

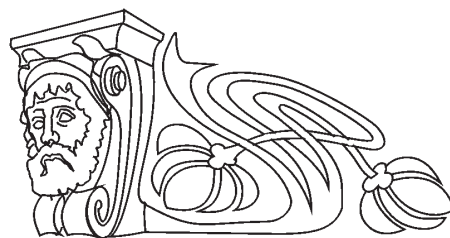


УДК 581.163 + 582.623.2

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SALIX*

Е. В. Угольникова, А. С. Кашин

Саратовский государственный университет
E-mail: kashinas@sgu.ru



В ходе цитоэмбриологического исследования и исследования семенной продуктивности растений видов рода *Salix*, произрастающих в различных районах Саратовской области, установлена способность к гаметофитному апомиксису в 8 популяциях 6 видов. Для исследованных видов этот способ размножения отмечен впервые.

Ключевые слова: гаметофитный апомиксис, семенная продуктивность популяции, режимы цветения, *Salix*, цитоэмбриология.

The Peculiarities of Seeded Reproduction of Some Species of *Salix* L.

E. V. Ugolnikova, A. S. Kashin

During the cytoembryological investigation and the research of seed productivity of the species of *Salix* L., growing in the different areas of Saratov region the ability of gametophyte apomixis was found out in 8 populations of 6 species of willows. This way of seeded reproduction of willows was noticed for the first time.

Key words: apomixis, seed productivity of population, regime of flowering *Salix*, cytoembryology.

Проблема апомиксиса у растений вызывает интерес исследователей уже более 100 лет. Она тесно связана с рядом фундаментальных проблем биологии, таких как эволюция пола и системы размножения растений. Интерес к ней неизменно сохраняется в связи с перспективами, которые ожидаются от использования этого явления в селекции [1, 2]. Однако даже вопрос о широте и степени распространения этого явления у покрытосеменных растений до сих пор остаётся открытым [3], несмотря на достаточно многочисленные попытки составить исчерпывающий список апомиктичных видов, родов и семейств [3–9]. В списке J. Carman указано 406 апомиктичных видов 126 родов из 35 семейств. Очевидно, что этот список далёк от исчерпывающего. Это красноречиво показывают результаты исследования видов семейства Asteraceae в пределах одной Саратовской области, предпринятые в последние годы. В ходе этих исследований апомиксис обнаружен у 18 видов и 7 родов, которые не отмечены в списке J. Carman [8, 9], что расширяет список апомиктичных родов апомиктов данного семейства на 25%, а список видов – более чем на 10% [3].

В целом цветковые растения изучены в отношении способа семенного размножения не-

достаточно, поэтому любые исследования их системы семенного размножения заслуживают внимания. Целью наших исследований было выявление апомиксиса в популяциях видов рода *Salix* (Salicaceae), установление частоты и форм апомиксиса у них по цитоэмбриологическим признакам и по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения.

К числу признаков, косвенно указывающих на высокую вероятность апомиксиса у видов, относятся такие признаки, как широкие географические ареалы, космополизм, сложная таксономическая дифференциация и внутривидовой полиморфизм, принадлежность к крупным семействам и родам [10–12]. Представители рода *Salix* (Salicaceae) зачастую характеризуются именно этими признаками. Этот род – один из наиболее крупных родов российской флоры и самый крупный в нашей природной дендрофлоре. В мировой флоре род насчитывает около 400 видов, из них во флоре европейской части России встречается более 50 видов. В большинстве районов страны ивы играют значительную роль в сложении растительного покрова и широко используются в хозяйственных целях. В местах повышенного увлажнения, особенно по берегам водоемов и в речных долинах, ивы почти везде принадлежат к числу доминирующих, ландшафтных растений [13]. Ивы заходят к северу дальше всех наших древесно-кустарниковых пород. Такую же ландшафтную роль играют ивы в поясах многих горных систем [14].

