

Особливості репродуктивної біології представників роду *Malus* Mill.

Алла В. Конопелько

Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України, м. Умань

Черкаської обл., Україна, e-mail: konopelko_alla@ukr.net

ORCID ID 0000–0002–5214–6170

Реферат.

Мета. Необхідність узагальнення інформації літературних джерел щодо особливостей репродуктивної біології *Malus* spp. зумовлено перспективами використання яблуні як господарсько-цінної рослини та пов'язано насамперед з удосконаленням способів розмноження в аспекті проблеми збереження рослинного різноманіття, збагачення асортименту декоративних деревних рослин, інтродукційних та селекційних робіт. **Методи.** У процесі аналізу та синтезу доступної наукової інформації щодо репродуктивної біології представників роду *Malus* узагальнено взаємопов'язані та взаємозумовлені процеси як репродукції загалом, так і розвитку окремих репродуктивних органів з філогенетичними, біотичними, абіотичними та антропогенними чинниками. **Результати.** Визначено основні характеристики генеративної сфери та чинники, що впливають на прояв репродуктивної функції *Malus* spp. як у природних ареалах так і в умовах інтродукції. Проведена спроба знайти та пояснити відмінності у реалізації репродуктивного потенціалу в межах роду. Наголошується на необхідності врахування екології та еволюції при вивченні репродуктивних процесів у *Malus* spp. на рівні окремих організмів, популяцій та видів. **Висновки.** Ключовими аспектами репродуктивної біології представників роду *Malus* є алогамія та гаметофітна самонесумісність з певними відмінностями щодо реалізації репродуктивного потенціалу у зв'язку з поліплоїдією, факультативним апоміксисом, самонесумісністю та здатністю до гібридизації, врахування яких сприятиме вдосконаленню способів розмноження декоративних видів та сортів яблуні.

Ключові слова: біологія розмноження рослин, плоїдність, гаметофітна само-несумісність, апоміксис, гібридизація, види, адаптованість, репродуктивна стратегія.

Peculiarities of the reproductive biology of the genus *Malus* Mill.

Alla V. Konopelko

National dendrological park «Sofyivka» of NAS of Ukraine, Uman,

Cherkasy region, Ukraine, e-mail: konopelko_alla@ukr.net

ORCID ID 0000–0002–5214–6170

Abstract.

Aim. The necessity to generalize information from the literature as to the features of *Malus* spp. reproductive biology caused by the prospects of using apple trees as a valuable plant and associated with the development of the effective methods of reproduction in terms of the biodiversity conservation problem, enriching the range of ornamental woody plants, introduction and selection. **Methods.** In the process of analysis and synthesis of available scientific information on the reproductive biology of the genus *Malus*, the interconnected and interdependent processes of reproduction in general and the development of individual reproductive organs with phylogenetic, biotic, abiotic and anthropogenic factors are generalized. **Results.** The main characteristics of the generative sphere and the factors, influencing the manifestation of the reproductive function of *Malus* spp. both in natural areas and the conditions of introduction had been revealed. An attempt is made to find and explain the differences in the realization of reproductive potential within the genus. The need to take into account ecology and evolution in the study of reproductive processes *Malus* spp. at the level of individual organisms, populations and species are emphasized. **Conclusions.** Critical aspects of the reproductive biology of the genus *Malus* are allogamy and gametophytic self-incompatibility, with some differences in the realization of reproductive potential due to polyploidy, facultative apomixis, self-incompatibility and hybridization, which will contribute to the development of effective methods of ornamental species and varieties of apple trees reproduction.

Key words: biology of plant propagation, ploidy, gametophytic self-incompatibility, apomixis, hybridization, species, adaptivity, reproductive strategy.

Вступ/Introduction. Науковий інтерес до пізнання фундаментальних процесів статевого розмноження як в цілому, так і окремих таксономічних груп постійно зростає. Однак сучасний стан дослідження різних аспектів репродуктивної біології представників роду *Malus* Mill. як господарсько-цінних деревних рослин з урахуванням специфіки насінного та вегетативного способів розмноження, враховуючи тривалий онтогенетичний та філогенетичний розвиток, суперечності щодо систематичного положення окремих таксонів, і навіть ареалів поширення окремих видів, а також у зв'язку зі всезростаючим антропогенним навантаженням та іншими стресовими факторами, можна вважати недостатнім.

