

УДК 575.576.24.2.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ, ЦИТОХИМИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОЛОГИИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ РОДА *CERASUS*

© И.П. Спицын

Spitzyn I.P. Genetical, Cellachemical and Ecological Aspects of Seed-Coated Plants Embriology of *Cerasus* Genus. The 6 stages of development of cluny embryos, cerry stones, and cerry fruits were defetermined for the first time by means of cellaembriologic and cellachemic methods. Each of the stages has its own genetic background - it includes supergene, specific dynamics of plant - hormones, DNA, RNA, proteins, carbo - hydrates fats. The obtained results can be used in botanic characteristic of stone fruit plants as well as in perfecting cultivating techniques.

ВВЕДЕНИЕ

Культура косточковых плодовых растений рода *Cerasus* связана с сельскохозяйственной деятельностью человека. Выращивая эти растения ради получения плодов, человек в завуалированной форме столкнулся с проблемами изучения регуляторных механизмов эмбриологических процессов, формирования репродуктивных органов, микроспорогенеза, гаметогенеза, эмбриогенеза, семя- и плодобразования.

Использованная нами концепция Г. Менделя о генной природе признаков и свойств у гороха оказалась плодотворной для выяснения того, какие генетические механизмы и каким образом определяют конкретный эмбриональный фенотип у косточковых плодовых культур, позволила приблизиться к пониманию механизма действия генов в онтогенезе цветения, гаметогенеза, оплодотворения, эмбриогенеза, формирования семян и плодов. При этом были учтены экологические факторы внешней среды, оказывающие заметное влияние через генотип растения на характер цветения, развития пыльцы, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма, на формирование и качество будущего урожая. Выявление оптимальных внешних условий, необходимых для нормального хода эмбриональных процессов, позволило установить наиболее благоприятный из них. Таким фактором оказалась вода.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом изучения являются многолетние плодовые косточковые культуры семейства Розаных (*Rosaceae*), род Вишни (*Cerasus juss*), районированные в Тамбовской области. В эксперимент были взяты три вида: вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris M.*), вишня степная (*Cerasus fructicosa*) и черешня (*Cerasus avium*). В работе был исследован широкий сортимент этих видов народной, отечественной и зарубежной селекции, а также гибриды между этими видами, полученные И.В. Мичуриным и сотрудниками Центральной Генетической лаборатории им. И.В. Мичурина С.В. Жуковым, Е.Н. Хари-

тоновой и О.С. Жуковым [1]. Чтобы как-то приблизиться к изучению генетики, нам потребовалась надежная генетическая коллекция, включающая половое и клоновое потомство всех взятых в исследования видов, сортов и элитных гибридов. Заслуга создания основного ядра такой коллекции принадлежит сотрудникам Института Генетики и Селекции плодовых культур имени И.В. Мичурина (бывшая Центральная Генетическая Лаборатория имени И.В. Мичурина) С.В. Жукову, Е.Н. Харитоновой и О.С. Жукову [1]. Коллекция включает исходные родительские формы вишни обыкновенной, степной, черешни и вишне-черешневых гибридов, первое и второе поколение, инбредное потомство, близнецовые растения, выращенные в условиях искусственной питательной среды, многочисленные сорта и элитные сеянцы.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для генетической, цитохимической, биохимической и экологической оценки эмбриологии косточковых плодовых культур мы воспользовались следующими методами генетического анализа: селекционным, гибридологическим, цитологическим, онтогенетическим, биохимическим, популяционным, мутационным, близнецовым, искусственной культуры зародышей и тканей, математическим. В лабораторных исследованиях были широко использованы общепринятые в генетике, цитологии, эмбриологии, физиологии и биохимии растений методики. Фиксирование бутонов, цветков, завязи, развивающихся семян и плодов для эмбриологического и кариологического изучения проводили темпорально в фиксаторах Навашина, Карнуа, Левитского. Для дифференцированного окрашивания эмбрионов и хромосом использовали ацетокармин, ацетоорсеин, ацетофуксин, гематоксилин по Гейдеггайну, реактив Шиффа, Флеминга, Меттина и др. Свободные аминокислоты и сахар в цветках, эмбрионах и семенах определяли посредством одномерной мостовой хроматографии по методу Матиасса. В качестве растворителя использовали смесь бутанол - уксусная кислота - вода

