

KATARZYNA NIEMIROWICZ-SZCZYTT

Szkoła Główna gospodarstwa Wiejskiego — Akademia Rolnicza w Warszawie

APOMIKSJA W GENETYCE I HODOWLI ROŚLIN

W ostatnich latach ukazuje się sporo nowych opracowań dotyczących całości zjawiska apomiksji (głównie prace radzieckie) i prowadzone są próby wykorzystania tego rodzaju rozmnażania u form uprawnych. Z drugiej strony obecnie w genetyce i hodowli sięga się do nowych źródeł zmienności jak mutacje genów, poliploidyzacja, krzyżowanie gatunków i rodzajów. Z reguły u zmienionych w ten sposób roślin następuje zaburzenie procesów płciowych i może pojawić się częściowe lub pełne rozmnożenie poprzez apomiksję. W pracach hodowlanych notowano pojawienie się apomiksji u linii homozygotycznych [9, 11, 25, 38, 42, 80].

Mimo że prawdopodobną przyczyną pojawiania się apomiksji jest zakłócenie równowagi genetycznej, nie wyklucza to możliwości regularnego rozmnażania apomiktycznego zarówno u gatunków dzikich jak i uprawnych (np. wiele gatunków traw, *Parthenium*, *Citrus* itd.).

Zjawisko apomiksji [63] polega na rozwoju zarodka w sposób mający cechy rozmnażania płciowego z pominięciem jednego lub dwóch z najbardziej istotnych procesów komórkowych tj. mejozy i (lub) zapłodnienia jaja (agamospermia). W tym ujęciu nie włącza się w pojęcie apomiksji rozmnażania wegetatywnego.

Bardzo często mejoza przy apomiksji przebiega w formie zmienionej z zaburzeniem I lub II podziału. I tak zamiana I podziału na podział mitotyczny, prowadzi do utrwalenia się stanu heterozygotycznego, a w dalszych pokoleniach do gwałtownego obniżenia się zmienności dziedzicznej. Zależy to od tego w jakim stopniu stłumiona jest rekombinacja chromosomów. Jeśli crossing-over zachodzi nawet w niewielkim procencie wypadków, w potomstwie występuje zmienność.

Wypadanie II podziału prowadzi do szybkiej homozygotyzacji. Zjawisko to jest rzadsze.

Wobec różnorodnej formy przejawiania się apomiksji istnieje spore zamieszanie dotyczące jej [6, 55, 56] klasyfikacji. Doskonale oddaje to porównawcza praca Czapik [16].

Prosty i logiczny podział Rodkiewicza [63] spełnia chyba najlepiej rolę przewodnika w gąszczu często niepotrzebnie skomplikowanej nomen-

klatury. Podział ten pokrywa się z klasyfikacją Chochołowa [12] tylko, nie uwzględnia sytuacji, w której diploidalna komórka jajowa (powstała z niezredukowanej komórki archesporialnej lub niezredukowanej komórki somatycznej zalążka) mogłaby być zapłodniona haploidalnym lub diplodialnym plemnikiem. Można by dyskutować czy jest to jeszcze apomiksja czy też nie. Chochołow [12] podaje zaledwie kilka przykładów potwierdzonych doświadczalnie takiego przebiegu procesu płciowego, oznaczając je w załączonej na stronie 68 tabeli symbolem „Z”.

W zasadzie w każdej z klasyfikacji rozważano w jaki sposób i z jakich komórek powstaje woreczek zalążkowy i zarodek. Rodkiewicz [63] podaje następującą klasyfikację apomiksji:

A. W zależności od procesu zapylenia—zapłodnienia:

— indukowana (pseudogamia), gdzie dla rozwoju zarodka niezbędne jest zapylenie (Jn), kiełkowanie pyłku i najczęściej zapłodnienie jądra centralnego (M)

— autonomiczna gdzie rozwój zarodka przebiega bez zapylenia (AT). Często zaburzenia mikrosporogenezy doprowadzają do niepłodności pyłku.

B. W zależności od sposobu powstawania zarodka:

— gametoficzna

a) ze zredukowanej megaspory (S)

b) z niezredukowanej megaspory (diplosporia) (A)

— embrionia przybyszowa — z innych komórek niż właściwy megasporocyt (AE — zarodek bezpośrednio z komórki somatycznej, Aa — woreczek z somatycznej, niezredukowanej komórki zalążka).

C. W zależności od tego, z której komórki powstaje zarodek w gametoficie:

— partenogeneza — z niezapłodnionej komórki jajowej zredukowanej lub niezredukowanej (Az)

— apogamia — z innych komórek gametofitu niż jajowa (Ag)

Jeśli chodzi o występowania poszczególnych form apomiksji to niewątpliwie częstsza jest apomiksja indukowana niż autonomiczna. Zapylenie i zapłodnienie jądra centralnego (poza odblokowaniem wielu reakcji enzymatycznych) potrzebne jest do harmonijnego rozwoju bielma, a zatem do prawidłowego odżywiania zarodka. Bardzo często, szczególnie u niestabilnych apomiktów, różne formy apomiksji występują obok siebie. I tak apomiksja gametofityczna obok embrionii przybyszowej, partenogeneza zredukowana obok niezredukowanej itd.

W badaniach genetyczno-hodowlanych bardzo istotne jest ustalenie czy i z jaką formą apomiksji mamy do czynienia.

Jedyną bezpośrednią i pewną metodą jest tu badanie embriologiczne rozwoju woreczka zalążkowego, procesu zapłodnienia i rozwoju zarodka.

Mniej pewne, ale bardzo pomocne dla znajdowania form apomiktycznych jest badanie liczby chromosomów i płodności pyłku, stosowanie markerów warunkowanych genami dominującymi oraz zwykle duże fenotypowe podobieństwo potomstwa do formy matecznej.