Представники роду *Malus* це – переважно листопадні дерева середньої величини, рідше кущі, поширені у помірному і помірно-теплому кліматі Північної Півкулі (Langenfelds, 1991). Морфологічно різноманітний рід *Malus* нараховує за різними контрольними списками, залежно від таксономічних рангів окремих таксонів, від 40 до 62 видів (Phipps et al., 1990, Catalogue of Life..., 2020, The Plant List..., 2013), які у природі представлені складною дифузною системою популяцій, екотипів, форм та різновидів (Langenfelds, 1991, Höfer & Meister, 2010). Внаслідок тривалого природного добору та схрещування сформувався досить різноманітний генофонд яблуні, постійно зростає кількість сортів на противагу дикорослим видам, наприклад зареєстровано понад 700 сортів кребів, 200 з яких реалізують на розсадниках, однак лише близько 60 сортів мають встановлених родителів (Zhou et al., 2020).

Попередником «репродуктивної біології» як напрямку досліджень, як зазначає Р. Є. Левіна (1981), є «біологія розмноження», яка вивчалася виключно на рівні організмів та враховувала спадкові морфофізіологічні особливості. Натомість репродуктивна біологія на всіх етапах процесу розмноження враховує не лише генетичну складову, а й екологічні взаємозв'язки (Levina, 1981). Хоча дискусії щодо розуміння терміну «репродуктивна біологія» залишилися в минулому столітті, проте й досі нерідко однобічно трактуються при проведенні наукових досліджень. Адже, як стверджує Е. С. Терьохін (2000), важливий аспект досліджень у галузі репродуктивної біології рослин – екологізація досліджень репродукції. Наприклад, недоцільно вивчати структури квітки лише під кутом морфології та онтогенезу, без врахування її основної функції, тобто без контексту екології запилення та адаптивного значення процесів репродукції (Ter'yokhin, 2000).

Рівнобіжно зі зростанням антропогенного навантаження все більшої актуальності набувають дослідження репродуктивних стратегій рослин як еволюційної характеристики, так і в контексті екологічної стійкості, а також можливостей пом'якшення дії окремих стресових факторів на репродуктивні

системи (Vallejo-Marín et al., 2010). Адже, екологічний стан довкілля впродовж тисячоліть перебуває під впливом живих організмів, а нині потерпає від постійно зростаючого антропогенного навантаження, у третю епоху глобалізації в тисячі разів швидше зникають види, ніж впродовж більшої частини попередньої історії Землі (Opalko & Opalko, 2019a). У рослин механізми адаптації до змінних екологічних факторів, зокрема – структурні та метаболічні перебудови в організмі, виробляються зважаючи на прикріплений спосіб існування у разі несприятливих змін навколишнього середовища. Фізіолого-біохімічна різноякісність чоловічих і жіночих органів розмноження рослин, а також цілих чоловічих і жіночих організмів, що сформувалась у процесі еволюції, також належить до пристосувальних ознак. Поява чи еволюція будь-якої ознаки рослинного організму пов'язана насамперед зі суттєвими змінами навколишнього середовища, тому застосування філогенетичного аналізу репродуктивних стратегій сприяє не лише пошуку причин-рушіїв певних ознак, а й моделюванню еволюції статевої організації квіткових рослин з урахуванням різних факторів (Opalko & Opalko, 2019a).

Вивчення сукупності послідовних та взаємопов'язаних процесів розвитку елементів квітки, цвітіння, запилення, формування насіння, дисемінації та проростання допомагає з'ясувати закономірності адаптації інтродукованих рослин до нових умов, визначити окремі критерії успішності інтродукції, а також розробити заходи зі збереження та збагачення рослинного різноманіття як у природних ареалах, так і в умовах інтродукції (Shevchenko, 2005).

Як декоративність різних видів і сортів роду *Malus*, що використовуються в ландшафтному дизайні, так і урожайність плодівих, визначаються передусім характером розвитку репродуктивних органів разом з генотипом, віком дерев, технологією вирощування, ґрунтово-кліматичними умовами та багатьма іншими чинниками (Opalko, 2010).

Матеріали і методи/Materials and Methodology. Задля з'ясування особливостей репродуктивної біології представників роду *Malus* зроблено теоретичний аналіз та синтез доступної інформації, зокрема результатів, отриманих в експериментальних і теоретичних дослідженнях, виконаних науковцями у різних країнах світу. Застосовували гіпотетико-дедуктивні методи одночасно з використанням індуктивних та дедуктивних моделей пояснення.