У ив известны случаи апомиксиса [15, 16]. Однако сведения эти фрагментарны. Работы, посвящённые этому вопросу, датируются в основном 30–60 гг. прошлого столетия [17–26]. В списках апомиктичных видов, родов и семейств последнего времени семейство Salicaceae вообще не указывается [7, 8, 9]. В списке С. С. Хохлова с соавт. [5] для 4 видов *Salix* (*S. aurita*, *S. phylicifolia*, *S. purpurea*, *S. viminalis*) и 7 типов межвидовых гибридов (*S. daphnoides* × *Gmelini*, *S. phylicifolia* × *viminalis*, *S. longifolia* × *viminalis*, *S. purpurea* × *viminalis*, *S. purpurea* × *mollissima*, *S. viminalis* × *mollissima*, *S. viminalis* × *purpurea*) указана лишь способность к неустановленным формам автономного гаметофитного апомиксиса.



Материалы и методы

Исследование проводилось в 2010–2011 гг. в 10 популяциях 8 видов рода *Salix*, – *S. acutifolia* Willd. (верба, или ива узколистная), *S. caprea* L. (ива козья), *S. triandra* L. (ива трехтычинковая), *S. cinerea* L. (ива пепельная), *S. Vinogradovii* A. Skvorts (ива Виноградова, или пурпурная), *S. fragilis* L. (ива ломкая), *S. rosmarinifolia* L. (ива розмаринолистная) и *S. dasyclados* Wimm. (ива шерстистопобеговая). Два последних вида занесены в Красную книгу Саратовской области. Исследования проводили в ряде районов Саратовской области: Балтайском, Красноармейском, Краснокутском, Лысогорском, Марксовском, Новобурасском, Петровском и Татищевском. Некоторые популяции исследовались на протяжении двух лет (*S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. Vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*). При этом исследовано по две популяции *S. Acutifolia* – из Лысогорского (популяция 1) и Марксовского (популяция 1а) районов – и *S. Rosmarinifolia* – из Краснокутского (популяция 6) и Новобурасского (популяция 6а) районов. Видовая принадлежность ив определена доктором биол. наук, проф. М. А. Березуцким.

Апомиксис у ив диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения. Так как растения видов *Salix* характеризуются двудомностью, т.е. на растении находятся либо однополые мужские, либо однополые женские цветки, собранные в соцветия, – серёжки [27]. Для обеспечения беспыльцевого режима цветения возможность опыления и оплодотворения женских цветков предотвращали с помощью механической изоляции 30 соцветий из 30 женских особей случайной выборки. При этом соцветия за 2–3 дня до начала цветения помещали в специальные пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Частота завязываемости семян при свободном опылении или при беспыльцевом режиме цветения вычислялась как процентное отношение числа выполненных семян к общему числу цветков в соцветии [28].

Исследуемый материал подвергали дополнительному цитозембриологическому контролю. С этой целью у тех же 30 деревьев, у которых определяли семенную продуктивность при беспыльцевом режиме цветения и при свободном опылении, за 1–3 сут до начала цветения фиксировали в фиксаторе Кларка (3 части 96%-ного этанола: 1 часть ледяной уксусной кислоты) 30 соцветий. Кроме того, с каждого из 30 женских деревьев срезали 30 побегов с цветочными поч-

ками с целью темпоральной фиксации в условиях лаборатории. С каждого из них через каждые 2–4 дня фиксировали по одному соцветию.

Препараты зародышевых мешков готовили с использованием комбинации элементов двух методик [29, 30]. При этом под стереомикроскопом Stemi 2000 (KarlZeiss) из завязей макроиглами вычленились семязачатки. После их частичной мацерации комплексом ферментов желудочно-кишечного тракта виноградной улитки (цитазой) микропрепаровальными иглами по возможности максимально удалялись слои соматических клеток. Оставшуюся центральную часть семязачатки с женским мегагаметофитом помещали на предметное стекло в каплю просветляющей жидкости и исследовали методом фазово-контрастной микроскопии под микроскопом AxioLab (KarlZeiss) при увеличении $\times 400$. По каждой популяции исследованных видов было проанализировано в среднем по 400–500 семязачатков. О частоте апомиксиса судили по частоте встречаемости в семязачатке апоспорических инициалей или их производных, а также зародышевых мешков с признаками развития зародыша и (или) эндосперма без оплодотворения [28]. В целом проанализировано 3582 семязачатка.

Результаты и их обсуждение

В табл. 1 приведены сравнительные данные о семенной продуктивности ив при свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения. У растений исследованных видов Salicaceae при свободном цветении в популяциях в основном отмечена высокая семенная продуктивность: от 55 до 92 %. Исключение составляют популяции 1а *S. acutifolia* (2011 г.), *S. caprea* (2011 г.) и *S. dasyclados*, частота завязываемости семян в которых составила 26.74 ± 7.20 , 6.62 ± 2.59 и 35.61 ± 7.10 % соответственно.