W związku z tak trudną metodą badań niewiele jest prac wychodzących poza stwierdzenie i opisanie przejawu apomiksji u badanego gatunku roślin. Nawet zawężona lista gatunków u których stwierdzono lub badano apomiksję, jest dość pokaźna (patrz tabela). U wielu gatunków uprawnych wymienionych w tabeli apomiksja jest zjawiskiem wyjątkowym i wymuszonym najczęściej różnymi metodami hodowli. W wykazie zamieszczonym poniżej oznaczono poszczególne formy apomiksji symbolami, których znaczenie zostało wyjaśnione przy klasyfikacji apomiksji. Uważa się, że apomiksja może występować u wszystkich *Angiospermae*, czy to warunkach naturalnych czy też indukowana sztucznie.

Nie ulega jednak wątpliwości, że w obrębie niektórych rodzin jest ona częstsza i jest wynikiem przystosowania do gorszych warunków rozmnażania.

Możnaby też sugerować, opierając się na prawie serii homologicznych Wawilowa, że jeśli stwierdzono apomiksję u jednego gatunku można się spodziewać, że będzie ona występowała wśród innych gatunków danego rodzaju a nawet rodziny. Jeśli więc w obrębie takiego rodzaju czy rodziny występują gatunki uprawne to i u nich należałoby się spodziewać, możliwości występowania apomiksji.

Interesujący genetyków problem dziedziczenia apomiksji nie został jeszcze gruntownie zbadany.

Powers [60], w wyniku swoich eksperymentów nad *Parthenium*, zaproponował trójgenowy model dziedziczenia apomiksji.

- A—a gen dominujący warunkuje prawidłową mejozę, recesywny brak redukcji chromosomów,
- B—b gen dominujący warunkuje prawidłowe zapłodnienie jaja (haploidalnego lub diploidalnego), recesywny brak zapłodnienia jaja,
- C—c gen dominujący warunkuje niezdolność jaja do rozwoju bez zapłodnienia, recesywny — autonomiczny (zwykle przedwczesny) rozwój zarodka.

Według tej hipotezy regularne rozmnażanie apomiktyczne powinno występować tylko w potrójnej homozygotie recesywnej aabbcc. Gustaffson [wg 71] omawiając pracę Powersa podkreśla, że procesy B i C są ściśle ze sobą zespolone i można się spodziewać, że kontroluje je jedna para genów.

Działanie pojedynczych par alleli sprzyjających powstawaniu apomiksji bez udziału pozostałych byłoby niekorzystne z punktu widzenia prawidłowego rozmnażania. Pojedyncze geny mają szanse przetrwania tylko w stanie recesywnym.

Stebbins [71] nie znajduje przykładu, który potwierdziłby w pełni tę hipotezę. Wysuwa on przypuszczenie, że prawdopodobnie dziedziczenie jest bardziej złożone i każdy z tych procesów, a zwłaszcza brak mejozy czy zaburzenia w mejozie mogą być warunkowane większą ilością genów.

Zagadnienie dziedziczenia się apomiksji zostało podjęte przez Petrowa już w latach pięćdziesiątych. Skłania się on do hipotezy dwu genów [57]. Zakłada, że geny warunkujące apomiksję mogą być zarówno dominujące jak i recesywne. Jeśli geny są recesywne mogą istnieć „zamaskowane” w stanie heterozygotycznym i uzyskanie pełnych apomiktów można przedstawić następująco:

- a — allel recesywny, umożliwiający rozwój komórki jajowej bez zapłodnienia,
- b — allel recesywny, warunkujący wypadanie podziału redukcyjnego w makrosporogenezie.

Geny dominujące zapewniają normalny przebieg procesów płciowych.

$$AaBB \times AABb = 1/4 AaBb$$

$$AaBb \times AaBb = 1/16 aabb$$

Trudniejsza jest synteza form z apomiksją warunkowaną genami dominującymi.

Dla rozmnożenia form z 1 elementem apomiksji, należy homozygotę recesywną (z pełnym rozwojem gametofitu) zapłodnić heterozygotą z genem apomiksji.

Przy dwóch genach dominujących, warunkujących regularną apomiksję rozmnożenia tej formy jest trudniejsze, ale możliwe przy niepełnej penetracji jednego z tych genów. Linie ze 100% penetracją genów warunkujących apomiksję można wykorzystywać tylko jako formę ojcowską.

Najlepiej byłoby operować liniami o różnym nasileniu elementów apomiksji. W celu otrzymania takich form, z pojedynczymi genami apomiksji można zastosować trzy sposoby:

1. Wydzielanie ich z populacji przekrzyżowujących się (formy z genami recesywnymi).
2. Otrzymanie potrzebnych elementów apomiksji z gatunków i rodzajów pokrewnych, które rozmnażają się w pełni apomiktycznie, poprzez oddalone krzyżowanie. Im bliższe pokrewieństwo krzyżowanych form, tym łatwiej uzyskuje się przekazanie potrzebnego elementu.

3. Uzyskanie mutacyjnej zmiany genów, kontrolujących oddzielne elementy apomiksji.

Petrow i inni dają w swoich ostatnich publikacjach [7, 57, 58] w miarę pełny obraz dziedziczenia się apomiksji u mieszańców *Zea mays* × *Tripsacum dactyloides*. Sięga zatem do źródła zmienności wymienionego w drugiej kolejności. Nie prowadzono obserwacji w obrębie jednego gatunku, czyli w tym wypadku *Tripsacum*, u którego stwierdzono duże nasilenie apomiksji i który jest dawcą genów apomiksji, ale badano mieszańce o różnym stopniu ploidalności.