Результати та обговорення/Results and Discussion. Рід *Malus* – складний за генезисом поліплоїдний рід (Langenfelds, 1991) з більшістю диплоїдів, які перехресно запилюються ($2n=2x=34$: *M. floribunda* Sieb., *M. fusca* (Raf.) Schneid., *M. halliana* Koehne, *M. niedzwetzkyana* Diek ex Koehne, *M. × prunifolia* (Willd.) Borkh., *M. rockii* Rehd., *M. sylvestris* (L.) Mill., *M. trilobata* (Labill. ex Poir.) Schneid., *M. tschonoskii* (Maxim.) Schneid., *M × zumi* (Matsum.) Rehd.), хоча

трапляються триплоїди ($2n=3x=51$: *M. hupehensis* (Pamp.) Rehder, *M. coronaria* (L.) Mill., *M. ioensis* (Alph. Wood) Britton і *M. toringo* (Siebold) de Vriese) та тетраплоїди ($2n=4x=64$: *M. sargentii* Rehder, *M. sieboldii* (Regel) Rehd.). Деякі види чи сорти можуть мати як ди- так і тетраплоїдні рівні – *M. spectabilis* (Aiton) Borkh. та *M. baccata* (L.) Borkh., або ж три- та тетраплоїдні – *M. coronaria* (Sampson, 1969, Schuster & Büttner, 1995, Tatum et al., 2005, Höfer & Meister, 2010, Opalko et al., 2019). Рівень плоїдності впливає на продуктивність, схрещування та здатність до успадкування ознак, залежно від якого яблуні демонструють різні прояви репродуктивного потенціалу, навіть за результатами вільного запилення (Ranney & Eaker, 2004). Наприклад, з поліплоїдією пов'язують варіацію кількості тичинок у квітках, так, середня кількість тичинок зменшується зі зростанням плоїдності (Aldasoro et al., 2005): середня кількість тичинок для диплоїдів становить 18,5 шт., триплоїдів – 16,9 шт., а тетраплоїдів – 13,8 шт. (Pratt, 1988). Зародкові мішки триплоїдних видів та сортів яблуні більш довговічні, ніж диплоїдних, чим подовжується термін ефективного запилення, що очевидно компенсує високу стерильність насінних зачатків триплоїдів, які досить часто мають більше одного зародка в насініні (Pratt, 1988). Міксоплоїдність окремих видів, як наприклад *M. sieboldii*, є свідченням древнього походження, інтродукції та селекції, що зумовило як фенотипний, так і генетичний внутрішньовидовий поліморфізм (Pariikhin, 2017).

Представники роду *Malus* – рослини з гермафродитними квітками (Pereira-Lorenzo et al., 2009), основна функція яких – приваблення комах-запилювачів. Для квіток яблуні властиве надзвичайне різноманіття розмірів, кольорів, структур та функцій, які слід розглядати як показник адаптації до умов навколишнього середовища (Zhou et al., 2019). Типова квітка складається з п'яти пелюсток, чашечка з п'яти чашолистків, близько 20 тичинок в трьох колах і маточки з п'ятьма стовпчиками (Pratt, 1988, Janick et al., 1996). Гінецей яблуні – недосконало синкарпний, кожен плодолистик має два насінних зачатки, з кожного з яких теоретично може бути сформована насінина, хоча існують певні відмінності між таксонами (Aldasoro et al., 2005, Sheffield et al., 2005), відомі сорти, що формують до 20–30 насінин (Janick et al., 1996).

Як на сам процес цвітіння, так і на розвиток квітки, який триває 9–10 місяців, впливає сукупність абіотичних та біотичних факторів: світло, волога, температура, забезпеченість елементами живлення, ендогенні фітогормони, сила плодоношення минулого року, шкідники та збудники хвороб, заходи з догляду тощо (OECD..., 2019). Диференціація квіткових (змішаних) бруньок у яблуні розпочинається влітку (кінець червня–початок липня) після завершення інтенсивного росту пагонів, через 3–6 місяців після завершення цвітіння, одночасно з формуванням ембріонів у насінні, залежить від генотипу та

чинників навколишнього середовища. Послідовність диференціації наступна: чашолистки, пелюстки, три кола тичинок і, нарешті, насінні зачатки. Характерним для *Malus* spp. є різниця у термінах закладання (до шести місяців), тривалості та умовах для формування насінних зачатків та пиляків (Krylova, 1981, Pratt, 1988).