В условиях беспыльцевого режима семена завязались у растений в шести популяциях 4 видов ив, а именно *S. acutifolia*, *S. triandra*, *S. Vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*, причем у растений последнего вида завязываемость семян наблюдалась в оба года наблюдений. Однако частота завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения была низкой (0.64–7.15%).

В остальных случаях семенная продуктивность ив при беспыльцевом режиме цветения была равно нулю. В этих случаях в соцветиях либо развитие останавливалось на стадии зрелых цветков (*S. dasyclados*, *S. fragilis*), либо происходило формирование партенокарпических плодов (*S. caprea*).

Популяции *S. dasyclados*, *S. fragilis*, не об-разовавшие семена при беспыльцевом режиме



цветения, либо относятся к облигатно половым, либо в год наблюдения они вели себя как половые, либо им был характерен псевдогамный апомиксис.

Частота завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения у растений *S. acutifolia* обеих исследованных популяций составила в

2010 г. $7.15 \pm 1.64\%$ и $1.25 \pm 0.04\%$, тогда как в 2011 г. была равна нулю. В популяции *S. triandra* и *S. Vinogradovii* наоборот, в 2010 г. в условиях беспыльцевого режима цветения семена не завязались, в то время как в 2011 г. семенная продуктивность при данном режиме цветения составила $1.24 \pm 0.41\%$ и $0.67 \pm 0.27\%$ соответственно.

Таблица 1

Семенная продуктивность исследованных видов рода *Salix* Саратовской области

№	Вид	Год исследования	Частота завязываемости семян, %	
			при свободном цветении	при беспыльцевом режиме цветения
1	<i>S. acutifolia</i> Willd.	2010	55.61 ± 4.93	7.15 ± 1.64
		2011	70.30 ± 2.96	0
1a	<i>S. acutifolia</i> Willd.	2010	–	1.25 ± 0.04
		2011	26.74 ± 7.20	0
2	<i>S. caprea</i> L.	2010	82.70 ± 3.55	0
		2011	6.62 ± 2.59	0
3	<i>S. triandra</i> L.	2010	70.34 ± 2.73	0
		2011	92.83 ± 3.79	1.24 ± 0.41
4	<i>S. cinerea</i> L.	2010	68.22 ± 3.60	0
		2011	–	0
5	<i>S. Vinogradovii</i> A. Skvorts	2010	69.18 ± 3.23	0
		2011	60.49 ± 6.54	0.67 ± 0.27
6	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2010	56.41 ± 6.29	4.05 ± 0.12
		2011	53.25 ± 5.32	0.64 ± 0.04
6a	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2011	63.58 ± 4.69	1.90 ± 0.45
7	<i>S. dasyclados</i> Wimm.	2011	35.61 ± 7.10	0
8	<i>S. fragilis</i> L.	2011	62.74 ± 5.30	0

Примечание. По незаполненным ячейкам данных нет.

Результаты цитоэмбриологического изучения структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка растений рода *Salix* представлены в табл. 2. В целом эти результаты подтвердили склонность к гаметофитному апомиксису у видов, у которых она была выявлена при изучении семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения.

У растений в обеих популяциях *S. Acutifolia* в оба года наблюдения обнаружены цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса. При этом максимальной их доля была выявлена в популяции 1 в 2010 г. (33.45%). Основным цитоэмбриологическим признаком гаметофитного апомиксиса было формирование в семязачатках апоспорических инициалей (с частотой более 21%), реже отмечалось развитие яйцеклетки без оплодотворения (преждевременна яэмбриония) (с частотой более 6%), развитие эндосперма без оплодотворения (с частотой около 2%) и развитие обеих структур без оплодотворения (с частотой

около 4%). В то же время в 2011 г. у растений той же популяции частота формирования в семязачатках рядом с эуспорическим зародышевым мешком или тетрадой мегаспор апоспорических инициалей отмечена лишь на уровне 5.82%, а остальные цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса у растений не обнаружены. В целом частота обнаружения цитоэмбриологических признаков гаметофитного апомиксиса у растений данной популяции в 2011 г. была почти в 6 раз ниже, чем в 2010 г. У растений популяции 1a данного вида в оба года наблюдений частота встречаемости цитоэмбриологических признаков гаметофитного апомиксиса была относительно стабильной и близкой к той, что отмечена в популяции 1 в 2011 г. (3.55–5.94%). При этом из признаков гаметофитного апомиксиса в основном отмечено присутствие в семязачатках апоспорических инициалей. Лишь в 2010 г. обнаружены отдельные случаи преждевременной эмбрионии (0.2%).