Badania prowadzone są głównie na potomstwie 5 mieszańców powstałych ze skrzyżowania tetraploidalnej kukurydzy z tetraploidalnym *Tripsacum dactyloides* ($2n=72$ A + Az—M). Mieszańce ($2n=56$) rozmnażano przez krzyżowanie powrotne z di- i tetraploidalną kukurydzą.

U rodu *Tripsacum* rozmnażanie było w pełni apomiktyczne i nie ulegało zmianie z pokolenia na pokolenie. W wyniku doświadczeń przyjęto dwie pary genów dominujących, które warunkują rozmnażanie apomiktyczne u tego rodu.

N_t — powoduje wypadanie podziału redukcyjnego (I podz. mejotyczny).

A_t — rozwój komórki jajowej bez zapłodnienia.

Analogicznie geny recesywne n_t u *Tripsacum* i n_k u kukurydzy warunkują prawidłowy przebieg mejozy, a geny a_t i a_k rozwój zarodka po zapłodnieniu komórki jajowej. Geny te dziedziczą się niezależnie. Nie wyklucza się istnienia genów modyfikujących.

W związku z silnym rozszczepieniem elementów apomiksji u 56-chromosomowych mieszańców, przyjęto że stosowany tu tetraploidalny ród *Tripsacum* posiada genotyp $A_t A_t a_t a_t N_t N_t n_t n_t$.

Przeprowadzono teoretyczną analizę możliwych do otrzymania form przy zapłodnieniu komórki jajowej pochodzącej od tetraploidalnej kukurydzy — $a_k a_k n_k n_k$ gametami męskimi, które może produkować posiadana forma *Tripsacum*, a więc od $A_t A_t N_t N_t$ aż do $a_t a_t n_t n_t$.

W doświadczeniach nie znaleziono wszystkich możliwych kombinacji, ponieważ otrzymano tylko 5 mieszańców. W potomstwie tych 56-chromosomowych mieszańców (20 chromosomów kukurydzy + 36 chromosomów *Tripsacum*) stwierdzono ok. 80% osobników powstałych bez redukcji komórki jajowej a 20% po redukcji i zapłodnieniu. Znaczący to wg autorów, że allel N_t od którego zależy wypadanie podziału redukcyjnego jest całkowicie dominujący w stosunku do allela n_t a nie całkowicie do dominującego allela n_k .

Przy zmniejszaniu się liczby alleli N_t w stosunku do n_k z 1:1 na 2:3 lub 1:2 zmniejsza się liczba potomków niezredukowanych z 80% na

33,3% oraz 11,8%. Czyli im większa doza alleli n_k w stosunku do alleli N_t , tym bardziej ograniczone jest wypadanie podziału redukcyjnego. Prawdopodobnie pełne dominowanie allela N_t uzyskuje się tylko u *Tripsacum* przy stosunku $N_t:n_t$ jak 1:1.

Gen A_t nie działa tak silnie w stosunku do a_t i do a_k jak gen N_t w stosunku do a_t i a_k . W potomstwie 56-chromosomowego mieszańca znajdowało się od 14—33% potomków powstałych po zapłodnieniu. Podobnie jak przy genach N tak i tu przy zwiększającej się liczbie genów a_t i a_k zmniejsza się siła działania A_t . Przy stosunku $2A_t:3a_k$ otrzymano 58% roślin w wyniku zapłodnienia a przy stosowaniu $2A_t:4a_k$ do 88%. Działanie genu A_t wydaje się mieć charakter ilościowy. Nie uzyskano pozytywnych rezultatów jeżeli chodzi o przekazanie allela A_t do mieszańców kukurydzopodobnych, tj. zawierających 20 do 40 chromosomów kukurydzy plus 1—2 chromosomów *Tripsacum*. Do tego typu aneuploidów, o korzystnym kompleksie cech kukurydzy przekazano jedynie elementy z genem N_t . Gen A_t leży prawdopodobnie w innej parze chromosomów niż gen N_t .

Z punktu widzenia autorów najkorzystniejsze jest takie rozmnażanie, gdy geny apomiksji zostaną włączone do chromosomów gatunku uprawnego, w tym wypadku kukurydzy. Nie udało się jednak tego zaobserwować w prowadzonych eksperymentach. Przekazanie lokusów mogłoby zachodzić przy somatycznym crossing-over jak i w czasie makrosporigenezy. Jeśli przekazywanie lokusów pomiędzy chromosomami dwóch różnych genomów zostanie udowodnione, będzie możliwe: a) wyjaśnienie dziedziczenia dużej zmienności u apomiktów, b) otrzymanie form uprawnych z regularną apomiksją.

Bez wątplenia zbadanie sposobu dziedziczenia u form powstałych z połączenia genomów dwóch różnych gatunków jest bardzo trudne. Liczba roślin w badanych pokoleniach nie przekracza najczęściej 10, co spowodowane jest zarówno wprowadzonymi elementami apomiksji jak i stanem mieszańcowym. Istnieje tu również wiele dodatkowych czynników, które mogą wpłynąć na mylną interpretację obserwowanych zjawisk (np. zaburzenia w mejozie, oraz związane ze stanem aneuploidalnym, błąd w liczeniu chromosomów itd.).

Podobnie jak i u innych form apomiktycznych tak i w przypadku mieszańców *Zea* × *Tripsacum* obok apomiksji gametofitycznej napotkano poliembrionię jak i występowanie roślin niestabilnych mitotycznie (miksoploidy). Zapewne istotną rolę odgrywa tu cały kompleks cytoplazmatyczno-jądrowy.