Пилок яблуні відносно важкий і нелегко переноситься вітром (Janick et al., 1996), тому представники роду *Malus*, запилюються комахами, здебільшого бджолами та джмелями, які можуть долати в пошуках кормової бази до 10 км (Reim et al., 2017), а найсприятливішим часом для запилення є 10–12 година ранку, що підтверджують дослідження квіткового аромату *M. ioensis* «Prairie Rose» та особливостей поширення летких сполук залежно від фази цвітіння та часу доби (Fan et al., 2017). Оптимальний період для запилення зазвичай триває від двох до дев'яти днів (OECD..., 2019) та визначається терміном формування зародкових мішків, а тривалість життєздатності зародкових мішків значно відрізняється у представників роду *Malus*, зумовлюючи схильність до самостерильності чи самофертильності, партенокапії чи апоміксису, може мати значення при виборі таксонів для віддаленої гібридизації (Krylova, 1981). Під час цвітіння одночасно з готовністю прийняти пилок відбувається виділення різних ароматичних сполук, що пов'язано з активністю комах-запилювачів, тобто сприяє максимізації запилення (Fan et al., 2017). На прикладі данської популяції *M. sylvestris* з'ясовано, що успішне запилення, як правило, можливе між близько ростучими деревами на відстані 23 м, лише окремі запилення на більшій відстані вплинули на середнє значення, яке становило 60 м (Larsen & Kjør, 2009). Однак при зменшенні щільності дерев у популяціях яблуні лісової, зростає частота міжвидової гібридизації рівнобіжно з відстанню поширення пилку, а максимальні запилення можуть відбуватися навіть на відстані до 10,7 тис. км (Reim et al., 2017).

Здатність представників родини Rosaceae до міжвидової та навіть міжродової гібридизації використовується у програмах з удосконалення рослин із перенесенням бажаних ознак від дикорослих видів до культурних генофондів (Coart et al., 2003). З'ясований генетичний внесок щонайменше чотирьох дикорослих видів: *M. sieversii* (Ledeb.) Roem., *M. orientalis* Uglitzk. ex Juz., *M. sylvestris*, *M. baccata* в культивній комплекс – яблуня домашня (*M. domestica* Borkh.) (Spengler, 2019), проте у зв'язку з екстенсивним вирощуванням яблуні як плодової культури, виникає потік генів від одомашнених плодових до дикорослих видів та популяцій внаслідок спонтанної гібридизації (Ruhsam et al., 2019, Coart et al., 2003, Kron & Husband, 2009). При дослідженні генетичного потоку та гібридизації між диплоїдною яблунею домашньою та тетраплоїдною *M. coronaria*, з'ясовано, що як при гетеро-, так і при кон-

специфічних схрещуваннях формувалася однакова кількість плодів та насіння, але більшість насіння від гетероспецифічних схрещувань було гібридним, окремі насінини – апоміктичними. Насіння, сформоване внаслідок вільного запилення *M. coronaria* мало різну плоїдність: тетраплоїдне апоміктичне чи амфіміктичне становило 57,0%, триплоїдне або пентаплоїдне – 27,5%, диплоїдне апоміктичне – 7,7%, гексаплоїдне або октаплоїдне амфіміктичне – 7,4% (Kron & Husband, 2009).

До початку ХХІ ст. біологи недооцінювали руйнівну силу спонтанної гібридизації в умовах антропогенного впливу, однак стає все більш очевидним, що виникнення в природі багатьох проміжних форм, які за фенотипом схожі на *M. domestica* внаслідок інтрогресії генів, спонукало до формування гіпотези, згідно з якою дикорослі види замінюються сукупністю гібридних генотипів зі значною домішкою генетичної інформації від культурних сортів, що призводить до вимирання багатьох популяцій та видів, з особливою загрозою для рідкісних та зникаючих видів (Kleinschmit et al., 1998, Coart et al., 2003, Cornille, et al., 2014). Процеси гібридизації з суміжними сільськогосподарськими культурами завдають безповоротної шкоди дикорослим видам Rosaceae і в тому числі яблуні (Coart et al., 2003). Розуміння природних та антропогенних факторів, які впливають на потік генів як важливу складову адаптації та еволюції видів є вирішальним при розробці програм селекції, розмноження та збереження рослинного різноманіття (Cornille et al., 2015).