Проявления аминокислот проводили нингидридином. О концентрации пластических и физиологических веществ судили по величине пятен, а также по интенсивности окраски в качественных цитохимических реакциях на белки биуретовой реакцией, ДНК и РНК реакцией Фельгена, жироподобных веществ - суданом-3. Абсцизовую кислоту (АБК) выделяли методом газожидкостной хроматографии по Кислину и Кефели, а ее количество определяли методом абсолютной калибровки по Столярову. Ауксин выделяли по Кефели и Власову комплексным методом с последующим биотестированием, цитокинины по Мазину, гетероауксин определяли раствором железозамещенных квасцов в серной кислоте по Сальковскому, об активности дегидрогеназ судили по обесцвечиванию метиленовой сини.

Регулируемый водный режим для опытных растений создавали в вегетационных домиках. Сроки полива и орошения определяли по ЭСТЛ (электрическому сопротивлению тканей листа), разработанному АН Молдавии, оценку водного режима давали рефрактометрическим методом, определяя ККС (концентрацию клеточного сока в процентах по Лебедеву). Водный дефицит и относительную тургорность растений и эмбриональных тканей выявляли по известным в физиологии растений методикам. Широко использовали методику выращивания зародышей различных этапов эмбриогенеза на искусственной питательной среде Кнопа, Тукея и Уайта. На этих же средах выращивались растения-близнецы, имеющие идентичные генотипы. С целью повышения эффективности этой методики нами была проведена работа по ее специализации для косточковых плодовых растений варьированием концентрации составных ее компонентов и добавлением сорбиновой кислоты в строго дозированных количествах. Всхожесть семян определяли путем проращивания лишенных всех покровов зародышей на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри. Был использован также метод ускоренного определения всхожести семян по Соловьеву и предварительное определение жизнеспособности семян по методике Нелюбова - окрашиванием зародышей раствором индигокармина.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эмбриология плодовых косточковых культур рода *Cerasus*. Цито-эмбриологические исследования архитектоники геницея, андроцея, спорогенеза, гаметогенеза, оплодотворения, эмбриогенеза, семя- и плодобразования у вишен велись с 1961 года. Термин "архитектоника" заимствован у архитекторов и в данном случае означает закономерно повторяющиеся структурные изменения в росте и развитии основных и второстепенных элементов репродуктивных тканей и органов будущего потомства, закономерно повторяющуюся цитологическую, морфологическую и анатомическую взаимозависимость и взаимосвязь эмбриональных процессов.

Все взятые в эксперимент виды, сорта и гибриды имели сходную архитеконику формирования цветков, оплодотворения, эмбриогенеза, семя- и плодобразования. На большом просмотренном и изученном нами фиксированном и "живом" материале убеждаемся в идентичности всех этапов архитектоники. Учитывая тот факт, что сведений об эмбриологии косточковых плодовых культур в научной литературе мало, остановимся на краткой характеристике архитектоники формирования репродуктивных органов у вишен [2, 3].

В одногнездной завязи до начала цветения отмечено наличие семязачек, из которых к моменту оплодотворения сохраняется одна - красинуцеллярная, атропная или анатропная по своей морфологии с угловой плацентацией, апокарпным пестиком, двумя интегументами, микропиллярным входом и хорошо выраженной халазой. В процессе гаметогенеза развивается малоплазменный моноспорический восьмиядерный зародышевый мешок типа - *Poligonum*. Гаплоидная яйцеклетка располагается в микропиллярной части между двух синергид. За несколько часов до оплодотворения образуется диплоидное центромерное (вторичное) ядро зародышевого мешка за счет слияния двух полярных гаплоидных клеток. На противоположном полюсе зародышевого мешка располагаются антиподы. Зародышевый мешок вишен возникает по типу одноклеточного женского археспория из нижней клетки тетрады макроспор в результате пяти клеточных делений, питается за счет развитой сосудистой системы семязачки, локализованной в нуцеллусе.