Na podkreślenie zasługuje fakt bardzo szeroko zakrojonych i prowadzonych przez autorów badań. Oprócz zastosowania markerów (dla łatwiejszego fenotypowego odróżnienia roślin apomiktycznych), u więk-

szości roślin liczone chromosomy, badano ich morfologię (chromosomy kukurydzy są dużo większe niż chromosomy *Tripsacum* [29]), sprawdzano płodność pyłku oraz dla części roślin przeprowadzono badania embriologiczne [49]. W hodowli wykorzystywano potomstwo mieszańców zbliżone fenotypowo do kukurydzy, u którego wystąpiła nowa zmienność [81], czyli starano się praktycznie sprawdzić dodatkowe efekty wprowadzone głównie do cytoplazmy kukurydzy.

Rhoades i Dempsey [62] otrzymali rośliny kukurydzy z genem *elongata* (*el*), z których związany jest automiktyczny partenogenetyczny rozwój komórek jajowych.

W wyniku samozapylenia częstość automiktów można zwiększyć od 1,2% do 55%. Jednak u roślin samozapylanych bardzo szybko obniża się płodność i już w F_3 zbliżona jest do 0.

W pewnych wysoce homozygotycznych populacjach stwierdzono również dość często, bo ok. 0,2% [38] rośliny powstałe w wyniku partenogenezy haploidalnej, z których po podwojeniu genomu (przez działanie kolchicyną) można otrzymać bardzo cenne autopoliploidy. Autopoliploidy te wykorzystuje się przy tworzeniu nowych odmian krzyżując je z liniami wysoce homozygotycznymi, uzyskanymi przez samozapylenie [81].

Na podstawie powyższych przykładów należy sądzić, że apomiksja może stać się pomocna do:

- uzyskania linii wysokim stopniu homozygotycznych [36],
- utrwalenia heterozji (wysokoproduktywny mieszańiec F_1 z wyprowadzoną apomiksją, mógłby rozmnażać się, bez konieczności każdorazowego krzyżowania form rodzicielskich),
- umożliwienie rozmnażania przez nasiona u normalnie bezpłodnych mieszańców powstałych w wyniku skrzyżowania gatunków czy rodzajów.

Ponieważ apomiksję wykorzystano już przy produkcji nowych, wysokoplennych odmian w rodzaju *Poa*, *Paspalum*, *Penisetum*, *Citrus* itd. [57] można mieć nadzieję, że również do innych form uprawnych uda się wprowadzić regularne rozmnażanie apomiktyczne.

Niewątpliwie jednak, otrzymanie regularnych apomiktów i wprowadzenie elementów apomiksji do form uprawnych jest długotrwałe i pracochłonne (konieczność prowadzenia badań cytoembriologicznych) oraz wymaga posiadania szklarni z laboratorium cytologicznym.

Najważniejszym czynnikiem w prowadzeniu tak trudnych doświadczeń jest jednak zainteresowany i wszechstronnie przygotowany człowiek.

Skrócony wykaz gatunków ważnych gospodarczo, u których stwierdzono apomiksję wg Chochołowa [12]*, z własnymi uzupełnieniami.

Taxon	Forma apomiksji	Literatura	Taxon	Forma apomiksji	Literatura
1	2	3	1	2	3
<i>Adoxaceae</i>			<i>cd. Compositae</i>		
<i>Adoxa moschatellina</i>	A+A ₂		<i>Artemisia nitida</i>	A, Aa S+Az	
<i>Amaryllidaceae</i>			<i>Aster sibirica</i>	Aa...	
<i>Amaryllis sp.</i>	N-At		<i>Centaurea sp.</i>	Aa, N	
<i>Cooperia pedunculata</i>	A+Az-M		<i>Chrysanthemum indicum</i>	S+Az	
<i>Mangifera</i>	AE		<i>Helianthus annuus</i>	Aa...	
<i>Zephyrantes semigamica</i>	A+Az-M	69	<i>Hieracium sp.</i>	A+Az-At	67,68
<i>Aquifoliaceae</i>			<i>Homogyne alpina</i>	A+Ag	78
<i>Ilex sp.</i>	N-At		<i>Leontopodium alpinum</i>	A+Az-At	
<i>Araceae</i>			<i>Parthenium argentatum</i>	Aa+A= =Az-At	
<i>Anthurium sp.</i>	N		<i>Rudbeckia sp.</i>	A+Az-M	
<i>Cactaceae</i>			<i>Taraxacum sp.</i>	A+Az-At	51
<i>Opuntia sp.</i>	AE		<i>Cruciferae</i>		
<i>Cannabinaceae</i>			<i>Arabis sp.</i>	A+Az	
<i>Cannabis sativa</i>	N(?)		<i>Brassica sp.</i>	S+Az	
<i>Humulus lupulus</i>	S+Az		<i>Mathiola incana</i>	S+Az	
<i>Caryophyllaceae</i>			<i>Cucurbitaceae</i>		
<i>Dianthus caryophyllis</i>	N-At		<i>Citrullus vulgaris</i>	S+Az	
<i>Melandrium rubrum</i>	N-At		<i>Cucumis sativus</i>	S+Az	80,1
<i>Celestraceae</i>			<i>Cucumis melo</i>	N-Jn	
<i>Evonymus sp.</i>	AE		<i>Cucurbita pepo</i>	N-At	
<i>Chenopodiaceae</i>			„ <i>maxima</i>	S+Az	
<i>Beta vulgaris</i>	S+Az	24,	<i>Euphorbiaceae</i>		
„ <i>lomatogona</i>	A+Az-AE	32,33	<i>Euphorbia dulcis</i>	AE-At	
„ <i>trygyna</i>	„	34,35	<i>Ricinus communis</i>	N,S-Az	
		17	<i>Gentianaceae</i>		
<i>Compositae</i>			<i>Gentiana sp.</i>	N	
<i>Achillea sp.</i>	(A+Az)?		<i>Gramineae</i>		
<i>Antennaria sp.</i>	A+Az-At	77	<i>Aegilops sp.</i>	S+Az	
<i>Arnica</i>	A+Az-At		<i>Agropyron sp.</i>	S+Az	18
			<i>Andropogon sp.</i>	Aa+Az	
			<i>Avena strigosa</i>	S+Az	
			<i>Bromus inermis</i>	S+Az	
			<i>Calamogrostis sp.</i>	A+Az-At	