Особливості морфологічної будови гiнецею та інших частин квітки, а також сукупність структурних змін внаслідок запліднення (або апоміксису) зумовлюють різноманіття плодів у покритонасінних рослин загалом. Онтогенетично в представників роду *Malus* із зав'язі утворюється псевдокарпічний плід – яблуко (Aldasoro et al., 2005). Внаслідок обростання гiнецею гіпантієм апендикулярного характеру, який у процесі росту набуває м'ясистості, формується яблуко як характерний плід яблуневих, тим самим визначаючи його пристосування до ендозоохорії (Kaden, 1968, Shirokova, 2014). Виділено три етапи росту та розвитку плодів, тривалість яких залежить насамперед від генотипу: перший – плід, нуцелус та вільно ядерний ендосперм швидко ростуть, але зародок розвивається повільно; другий – характеризується швидким розвитком зародка, ендосперм стає клітинним, нуцелус майже зникає, розмір плоду наближається до остаточного; третій – зупиняється поділ клітин периферичного ендосперму, більша частина його вироджується, насінна шкірка твердішає і стає коричневою, плоди дозрівають, в окремих таксонів падають (Pratt, 1988). Швидке збільшення розміру плодів відбувається впродовж перших двох тижнів, далі ріст сповільнюється і може тривати аж до дозрівання плодів залежно від чинників навколишнього середовища, ріст плодів описують за

сигмоподібною кривою (Malladi, 2020). Розмір плодів визначається передусім необхідністю створення оптимальних умов для формування насіння, їхнього збереження і поширення. Варіація розмірів, кількості плодів чи насінин представників роду *Malus* пояснюється насамперед різними кліматичними умовами їхнього росту та способами поширення насіння: у представників секції *Malus* при поїданні ссавцями (кабанами, ведмедями тощо) – теріохорія, у дрібноплідних яблунь секції *Gymnomeles* – при скльовуванні з дерев птахами – орнітохорія (Kozlovskaja, 2015). Близько 65 % *Malus* spp. мають дрібні плоди діаметром 0,5–1,5 см, еволюційний розвиток яких відбувався за рахунок розростання однієї зав'язі, в формуванні крупніших плодів (діаметром 2–3 см і більше) брали участь чашечка та інші частини квітки, тим самим визначивши два філогенетичні напрямки – крупноплідності та дрібноплідності (Langenfelds, 1991).

Збільшення розмірів насіння або енергії, відведеної на формування плодів має прямий кореляційний зв'язок зі зменшенням кількості сформованого насіння, або енергії, доступної для інших функцій рослини, тому еволюція крупніших плодів, враховуючи метаболічні інвестиції у збільшення цукристості, ймовірно, супроводжувалася високою спеціалізацією на теріохорію. Невеликий географічний ареал, генетично неоднорідні популяції та низькі темпи колонізації – загальна тенденція не лише для видів *Malus*, а й інших рослин, плоди яких поширюються крупними ссавцями. Дикорослі види *Rosaceae* з крупними плодами часто занесені до категорії зникаючих, а обернено пропорційне співвідношення між розміром плодів європейських видів роду *Malus* та площею сучасного ареалу пояснюється насамперед із зменшенням кількості крупних ссавців у Голоцені. Цілком ймовірно, що географічно обмежені популяції, котрі таксономісти вважали окремими видами, насправді є генетично ізольованими групами одного виду (наприклад, *M. niedzwetzkyana*). Важлива роль у розповсюдженні насіння дикорослих видів яблуні з часів неоліту належала як крупним ссавцям, так і людині, нераціональна діяльність якої впродовж останніх 1500 років спричинила зменшення кількості запилювачів та диспергаторів насіння яблуні, внаслідок чого спостерігаємо фрагментарні популяції окремих видів в Європі та Азії, що може призвести навіть до вимирання цілих популяцій та видів (Spengler, 2019).

Підтверджено незалежне походження соковитих плодів *Rosaceae* від предків з сухими плодами, зокрема зерняткових (яблука) з плодового типу листянки, яка має декілька насінин в тонкій плодовій стінці, що розтріскується при дозріванні. Основою для розуміння еволюції плодів *Rosaceae* слід вважати підтвержені численні дублікації цілих геномів та чинники навколишнього середовища, передусім тваринний світ (Xiang et al., 2017). Ключовим фактором для розуміння фенотипних змін плодів є гібридизація, а форма плодів майже

завжди безпосередньо пов'язана з насіннево-дисперсійним чинником (Spengler, 2019).