Таблица 2

Структура мегагаметофита растений исследованных видов *Salix*

№	Название вида	Год исследования	Зародышевые мешки (ЗМ) нормального строения, %	Дегенерировавшие ЗМ, %	С признаками апомиксиса, %				
					с проэмбрио	с эндоспермом	с проэмбрио и эндоспермом	с апоспорическими инициалами	всего
1	<i>S. acutifolia</i> Willd.	2010	58.72	7.83	6.05	1.78	3.91	21.71	33.45
		2011	94.18	0.0	0.0	0.0	0.0	5.82	5.82
1a	<i>S. acutifolia</i> Willd.	2010	93.47	0.41	0.2	0.0	0.0	5.92	5.94
		2011	96.45	0.0	0.0	0.0	0.0	3.55	3.55
2	<i>S. caprea</i> L.	2010	76.92	3.0	0.0	0.0	0.0	31.30	31.30
3	<i>S. triandra</i> L.	2010	95.14	0.0	0.38	0.0	0.0	4.48	4.86
4	<i>S. cinerea</i> L.	2010	98.59	0.28	0.0	0.0	0.28	0.84	1.12
5	<i>S. Vinogradovii</i> A. Skvorts	2010	79.94	0.91	1.67	0.0	0.0	10.64	12.31
6	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2010	92.63	0.46	0.0	0.0	0.0	6.91	6.91
6a	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2010	91.94	0.95	0.0	0.0	0.0	7.11	7.11

Таким образом, по результатам исследования растения обеих популяций *S. acutifolia* следует отнести к факультативным апомиктичным. При этом они характеризуются слабой выраженностью и варьирующей частотой автономного апомиксиса, либо цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса далеко не всегда реализуются у них на уровне способа семенного воспроизводства и соответствующие структуры останавливаются в развитии на ранних стадиях.

Относительно высокая частота встречаемости цитоэмбриологических признаков отмечена в 2010 г. и у растений популяции *S. caprea* (31.30%). При этом в качестве единственного признака гаметофитного апомиксиса у этого вида обнаружено формирование в семязачатках апоспорических инициалей. Интересно, что в 3% случаев в анализируемых семязачатках были обнаружены апоспорические инициалы в присутствии дегенерирующих на зрелой стадии зуспорических мегагаметофитов. Это косвенно может указывать на то, что в семязачатках растений данного вида именно зуспорические мегагаметофиты дегенерируют, а апоспорические инициалы развиваются в апоспорические мегагаметофиты. Выше уже упоминалось о том, что при беспыльцевом режиме цветения у растений данного вида семена не завязывались. Это говорит о том, что либо у них апомиксис встречается лишь в псевдогамной форме, либо апоспорические инициалы останавливаются в развитии и на их основе не формируются семена.

Частота встречаемости цитоэмбриологических признаков апомиксиса выше 10% (12.31%) выявлена в популяции *S. Vinogradovii*. При этом преждевременная эмбриония отмечена примерно в 2%, в остальных случаях в семязачатках обнаружены апоспорические инициалы. Цитоэмбриологическое изучение репродуктивной сферы растений данного вида было проведено в 2010 г. В этот год наблюдений завязываемость семян при беспыльцевом режиме цветения была равна 0. В то же время у растений той же популяции вида в 2011 г. семена при беспыльцевом режиме цветения завязывались с низкой частотой ($0.67 \pm 0.27\%$).

Цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса с более низкой частотой (в основном на уровне 5–7%) выявлены и у растений остальных трёх исследованных видов (*S. triandra*, *S. cinerea* и *S. rosmarinifolia*), причём у растений последнего вида они отмечены в обеих исследованных популяциях. При этом у растений всех трёх видов частота обнаружения цитоэмбриологических признаков апомиксиса была ниже, чем семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения.