cd. tabeli

1	2	3	1	2	3
<i>cd. Gramineae</i>					
<i>Dichantium sp.</i>	Aa+Az-M	45,61	<i>Colchicum autum-</i>		
<i>Festuca pratensis</i>	S+Az		<i>nale</i>	AE-M	
<i>rubra</i>	S+Az		<i>Hosta coerulea</i>	AE Jn	
<i>Hordeum bulbosum</i>	S+Az,Andr.		<i>Lilium sp.</i>	S+Ag	13,79
<i>bulbosum</i> × <i>vulgare</i>	A lub		<i>Tulipa gesneriana</i>	AE	
	S+Az	72	<i>Linaceae</i>		
<i>Hordeum distihon</i>	S+Az,N-Jn		<i>Linum</i>	S+Az,S+	
<i>vulgare</i>	S+Az,N-Jn	39,47		+Ag	
<i>Nardus stricta</i>	A+AzAt		<i>Malvaceae</i>		
<i>Oryza sativa</i>	S+Az		<i>Gossypium sp.</i>	S+Az	48,75
<i>Panicum sp.</i>	Aa+Az				22
<i>Paspalum sp.</i>	Aa+Az,M		<i>Malva maurantiaca</i>	N-Jn	
	lub At		<i>Moraceae</i>		
<i>Pennisetum sp.</i>	Aa+Az,M	73	<i>Morus sp.</i>	A+Z	
	lub At		<i>Oenotheraceae</i>		
<i>Poa sp.</i>	A lub Aa+	66	<i>Godetia sp.</i>	S+Az	
	+Az		<i>Epilobium sp.</i>	S+Az,AE	
<i>Secale cereale</i>	N-Jn,S+Az,		<i>Fuchsia arborescens</i>	N-Jn	
	A+Z		<i>Oenothera sp.</i>	S+Az lub	
<i>Sorghum sp.</i>	S+Az	64,76		N	
<i>Tripsacum dactylo-</i>			<i>scabra</i>	Andr.	
<i>ides</i>	A+Az:A+		<i>Orchidaceae</i>		
	+Ag	54,58	<i>Nitrigella nigra</i>	AE+At	
	(Aa...)Andr.		<i>Orchis</i>	S+AZ,	
<i>Triticum sp.</i>	S+Az, lub	9		S+Ag	
	N-Jn		<i>Plananthera</i>		
<i>Zea mays</i>	S+Az,A+Z	11,37	<i>chlorantha</i>	S+Az,	
		38		S+Ag	
<i>Liliaceae</i>			<i>Vanda sp.</i>	N	
<i>Allium amplexans</i>	(A+Az)?		<i>Zygopetalum mac-</i>		
<i>carinatum</i>	N		<i>kayi</i>	A+Az,	
<i>nutans</i>	AE			A+Ag	
<i>odorum</i>	Aa+Az,A+		<i>Papaveraceae</i>		
	+Az		<i>Escholtzia califor-</i>		
	A+Ag,S+		<i>nika</i>	N-Jn	
	+Ag		<i>Papaver somniferum</i>	N-Jn	
	AE-At		<i>Papilionaceae</i>		
<i>oleraceum</i>	Aa+Az,A+		<i>Glicynia sp.</i>	N-Jn?,AE	3
	+Az		<i>Lathyrus odoratus</i>	N-Jn	
<i>roseum</i>	Aa+Ag,S+				
	+Ag				
	AE-At				
<i>Asparagus officina-</i>					
<i>lis</i>	S+Az	74			

1	2	3	1	2	3
cd. Papilionaceae			cd. Rosaceae		
<i>Lupinus</i> sp.	S+Az, A+Az	40,41	<i>Malus</i> sp.	N	
<i>Medicago sativa</i>	S+Az,Aa...		„ <i>domestica</i>	Aa+?	
<i>Melilotus</i> sp.	S+Az	31	„ <i>theifera</i>	Aa+Az-M, At	
„ <i>alba</i>	S+Ag		<i>Potentilla adscharica</i>	N+Az-M	
<i>Phaseolus</i> sp.	N-Jn		„ <i>arenaria</i>	N+Az	
<i>Pisum</i> sp.	N-Jn		„ <i>argentea</i>	Aa+Az	4
<i>Vicia faba</i>	S+Az		„ <i>canescens</i>	Aa+Az	
Plumbaginaceae			„ <i>collina</i>	N+Az	
<i>Limonium</i> sp.	N		„ <i>crantzii</i>	Aa+Az	
<i>Statice inarimensis</i>	N		„ <i>praecox</i>	Aa+Az-M	
Polygonaceae			„ <i>recta</i>	N+Az-M	
<i>Fagopyrum esculen-</i>			„ <i>reptans</i>	AE-Jn	
<i>tum</i>	N-Jn		„ <i>verna</i>	A+Az-M	
<i>Rumex</i> sp.	N-At		„ <i>tabernae-</i>	A+Az, Aa+Az	
Portulacaceae			<i>montani</i>		
<i>Portulaca grandi-</i>			<i>Prunus domestica</i>	N	
<i>flora</i>	S+Az		„ <i>persica</i>	S+Az	82
Primulaceae			<i>Pyrus communis</i>	N-M	
<i>Primula elatior</i>	N-Jn		<i>Rosa</i> sect. <i>Canina</i>	N(?)	
„ <i>veris</i>	S+Az		<i>Rubus</i> sp.	A,Aa+Az M	52
„ <i>vulgaris</i>	S+Az		<i>Sorbus</i> sp.	Aa+Az	
Ranunculaceae			Rutaceae		
<i>Anemone nemorosa</i>	N+At,Jn		<i>Citrus</i> sp.	AE	
<i>Delphinium conso-</i>			Salicaceae		
<i>lida</i>	N-At,Jn		<i>Populus</i> sp.	S+Az	
<i>Helleborus niger</i>	N-Jn		<i>Salix</i>	N-At	
<i>Hepatica triloba</i>	N-Jn		Saxifragaceae		
<i>Nigella domascena</i>	N-At,Jn		<i>Grossularia recinata</i>	N	
<i>Ranunculus</i> sp.	Aa+Az-At lub M	26,27 28	<i>Ribes</i> sp.	N-Jn,At	
Rosaceae			Scrophulariaceae		
<i>Alchemilla</i> sp.	Aa+Az-At		<i>Antirrhinum majus</i>	S+Az,An- -dr.	76 20
<i>Cerasus vulgaris</i>	N-Jn		<i>Digitalis mertonensis</i>	S+Az	
<i>Cotoneaster</i> sp.	Aa+Az-At		Solanaceae		
<i>Crataegus</i> sp.	N-At		<i>Capsicum annum</i>	N,S+Az	76
<i>Fragaria elatior</i>	N-At,Jn		„ <i>frutescens</i>	N,S+Az, Andr.	10
„ <i>grandiflora</i>	N-At,Jn	5	<i>Datura</i> sp.	S+Az	
„ <i>orientalis</i>	S+Az	59			
„ <i>vesca</i>	S+Az				