На ранних фазах развития цветка идет процесс формирования андроцея. За счет дифференциации инициальных клеток образуются первичные клетки археспория, которые после деления тангентальными перегородками дают вторичные клетки археспория (микроспороциты), трансформируясь в тетрады микроспор по симультанному типу и располагающиеся тетраэдрически. Затем эти клетки превращаются в пыльцевые одноядерные зерна. Рост и развитие пыльцы вишен сложного типа осуществляются за счет жизнедеятельности тапетума пыльников. Пыльца (мужской гаметофит) имеет наружную оболочку - экзину и внутреннюю - интину и одно крупное ядро, делящееся на вегетативное и генеративное ядра. Последнее при прорастании пыльцевой трубки дает два гаплоидных спермия, участвующих в двойном оплодотворении через 10 - 12 часов после опыления: один сливается с яйцеклеткой, образуя диплоидную зиготу, другой сливается с вторичным ядром зародышевого мешка, что приводит к формированию первичной триплоидной клетки эндосперма. По словам открывшего этот процесс у покрытосеменных С.Г.Навашина, рождаются два брата-близнеца, но с разными хромосомными аппаратами. На этом завершается первый этап эмбриогенеза - этап формирования цветка,

гинецея, андроцея, женского и мужского гаметофитов, оплодотворения.

Зигота или зародышевая, диплоидная клетка косточковых культур имеет в норме несколько удлиненную округло-грушевидную форму с продольной осевой симметрией, размером 8 - 10 × 12 - 14 мкм. Оболочка ее тонкая, легко проницаемая для питательных веществ, проникающих из семязпочки. Зигота обладает вполне заметной морфологической полярностью: верхняя несет довольно крупное ядро, нижняя содержит вакуоль различной величины, что зависит от условий оплодотворения и генотипа яйцеклетки и спермия. В таком состоянии (состоянии относительного покоя) зигота находится 12 - 20 часов, после чего начинает увеличиваться в размерах, исчезает вакуоль, на оболочке появляются выросты, изменяется свето-преломляющая способность цитоплазмы. В это время активно делится первичная клетка эндосперма без цитокинеза, образуя многочисленные ядра. По нашему мнению первое деление зиготы - результат нарушения ядерно-плазменного соотношения, так как на цитологических препаратах ясно видно, как увеличиваются размеры зиготы при сохранении исходной величины ядра. Интерференционное, анизотропальное и поляризационное микроскопирование подтверждает это предположение, показывая значительные сдвиги в накоплении сухого вещества ядром и цитоплазмой.

Первое деление зиготы осуществляется за счет образования поперечной перегородки, которая приводит к образованию верхней - апикальной и нижней - базальной клеток проэмбрио (предзародыша). Из апикальной клетки формируется подвесок зародыша, из базальной - проэмбрио, превращающийся впоследствии в эмбрион.

Апикальная клетка участвует в дифференциации инициального образования - гипофизиса проэмбрио, служащего началом коры и чехлика зародышевого корешка. Базальная клетка дает начало эпифизису - инициальным клеткам проэмбрио, участвующим в формировании эпидермиса и коры зачатка будущего стебля.

Фаза проэмбрио занимает период, когда двухклеточный эмбрион проходит ряд делений с образованием недифференцированных 2-х, 3-х, 4-х, 8-и, 16-и и более клеточных тел с раздельной симметрией до вытянуто-шарообразного, начинающего расчленяться образования с двусторонней симметрией. В этот период проэмбрио особенно подвержен воздействию неблагоприятных экологических факторов среды. Мы определили его как ранний критический этап эмбриогенеза. Недостаток воды в тканях, окружающих проэмбрио, и растений в целом приводит к появлению многочисленных аномалий в архитектонике, а порой необратимым, губительным для будущего потомства процессам, опадению завязи и снижению урожая. Продолжительность критического момента тесно связана с архитектоникой преимущественного развития

