологической дифференциации сопряжены со спецификой поляризации мегаспороцита, характером его первого деления, организацией зародышевого мешка на ценоцитной и клеточной стадии и особенностями специализации его клеток.

2. Специфика процессов мегаспорогенеза, развития зародышевого мешка у исследованных видов определяет различия в морфогенетических потенциях его клеток к полиэмбрионии.

- у *A. schoenoprasum* в результате изменения характера поляризации мегаспороцита и первого мейотического деления обе клетки диады способны формировать зародышевые мешки, которые в случае достижения зрелости имеют сходное строение - яйцевой аппарат на микропилярном полюсе, три антиподы - на халазальном и центральная клетка.

- у *A. ramosum* формирование двух идентичных яйцевых аппаратов на противоположных полюсах, клетки которых сходны по топографии.

3. Различия в морфогенетических потенциях клеток гаметофита во многом обусловлены различным соотношением апикального, базального и латерального транспорта веществ к

мегаспорциту и зародышевому мешку в процессе их генезиса (преобладание апикально-базального транспорта у *A. schoenoprasum* и латерального – у *A. ramosum*), о чем свидетельствует сравнительный анализ морфогенетических корреляций в их развитии с окружающими структурами семязачатка.

4. Оплодотворение у обоих видов является критической стадией для реализации морфогенетических потенций к полиэмбрионии.

У *A. schoenoprasum* зародыш и эндосперм развиваются после двойного оплодотворения, что влияет на частоту полиэмбрионии; зародыш в дополнительном зародышевом мешке формируется только при полиспермии.

У *A. ramosum* зародыши на обоих полюсах зародышевого мешка развиваются партеногенетически, эндосперм – в результате тройного слияния; его отсутствие приводит к гибели семени.

5. Эндосперм у обоих видов нуклеарного типа, в зрелом семени занимает его большую часть, состоит из крупных клеток с утолщенными гемицеллюлозными оболочками, крупными ядрами и плотной цитоплазмой с запасными веществами.

Выявлена специфика ранних стадий развития эндосперма:

- у *A. ramosum* дериваты первичного ядра эндосперма всегда располагаются в центральной части первичной клетки эндосперма;

- у *A. schoenoprasum* их положение варьирует: либо в центральной, либо в халазальной или в обеих частях клетки. В последнем варианте отмечено увеличение размеров, пloidности халазальных ядер и задержка делений по сравнению с ядрами центральной области; это дает основание предполагать гаусториальную функцию халазального конца эндосперма.

6. Эмбриогенез у *A. schoenoprasum* и *A. ramosum* соответствует Asterad-типу и не зависит от способа образования зародыша – половой у *A. schoenoprasum* или партеногенез у *A. ramosum*. В зрелом семени зародыш дифференцирован на органы: апекс побега, гипокотиль-корневую ось и изогнутую в апикальной части семядолю, выполняющую гаусториальную функцию. Морфогенез зародышей, формирующихся: у *A. ramosum* на противоположных полюсах семени, у *A. schoenoprasum* в двух зародышевых мешках, развивающихся из сестринских мегаспор выявил идентичность их строения.

7. Для обоих исследованных видов характерно снижение частоты реализации потенций к полиэмбрионии с момента формирования дополнительных яйцеклеток в зародышевом мешке до образования сформированного зародыша в зрелом семени: у *A. schoenoprasum* - с 9 % до 0,1 %; у *A. ramosum* – с 97 % до 10 % (max). Это обусловлено различными факторами: у *A. schoenoprasum* – отсутствием оплодотворения дополнительной яйцеклетки, у *A. ramosum* – нарушениями морфогенетических корреляций в развитии дополнительного зародыша, эндосперма и окружающих структур семени.

### **Список работ, опубликованных по теме диссертации**

1. Виноградова Г.Ю., Батыгина Т.Б., Титова Г.Е. Происхождение и генезис адвентивных зародышей при апогамии // Матер. X школы по теоретической морфологии растений "Конструкционные единицы в морфологии растений". Киров. ВятГГУ. 2004. С.153-155.

2. Vinogradova G.Y., T.B.Batygina, G.E.Titova Apogamety and genetic heterogeneity in genus *Allium* L. (Alliaceae L.) // Abstr. XVII Intern. Bot.Congress. Austria. Viena. 2005. P.483.

3. Vinogradova G.Y. The phenomenon of antipodal apogamety in *Allium ramosum* // Abstr. I Intern. School for Young Scientists "Embryology and biotechnology". Russia. St-Petersburg. 2005. P. 58.

4. Батыгина Т.Б., Виноградова Г.Ю. Феномен полиэмбрионии. Генетическая гетерогенность семян // Онтогенез. 2007. Т. 38. № 3. С. 166-191.

5. Виноградова Г.Ю. Особенности эмбриологии *Allium ramosum* L. (Alliaceae) в связи с явлением полиэмбрионии // Материалы междунар. конф. молодых ученых-ботаников "Актуальные проблемы ботаники и экологии". Киев. 2007. с. 202-203.

6. Виноградова Г.Ю. Явление апогамии у покрытосеменных растений // Материалы II междунар. Школы молодых ученых "Эмбриология, биотехнология и генетика". Уфа. 2007. с. 31-33.