cd. Solanaceae					
<i>Lycopersicon esculen.</i>	S+Az N+Jn	25, 43,53	<i>Solanum phureja</i>	S+Az A+Az	2
<i>Nicotiana glutinosa</i>	S+Az, N-M, Andr.		„ <i>polytrichon</i>	S+Az	
„ <i>langsдорffii</i>	S+Az, Andr.		„ <i>tuberosum</i>	S+Az	30,23 50,8
„ <i>repanda</i>	S+Az		<i>Solanum tuberosum</i> × <i>phureja</i>	S+Az	
„ <i>rustica</i>	A+Az,M, N-AT		<i>Chaucha</i> × <i>tuberosum</i>	S+Az	
„ <i>silvestris</i>	S+Az		<i>Stericuliaceae</i>		
„ <i>tabacum</i>	S+Az, Andr.		<i>Theobrama cacao</i>	S+Az	19
„ <i>triplex</i>	S+Az		<i>Valerianaceae</i>		
<i>Petunia hybrida</i>	N	14	<i>Valeriana sambuci-</i> <i>folia</i>	S+Az	
„ <i>violaceae</i>	AE-Jn		<i>Violaceae</i>		
<i>Solanum chlorocar-</i> <i>pum</i>	N		<i>Viola declinata</i>	S+Az,	
„ <i>demissum</i>	S+Az		<i>Vitaceae</i>		
„ <i>nigrum</i>	S+AZ, A+Az		<i>Vitis vinifera</i>	N	

* — literatura sprzed 1967 znajduje się w pracy Chochołowa [12]

LITERATURA

1. Aalders L. E.: Monoploidy in cucumbers. *J. Hered.* 49, 41—44, 1958.
2. Abdalla M.M.F., Hermesen J.G.Th.: Diploid parthenogenesis in diploid *Solanum*. *Euphytica* 21, 3, 426, 1972.
3. Achmad Q. N. Britten E. J. Byth D. E.: Haploid soyabeans a rare occurrence in twin seedlings. *J. Hered.* 68, 1, 67, 1977.
4. Ascher S.: Induced sexuality after chromosome doubling in an apomictic *Potentilla argentea* biotyp. *Hereditas* 57, 339—342, 1967.
5. Bariantos F. Bringham R. S.: A haploid of an octoploid strawberry cultivar. *Hort. Sci.* 8, 1, 1, 1973.
6. Battaglia E.: Apomixis. Recent advances in the embryology of Angiosperms *Phytotomorphology* 8, 221—264, 1963.
7. Biełousowa N. I. Łajkowa L. I.: Izuczenije potomstwa 46-chromosomnych gibridow *Zea mays* × *Tripsacum dactyloides* L. *Sbor. Statiej: Apomiksis i jego znaczenije dla ewolucji i selekcji.* *Izd. Nauka.* 85—95, 1976.