Апоспорические инициалы у *S. Acutifolia* встречались с одинаковой частотой на разных стадиях развития зуспорического мегагаметофита. Случаи обнаружения апоспории отмечены у растений *S. triandra* только на самых ранних стадиях развития зародышевого мешка (1–2-ядерная стадия), а у растений *S. cinerea* – на стадии диффе-



ренцированного зародышевого мешка. У растений *S. caprea* все апоспорические клетки присутствовали на ранних стадиях развития зародышевого мешка (1–8-ядерная стадия). У растений *S. Vinogradovii* в 78.60% случаев апоспорические клетки были обнаружены на стадии 8-ядерного и дифференцированного зародышевого мешка, а в остальных случаях – на стадиях 1–4-ядерного зародышевого мешка. У растений *S. rosmarinifolia* около 60% случаев обнаружения апоспорических инициалей приходилось на 2–4-ядерную стадию развития зародышевого мешка.

Различным было у растений исследованных видов *Salix* и место локализации апоспорических инициалей в пределах семязачатка (табл. 3). Большая часть апоспорических инициалей, обнаруженных в семязачатках растений из популяции 1 *S. acutifolia*, локализовалась вблизи микропиллярного полюса зародышевого мешка (80.33%), в то время как у растений популяции 2 этого вида у микропиллярного полюса за-

родышевого мешка располагалось меньше половины апоспорических инициалей. У растений популяции *S. cinerea* во всех случаях обнаружения апоспорические инициалы располагались только вблизи микропиллярного полюса эуспорического мегagamетофита. Следует отметить, что такое расположение апоспорических инициалей в целом является нетипичным. Обычно они располагаются в халазальной части семязачатка [31], как это было в большинстве случаев у растений *S. Vinogradovii* и популяции 6 *S. rosmarinifolia*. У растений *S. caprea* и *S. triandra* в абсолютном большинстве случаев (75–86%) апоспорические инициалы располагались в прилегающем к мегagamетофиту слое клеток нуцеллуса ближе к центральной части зародышевого мешка. Интересно, что у большинства исследованных видов отмечены случаи формирования апоспорических инициалей в глубинных слоях клеток нуцеллуса, а не в прилегающем к мегagamетофиту слое клеток (до 20%).

Таблица 3

Локализация апоспорических инициалей в семязачатках растений *Salix*

№	Вид	Год исследования	Частота локализации апоспоровых инициалей, %			
			у микропиллярного полюса зародышевого мешка	у халазального полюса зародышевого мешка	ближе к центральной части зародышевого мешка в прилегающем к нему слое клеток	в глубинных слоях клеток нуцеллуса
1	<i>S. acutifolia</i> Willd.	2010	80.33	1.64	16.14	1.64
1a	<i>S. acutifolia</i> Willd.	2010	41.38	37.93	13.79	6.90
		2011	46.15	30.77	7.70	15.40
2	<i>S. caprea</i> L.	2010	7.75	1.55	86.05	4.65
3	<i>S. triandra</i> L.	2010	12.50	0.0	75.00	12.50
4	<i>S. cinerea</i> L.	2010	100.00	0.0	0.0	0.0
5	<i>S. Vinogradovii</i> A. Skvorts	2010	4.22	66.20	29.60	0.0
6	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2010	0.0	73.33	26.66	0.0
6a	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2010	0.0	40.00	40.00	20.00

Низкая частота обнаружения цитоэмбриологических признаков апозитии в исследованном материале может быть объяснена тем, что этот признак гаметофитного апомиксиса у растений методически трудно диагностировать. Активация яйцеклетки к партеногенетическому развитию или начальные стадии автономного развития эндосперма происходят на поздних стадиях развития цветка и в силу специфики фиксации материала для цитоэмбриологического анализа – до начала цветения – лишь в редких случаях

семязачатки, содержащие подобные структуры, оказываются в фиксированном материале.

Заключение

Таким образом, установлена способность к факультативному гаметофитному апомиксису у растений 8 популяций 6 видов *Salix* (*S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. Vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*). Для всех исследованных видов эта способность отмечена впервые. Максимальная частота цитоэмбриологических признаков гаме-



тофитного апомиксиса обнаружена у растений *S. acutifolia* и *S. caprea*. Растениям всех исследованных видов свойственна апоспория.