эндосперма в третьем этапе. Следует отметить, что эндоспермальная ткань разрастается быстрее и вытесняет нуцеллярную, занимая почти всю внутреннюю полость семязпочки. Первичная триполярная клетка эндосперма образуется по формуле $E_m = (P_1 + P_2) + S_p$, где P_1 и P_2 - гаплоидные полярные клетки зародышевого мешка, а S_p - гаплоидный спермий. После оплодотворения следует пауза (3 - 4 часа) и начинается интенсивное amitotическое деление ядер, формируется нуклеарный, многоядерный эндосперм (до 2000 ядер). Далее появляются перегородки в микропилярных и халазальных слоях эндосперма, сначала поперечные, а потом продольные и боковые, что приводит к развитию ядерноклеточного эндосперма. В конце этого этапа начинаются интенсивные митозы и образуется клеточный эндосперм, клетки которого по-прежнему сохраняют свою полиплоидность. Эндосперм у косточковых бывает самой разнообразной формы, сменяющей одна другую: веретенообразный, эллипсоидный, пирамидальный, сферический, округлый. Поверхность эндосперма - от гладкой до борозчато-шероховатой и складчатой. Клетки эндосперма очень тонкие и легко разрушаются. Как только эндосперм из ядерной формы переходит в ядерноклеточную, начинают расти гаустории самой разнообразной конфигурации: нитевидные, ланцетовидные, яйцевидные, эллипсоидальные, которые по отношению к проэмбрио, а затем к зародышу занимают самые различные положения: нижнее, верхнее, или боковое. Роль гаусториев заключается в снабжении питательными веществами сначала эндосперма, потом зародыша. Разрастающийся эндосперм постепенно поглощает гаустории, заполняя всю полость семязпочки.

Заканчивается третий этап эмбриогенеза - преимущественного формирования эндосперма. В это время зародыш шарообразной формы находится в состоянии покоя. На цитологических препаратах виден подвесок - образование из нескольких десятков клеток. Пользуясь классической классификацией типов развития зародыша у косточковых его можно определить как *Cruciferae* - тип шестого мегархитипа восходящей прогрессивной серии, что определяется по степени участия в архитектонике эмбриона апикальной и базальной клеток 2-х клеточного проэмбрио.

Через 15 - 20 дней после первого деления зиготы на шаровидном теле зародыша появляются два бугорка - будущие семядоли, превращая эмбрион в бугорчатый, затем сердцевидный и полностью сформированный. Так заканчивается четвертый этап эмбриогенеза - этап преимущественного формирования эндосперма. На фоне интенсивного роста эмбриона идет дегенерация ткани эндосперма, поглощаемой развивающимся и активно дифференцирующимся зародышем. Постепенно он занимает всю полость семязпочки. Дифференциация зародыша, начавшаяся в четвертом этапе эмбриогенеза,

завершается в пятом - этапе формирования семени и плода. Зародыш представляется в виде расчлененного тела с двусторонней симметрией. На цито-эмбриологических препаратах четко различаются: две семядоли, перисперм, остатки эндосперма, колеоптиле, зародышевая почечка, два листочка, эпибласт (покровы зародышевой почечки с листочками), зародышевый корешок, колеориза (покровы зародышевого корешка), гипокотиль (корневая шейка) - будущее подсемядольное колено, эпикотиль (надсемядольное колено) - часть зародыша между семядолями и зародышевыми листочками с первичными междоузлиями.

Мы различаем наружную дифференциацию зародыша: стеблевую (верхнюю), корневую (нижнюю) и внутреннюю. В стеблевой (семядольной) части формируются будущие семядоли, стебель, эпикотиль, в корневой - гипокотиль, зачатки корневой системы. Внутренняя дифференциация заключается образованием тканей двух типов: наружной (туника), развивающейся в эпидермис и внутренней (корпус), развивающейся в центральный цилиндр взрослого растения.

На пятом этапе эмбриогенеза зародыш полностью сформирован, идет интенсивное развитие, рост и созревание плодов будущего урожая. Плод у косточковых плодовых культур сочный, односемянный (костянка) имеет перикарпий (околоплодник), состоящий из трех слоев эпикарпий (наружный) и эндокарпий (внутренний).

Шестой этап физиолого-биохимической подготовки семян к прорастанию выявляется с помощью цитохимических и биохимических реакций, основой которых является накопление АБК (абсцизовой кислоты) в тканях зародыша, вытесняющей ауксины, цитокинины и этилен.

Генетика и экология эмбриологии косточковых плодовых пород. Как генетический объект косточковые многолетние плодовые растения можно смело отнести к неудобным в силу их высокой гетерозиготности, длительности смены очередной генерации, а также наличия большого числа хромосом в кариотипе, и в этой связи практически неограниченную рекомбинационную активность при формировании макро- и микроспор, мужских и женских гамет. Спонтанная гибридная природа вишни обыкновенной, позднее вступление в пору плодоношения, низкая всхожесть семян, недостаточная для условий Тамбовской области зимостойкость и морозоустойчивость в значительной степени затрудняли эксперименты на них [3].