8. Brenkelen E.W.M. Ramanna M. S. Hermsen J. G. Th.: Parthenogenetic monohaploids ($2n=x=12$) from *Solanum tuberosum* and *S. verrucosum* Schlechtd. and production of homozygous potato diploids. *Euphytica* 26, 2, 263—272, 1977.
9. Burmakina N. W. Żeleznow A. W.: Ob spontannoj poliembrionii u niekatorych sortow miagkoj pszenicy. Sb. statiej: Apomiksis i jego znaczenie dla ewolucji i selekcji. 176—180, 1976.
10. Campos F. F. Morgan D. T.: Haploid pepper from a sperm. An androgenic haploid of *Capsicum frutescens*. *J. Hered.* 49, 134—137, 1958.
11. Chase S. S.: Monoploids and monoploid derivatives of maize (*Zea mays* L) *Bot. rlv.* 35, 2, 117—167, 1969.
12. Chochółow S. S.: Apomiksis: Klasyfikacja i raspostranienie u pokryto-siemiannych. *Uspiechy sowriemiennoj genetyki.* 1, 43—106, 1967.
13. Cooper D. C.: Haploid-diploid twin embryos in *Lilium* and *Nicotiana*. *Am. J. Bot.* 30, 408—413, 1943.
14. Cornu A. Meizonnier D.: Origine et compartement meiotique d'un *Petunia haploide*. *C. R. Acad. Sc. Paris.* 270, D 2, 310—313.
15. Czapik R.: Variability in the embryological cycle of *Adoxa moschatellina* L. *Acta Biol. Cracov.* 19, 1, 1—13, 1976.
16. Czapik R.: Apomiksja w systemach klasyfikacyjnych rozmnażania *Angiospermae*. *Wiad. Bot.* 21, 4, 239—248, 1977.
17. Davis G. L.: Apomixis in the *Compositae*. *Phytomorph.* 17, 270, 1967.
18. Dewey D. R.: Polyembryony in *Agropyron*. *Crop Sci.* 4, 3, 313—317, 1964.
19. Dublin P. M.: Haploidie chez *Theobrama cacao* C. R. Acad. Sc. Paris. 276, D, 757—759, 1973.
20. Ehrensberger R.: Versuche zur Auslesung von haploidie bei Blütenpflanzen. *Biol. Zbl.* 67, 537, 1948.
21. Elliot F. C.: Hodowla roślin i cytogenetyka. PWRiL. Warszawa.
22. Endrizzi J. E.: Use of haploids in *Gossypium barbadense* as a source of aneuploids. *Curr. Sci.* 2, 34—35, 1966.
23. Fernandsen N. O.: Polyemronie bei der Kartoffel. *Zts. Pflanzenzucht.* 59, 343—358, 1968.
24. Fischer M. E.: Untersuchungen an Zwillingen von *Beta vulgaris* L. *Züchter* 26, 4—5, 136—152, 1956.
25. Foskett R. L.: Polyemrionic tomatoes, a possible research tool. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 76, 549—554, 1960.
26. Izmailow R.: Macrosporogenesis in the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. *Acta Biol. Cracov.* 8, 183, 1965.
27. Izmailow R.: Observation in embryo and endosperm development in various chromosomic types of the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. *Acta Biol. Cracov.* 10, 99, 1967.

28. Izmaiłow R. Problem of apomixis in the *Ranunculus auricomus* group. Acta Biol. Cracov. 19, 15—29, 1976.
29. Jacenko R. M.: O morfologii chromosom oddalennych gibridow kukuruzy s *tripsacum*, Sbor. Statiej: Apomiksia i jego znaczenie dla ewolucji i selekcji. 104—108, 1976.
30. Jakubiec J.: Wytwarzanie form haploidalnych *Solanum tuberosum*. Hodowla i Aklim. Rośl. Nas. 8, 489—530, 1964.
31. Jaranowski J.: Haploid-diploid twain embryos in *Melilotus*. Genet. Pol. 2, 129, 1961.
32. Jassem B. Apomiksja u tetraploidalnych mieszańców między wielonasien- nym burakiem cukrowym i *Beta lomatosogona*. Hod. Rośl. Aklim. i Nasien. 13, 3, 245—255, 1969.
33. Jassem B. Embryology and genetics of apomixis in the section *Corollinae* of the genus *Beta*. Acta Biol. Cracov. 19, 2, 149, 1976.
34. Jassem B. Jassem M.: Embryological investigation into the polyploid *Beta* species of the *Corollinae* section. Genet. Pol. 11, 3—4, 367—377, 1970.
35. Jassem M. Jassem B.: Apomixis in some *Beta* species. Genet. Pol. 12, 217—218, 1971.
36. Judin B. F.: K problemie diploidyzacji gapliodow. Sb. Apomiksia i jego znaczenie dla ewolucji i selekcji. Iz. Nauka. 136—145, 1976.
37. Judin B. F.: Chwatowa: O spontannoj poliembrionii u diploidnoj i poli- ploidnoj kukuruzy. W sb. Citologija i genetika kulturnych rastienij. Izd. Nau- ka. 202—213, 1967.
38. Judin B. F.: Łukina Ł. A.: Eksperimentalnyj automikticheskiy partenogenez u kukuruzy. W sb. Apomiksia i jego znaczenie dla ewolucji i selekcji. 116—135, 1976.
39. Kasha K. J. Kao K. N.: High frequency haploid production in barley (*H. vulgare* L.) Nature. 225, 5235, 874, 1970.
40. Kazimierska E. M., Kazimierski T.: Haplods in yellow lupine Genet. Pol. 10, 3—4, 82—84, 1969.
41. Kazimierski T., Kazimierska E. M.: Twin and haploid forms in yellow lupine (*Lupinus luteus* L.) Genet. Pol. 11, 1, 63—82, 1970.
42. Kirillova G. A.: Rastienija blizniacy u tomatow. Issled. po genetikie. Sb. 1. Izd. L. G. U. 121, 1964.
43. Kirillova G. A.: The phenomenon of haploidy in Angiosperms. Genetica 1, 2, 137—147, 1966.
44. Knox R. B.: Apomixis, seasonal and population differences in a grass. Science 157, 325—326, 1967.
45. Knox R. B., Heslop-Harrison: Eksperimental control of aposporus apomixis in a grass of the *Antropogonaceae*. Bot. Not. 116, 127—141, 1963.