Показано, что растениям *S. acutifolia*, *S. triandra*, *S. Vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*, хотя и со слабой выраженностью и варьирующей частотой, но свойственна способность к автономному апомиксису. *S. caprea* и *S. cinerea*, скорее всего, – псевдогамные апомиксы.

Список литературы

1. Кашин А. С., Шишкинская Н. А. Апомиксис. Саратов, 1999. 104 с.
2. Savidan Y. H. Transfer of apomixis through wide crosses // The flowering of apomixis: From mechanisms to genetic engineering. Mexico, 2001. P. 153–167.
3. Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С., Полянская М. В., Миндубаева А. Х. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Rosaceae (на примере видов флоры Саратовской области) // Ботан. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 744–756.
4. Fryxell P. A. Mode of reproduction in higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. P. 135–233.
5. Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиксичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.
6. Hanna W. W., Bachaw E. C. Apomixis: its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol. 27, № 6. P. 1136–1139.
7. Asker S. E., Jerling L. Apomixis in Plants. Boca Raton, 1992. 298 p.
8. Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newslet. 1995. № 8. P. 39–53.
9. Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51–94.
10. Хохлов С. С. Бесполосеменные растения // Учен. зап. Сарат. ун-та. 1946. Т. 16, вып. 1. С. 3–74.
11. Хохлов С. С. Перспективы эволюции высших растений // Учен. зап. Сарат. пед. ин-та. 1950. Т. 11. С. 3–197.
12. Хохлов С. С. Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений // Полиплоидия и селекция. М.; Л., 1965. С. 62–69.
13. Скворцов А. К. Ивы СССР. М., 1968. 262 с.
14. Валягина-Малютина Е. Т. Ивы европейской части России. М., 2004. 217 с.
15. Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 508 с.
16. Николаева Е. С. Семейство Salicaceae // Сравнительная эмбриология цветковых: Phytolaccaceae – Thymelaeaceae. Л., 1983. С. 188–192.
17. Федорова-Саркисова О. В. Об апогамии у ив // Тр. Ин-та исследов. по лесному хоз-ву и лесной пром-шл. 1931. Вып. 10. С. 59–63.
18. Бекетовский А. Н. К вопросу о партенокарпии *Salix alba* L., *S. caprea* L., *Populus alba* L., *Ulmus campestris* L. // Ботан. журн. СССР. 1932. Вып. 17. С. 358–400.
19. Николаева Е. С. К эмбриологии ивы козьей *Salix caprea* L. // Учен. зап. Луганск. пед. ин-та. 1958. Т. 9, вып. 9. С. 71–90.
20. Ikeno S. On hybridization of some species of *Salix* // Ann. Bot. 1922. Vol. 36. P. 175–191.
21. Blackburn K. B., Harrison J. W. H. A preliminary account of chromosomes and chromosome behaviour in the Salicaceae // Ann. Bot. 1924. Vol. 38. P. 361–378.
22. Nagaraj M. Floral morphology of *Populus deltoides* and *P. tremuloides* // Bot. gaz. 1952. Vol. 114, № 2. P. 222–243.
23. Hakansson A. Chromosome number and meiosis *Salix (grandifolia x gracilistyla) x S. (silesiaca x argyptiaca)* // Hereditas. 1956. Vol. 42. P. 519–520.
24. Tralav H. Uber die haploid Form von *Populus tremula* L. // Bot. Not. 1957. Bd. 110. S. 481–483.
25. Копецкий Ф. Haploid *Populus alba* L. kiserletieloallitasa // Erdesz. Kutatasok. 1960a. Vol. 56. P. 151–158.
26. Копецкий Ф. Experimentelle Erzeugung von haploiden-Weibpappeln (*Populus alba* L.) // Silvac. genet. 1960b. Bd. 9. S. 102–105.
27. Скворцов А. К. Сем. Salicaceae Mirbel. – Ивовые // Флора европейской части СССР. Т. 5. Л., 1981. 265 с.
28. Угольникова Е. В., Кашин А. С. Исследование частоты апомиксиса *Salix acutifolia* Willd. // Бюл. Бот. сада СГУ. 2010. Вып. 9. С. 181–185.
29. А.с. 919636. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков / П. Г. Куприянов // Бюл. изобр. 1982. № 14. С. 7.
30. Herr J. M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. P. 785–790.
31. Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin, 1984. P. 475–518.