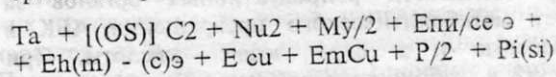
Повторяющаяся из года в год архитектурно-картина формирования эмбриональных, репродуктивных тканей и органов косточковых плодовых растений, относящихся к разным видам, сортам и гибридам, позволила высказать мысль, подтвержденную экспериментально, о наличии генетического поля для каждого из этапов эмбриогенеза. Мы выделяем шесть супергенных (полигенных) структур: суперген цветка, андроеца, гинецея, опыления и оплодо-

творения (СГ1); суперген раннего критического эмбриогенеза (СГ2); суперген формирования эндосперма (СГ3); суперген формирования зародыша (СГ4); суперген формирования семени и плода (СГ5); суперген завершения эмбриогенеза, физиолого-биохимической подготовки семян к прорастанию (СГ6).

Каждый из перечисленных супергенов содержит гены - переключатели (ГП), гены - ингибиторы (ГИ), гены - продуценты фитогормонов (ГППФ), гены - супрессоры (ГС), основные гены (ОГ).

Число генов в супергене от пяти до нескольких десятков, что зависит от длительности и сложности этапа. Многолетние исследования косточковых плодовых культур подтвердили научную концепцию об эволюционном пути появления супергенов и их относительной обособленности за счет внутривидовой рекомбинации (инверсии, инсерции, дупликации) и межхромосомных (транслокации) перестроек. Постоянство смены и формообразования внутри этапов эмбриогенеза являются следствием стабильности супергенов, что не исключает изменения экспрессии отдельных генов и супергена в целом под влиянием внешнего экологического фактора. Свидетельством этого являются убедительные эксперименты по выявлению влияния водного режима на формирование репродуктивных органов у вишен. Водный стресс (недостаток воды), особенно в критически периоды, изменяет нормальное функционирование генотипа, а через него и фенотипа [3].

Нами впервые определены фенотипические и генотипические формулы нормальной эмбриологии рода *Cerasus*:



СГ1(ГП-1 + ГП-2 + ГП-3 + Га + Г2 ...)
 СГ2(РСа + S + ГО + Г3 + ГТЯ + ГНДЯ ...)
 СГ3(РС + Г1 + Г2 + Г3 + I ...) + СГ4 (СС
 Г1 + Г2 + Г3 ... + I ...) + СГ 5(РСп + ГИ
 ГД 3 + Гфзд + Гфс + Гсп + ... I ...) + СГ 6
 (РСгрзп + I цк + Гбзв + I фп + Гов ...).

РАСШИФРОВКА ФОРМУЛЫ

Тапетум амeboидный, семязпочка красная, целлятная с двумя интегументами и нуцеллом, микропиле двухпокровное, эндосперм ядерно-клеточный, гаустории микропиллярные халазальные, зародышевый мешок нормального типа - *Poligonum* восьмиядерный, зародыш тип *Cruciferae*, пыльца двухядерная, микроспоры симультантные с одновременным делением.

Цитохимия и экология эмбриогенеза р *Cerasus*. Достаточно подробно разработаны экспериментально обоснованы механизмы генетической регуляции на модельных генетических объектах: штаммах некоторых бактерий, мушкетерах, дрозофиле, арабидопсисе, горохе и кукурузе. Оказалось, что эти модели гораздо хуже объясняют экспрессию генов у высших многолетних пок

тосеменных растений. Хорошей теоретической и экспериментальной основой в решении обсуждаемой проблемы явилась концепция Бидла и Татума "один ген - один фермент". Трансформировав ее на "один фермент - один ген или несколько генов", мы получили возможность интерпретировать отдельные генетические механизмы, действующие в генотипах косточковых культур. Для этого были проведены тщательные цитохимические и биохимические исследования процессов, сопутствующих формированию эмбриональных тканей и органов. Особое внимание было уделено динамике фитогормонов.

Все эмбриологические, генетические и экологические исследования сопровождались цитохимическими и биохимическими анализами эмбриональных клеток, тканей и органов. Изучена динамика и локализация белков, жиров, углеводов, ДНК, РНК, АУК (ауксин), ЦТК (цитокинин), АБК (абсцизовая кислота), фазеевой и дигидрофазеевой кислот, этилена и других веществ [3].