46. Krupnow W. A.: Sb. Gaploidia i selekcja. Izd. Nauka. Moskwa.
47. Lange W.: Crosses between *Hordeum vulgare* L. and *Hordeum bulbosum* L. I. Production, morphology and meiosis of hybrids, hapliods and dihaploids *Euphytica* 20, 14, 1971.
48. Lee J. A.: On the origin of haploid (diploid twinning in cotton). *Crop Sci.* 10, 4, 453—454, 1970.
49. Łajkowa Ł. J.: Citoembriologiczeskije izuczenije gibridow kukuruzy s tripsacum. Sbor. Stat. Apomiksis i jego znacznie dla ewolucji i selekcji. *Iz. Nauka.* 77—84, 1976.
50. Łaptiew J. P.: Eksperimentalnaja gaploidia kartofelia i jee ispolzowanie. W sb. Apomiksis i jego ispolzowanije w selekcji. *Izd. Kołos.* 152—155, 1976.
51. Małecka J.: Embryological studies in *Taraxacum palustre*. *Acta Biol. Cracov* 8, 223, 1965.
52. Maudrik W. I. Petrus J. J.: Apomiksis i połowoj process u niekatorych widow roda *Rubus* L. W sbor. Apomiksis i jego isledowanie w selekcji. *Izd. Kołos. Moskwa.* 89—101, 1976.
53. Marshall H. H.: Polyembrony in tomatoes. *Canad. J. Pl. Sci.* 38, 67—72, 1958.
54. Newell C. A. Wett de J. M.: Morphological and cytological variability in *Tripsacum dactyloides* (Graminae) *Am. J. Bot.* 6, 61, 652—664, 1974.
55. Nygren A.: Apomiksis in the Angiosperms: II. *Bot. Rev.* 20, 10, 577—649, 1954.
56. Nygren A.: Apomiksis in the Angiosperms. *Hand. Pflanzenphysiol.* 18, 551, 1967.
57. Petrow D. F.: Eksperimentalnyje połuczenije apomiksisa i niekatoryje wozmożnosti jego ispolzowanije w selekcji. W sbor. Apomiksis i jego znaczenie dla ewolucji i selekcji. *Izd. Nauka.* 3—10, 1976.
58. Petrow et all: Pieredacza niekatorych elementow apomiksisa ot *Tripsacum* k kukuruzie. W sbor. jak wyżej. 11—72, 1976.
59. Pietrow et all: Gapłodnaja pseudogamija u awtopoliplodiow wostocznoj ziemlaniki. W kn. Problemy apomiksisa u rastienij i żywotnych. Nowosybirsk. 88—95, 1973.
60. Powers L., Rollins R. C.: Reproduction and pollination studies on guayule. *Parthenium argentatum* Gray. and *Parhenium incanum*. *H. B. K. J. Am. Soc. Agron.* 37, 2, 96—112, 1945.
61. Reddy P. S. D' Cruz R.: Mechanism of apomiksis in *Dichantium annulatum* (Forsch) Stapf. *Bot. Gazet.* 130, 71, 1969.
62. Rhoades M. M., Demsey E.: Induction of chromosome doubling at meiosis by the elongate gene in maize. *Genetics*, 54, 2, 505—522, 1966.

63. Rodkiewicz B: Embriologia roślin kwiatowych. PWN. 1973.
64. Ross W. M., Wilson J. A: Polyembryony in *Sorghum*. Crop Sci. 9, 6, 842—843, 1969.
65. Rutishauser A.: Embriologia i biologia rozmnażania roślin okrytonasiennych. PWRiL. 1973.
66. Skalińska M: Embryological studies in *Poa granitica* Br. Bl. an apomictic species in Carpathic range. Acta Biol. Cracov. 2, 91, 1959.
67. Skalińska M.: Further studies in apomixis in *Hieracium aurantiacum* L. Genet. Pol. 12, 209—212, 1971.
68. Skalińska M.: Cytological diversity in the progeny of octoploid facultative apomicts of *Hieracium aurantiacum*. Acta Biol. Cracov. 19, 1, 39—46, 1976.
69. Solncewa M. P., Vorsobina L. I: Semigamia u *Zephyranthus carinata* Herb. Dokł. An SSSR. 206, 4, 10006, 1972.
70. Stebbins G. L., Babook E. B.: The effect of poliploidy and apomixis on the evolution of species ni *Crepis*. J. Hred. 30, 519—530, 1939.
71. Stebbins G. L.: Zmienność i ewolucja roślin. PWN. 1958.
72. Symko S.: Haploid barley from cross of *Hordeum bulbosum* 2x × *Hordeum vulgare* (2x). Canad. J. Genet. and Cytol. 11, 602, 1969.
73. Taliaferro C. M., Bashaw E. C: Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffolograss, *Penisetum ciliare*. Crop Sci. 6, 5, 473—476, 1960.
74. Thevenin L: Problèmes d'amelioration chez *Asparagus officinalis* L. II. Haploide et amelioration. Ann. Amelior. Plantes. 18, 4, 327—365, 1968.
75. Turoctte E. L., Feaster C. V.: Semigametic production of haploids in pima cotton. Crop Sci. 9, 5, 653—655, 1969.
76. Tyrnow V. S., Chochołow S. S.: Androgenesis in Angiosperms. Genetika (ros) 10, 9, 154—167, 1974.
77. Urbańska-Wortykiewicz K: Embryological investigation in *Anternaria* Gaertn. Acta Biol. Cracov. I. 4, 49, 1961; II. 5, 97—103, 1962.
78. Urbańska K: Studies in the biology of reproduction and embryology of *Homogyne alpina* L. Cass. Acta Soc. Bot. Polon. 25, 733—751, 1956.
79. Vassileva-Dryanowska O. A: The induction of haploid embryos and tetraploid endosperm nuclei with irradiated pollen in *Lilium*. Hereditas 55, 2—3, 160—165.
80. Zagorcewa L: Otkłonenija w ustojstwie zinskowo gametofita incucht linii u *Cucumis sativus* L. i niekatoryje osobiennosti mikrosporogeneza u etogo wida. Genet. Selek. 5, 3, 211—220, 1972.

81. Żeleznowa N. B: Sozdanije skorospiętych liniej na osnowie mieżrodowych gibridow kukuruzy. W sbor. Apomiksis i jego znaczenie dla ewolucji i selekcji. Iz. Nauka. 109—115, 1976.
82. Żukow O. S., Kołotewa N. N: Apomiksis u kostoczkowych. W sb. Apomiksis i jego isplolzowanije w selekcji. Iz. Kołos, 145—151, 1976.