Выявлены положительные корреляции между темпами формирования эмбриона, семени и плода и активностью фитогормонов: ауксина, цитокининов, АБК, фазеевой, дигидрофазеевой кислот и этилена. Первый и второй этапы эмбриогенеза характеризуются накоплением цитокининов, третий - ауксина, четвертый - этилена, пятый - этилена и АБК, шестой - только АБК. Четкая взаимосвязь наблюдается в изменении концентрации фитогормонов и оводненности эмбриональных тканей. В условиях водного дефицита увеличивается содержание АБК, и снижение концентрации по мере повышения тургесцентности репродуктивных органов за счет метаболического превращения АБК в фазеевую и дигидрофазеевую кислоты. При засухе в эмбрионах изменяется количество цитокининов и ауксинов и возрастает содержание этилена. Как только водный стресс снимается, концентрация цитокининов и ауксина возрастает, что тормозит опадение цветков, завязи и плодов. Повышение содержания этилена в эмбриональных тканях - сигнал водной недостаточности и увеличения опадения плодов, хорошо сформированных, но не созревших, снижение всхожести семян, уменьшение урожая. Количество ДНК сохраняется в зародышах примерно на одном уровне за весь период эмбриогенеза. Концентрация РНК резко снижается при водном стрессе, что сопряжено с распадом ее молекул. Устойчивость ДНК можно объяснить защитной реакцией генного аппарата клеток эмбрионов в неблагоприятных экологических условиях, самосохранением жизненно важных центров растения. Изучение действия недостатка и избытка воды на косточковые в разные этапы эмбриогенеза, семя- и плодобразования, позволили окончательно установить не только наиболее уязвимые моменты в формообразовании репродуктивных органов растений, но и выявить характер аномалий гинецея, андроцея, оплодотворения, развития эмбриона и семени,

что дало возможность решать практические вопросы устранения или ослабления повреждений эмбрионов путем воздействия на само растение различными приемами агротехнического характера. Кроме того, это позволило разработать критерии определения нормального фенотипа архитектоники всех этапов развития цветков, зародышей, семян и плодов, определяя их генный доминантный или рецессивный статус в генотипе.

ВЫВОДЫ

Работа посвящена оценке эмбриологии косточковых плодовых покрытосеменных растений с позиций генетики, цитологии и экологии. Сравниваются различные виды, сорта и гибриды рода *Cerasus*. В эмбриологическом отношении они очень близки и реакция на водный дефицит у них одинакова. Засуха снижает активность фитогормонов, вызывая многочисленные аномалии эмбриональных органов и тканей, что пагубно отражается на урожае. Поливы в критические периоды эмбриогенеза снижают стрессовое состояние репродуктивных органов растений и повышают качество семян и плодов.

Установленные шесть этапов архитектоники эмбриогенеза вишни и их генная регуляция могут быть использованы для полной характеристики рода вишен и покрытосеменных растений. Сочетание исследований фитогормональной регуляции метаболического обеспечения архитектоники репродуктивных органов в условиях регулируемого водоснабжения приблизило нас к пониманию действия генетического аппарата многолетних плодовых культур и позволило решить следующие задачи:

1. Провести сравнительное изучение и выявить специфику макро- и микроспорогенеза, гаметогенеза, оплодотворения, эмбриогенеза, роста и развития семян и плодов у растений рода *Cerasus*, дав генетическую, цитологическую, биохимическую и экологическую оценку этих процессов.
2. Выявить причины высокой осыпаемости плодов, а также низкой всхожести семян у вишни обыкновенной и вишне-черешневых гибридов, приводящие к снижению урожайности косточковых плодовых культур и найти агрохимические приемы, нивелирующие эти явления.
3. Разработать и усовершенствовать отдельные методики генетического анализа применительно к особенностям генетики, цитологии, биохимии, эмбриологии и экологии рода *Cerasus*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жуков О.С., Харитонова Е.Н. Селекция вишни. Москва, 1989.
2. Спицын И.П. Эмбриологические исследования вишни, черешни и вишне-черешневых гибридов средней полосы Союза. Тамбов, 1966.
3. Спицын И.П. Генетика, цитология и эмбриология вишни. Экология. Тамбов, 1994.

Поступила в редакцию 24 апреля 1996 г.