Нині ще триває пошук кількісних методів та розуміння морфологічних особливостей репродуктивних органів як показників адаптації представників роду *Malus*, що важливі при визначенні спірних видів (Zhou et al., 2019). Еволюційно-варіаційний аналіз квіткової симетрії в межах роду *Malus* показав, що для квіток дикорослих видів яблуні властива вища ступінь симетрії віночка, ніж для сортів, однак таксони з вищим ступенем симетрії не обов'язково є видами (Zhou et al., 2020). Також з'ясовано, що фенотипні варіації квіток між дикорослими та культивованими *Malus* spp. характеризуються перетворенням окремих квіткових органів у пелюстки, мініатюризацією розмірів квіток та звуженням форми як еволюції пелюстки від округлої до еліптичної форми, так і чашолистків – від трикутної до ланцетної (Zhou et al., 2019). Вищий рівень адаптованості гібридних таксонів порівняно з дикорослими видами, ймовірно внаслідок тривалого інтродукційного та селекційного процесів, підтверджують дослідження взаємозв'язків якості пилкових зерен та насінної продуктивності декоративних видів та сортів яблуні (Konopelko, 2018). Тобто внутрішньородове структурне різноманіття репродуктивних характеристик, яку В. Т. Лангенфельд (1991) пов'язував зі зміною географічного поширення внаслідок міграції видів від більш сприятливих до менш сприятливих умов або навпаки, дає уявлення щодо рівня еволюційної «просунутості» таксонів (табл. 1).

Таблиця 1. Еволюційна характеристика генеративних органів представників роду *Malus* (Langenfelds, 1991)
Table 1. Evolutionary characteristics of *Malus* spp. generative organs (Langenfelds, 1991)

| <i>Примітивні ознаки генеративної сфери/ Primitive traits of the generative sphere</i> | <i>Прогресивні ознаки генеративної сфери/ Progressive traits of the generative sphere</i> |
|---|--|
| Квітки в багатоквіткових (цимозних) суцвіттях невизначеного типу/ Flowers in multi-flowered, (cymose) unassigned type of inflorescence | Квітки в багатоквіткових суцвіттях, редукованих, щитко- чи зонтикоподібних суцвіттях/Flowers in multi-flowered, reduced, corymb- or umbellate inflorescence |
| Стилодії зростаються при основі/ Stylidiums coalesced at the base | Стилодії зростаються наполовину і більше/ Stylidiums coalesced halfway or more |
| Два насінних зачатки в одному плодолистіку/ Two ovules in the carpel | Чотири або шість насінних зачатків у плодолистіку/ Four or six ovules in the carpel |
| Кількість тичинок 30–50/ Stamen number 30–50 | Кількість тичинок менше 30/ Stamen number lower than 30 |
| Дрібні плоди з грубоватою м'якоттю з кам'янистими клітинами; м'ясиста чашечка залишається при плоді і складається із зрелих при основі чашолистків/ Small fruits with coarse flesh with stony cells; the | Крупні плоди з чашечкою та вільними чашолистіками (напрям крупноплідності), або дрібні з опадаючою чашечкою (напрям дрібноплідності)/ Large pomes with a calyx and free sepals (way up to |

| | |
|---|--|
| fleshy calyx remains with the pome and consists of fused at the base of the sepals | the large-fruited), or small with a falling calyx (way up to the small-fruited) |
| Насінні камери відкриті, зливаються в загальну центральну порожнину плоду, краї плодолистиків не зрослись повністю/ Seed cavities are open, merge into the common central cavity of the fruit, the edges of the carpels are not fused completely | Насінні камери напіввідкриті чи закриті, зростання плодолистиків неповне (верхні кінці не зрослися) або повне/ Seed cavities are semi-open or closed, carpels are coalesced incompletely (upper ends not fused) or completely |

Яблуні це – переважно алогамні рослини з моногенним гаметофітним контролем самонесумісності, з невеликою кількістю самоплідних, тобто здатних зав'язувати плоди чи навіть власне самофертильних форм – здатних зав'язувати насіння у цих плодах внаслідок авто- та/або гейтоногамії (Opalko, 2010, Opalko & Opalko, 2015). Гаметофітна самонесумісність – найпоширеніша репродуктивна система у квіткових рослин, виникнення якої відбулося близько 120 млн. років тому (Aguilar et al., 2015), яка може бути контрольована двома складними механізмами, один з яких проявляється специфічністю та анатомо-морфологічними особливостями маточки, а інший – специфічністю пилку (Pratas et al., 2018). Гаметофітна самонесумісність, керована *S*-локусом у яблуні, зумовлює вибір запилювача, життєздатність пилку та сприйнятливість приймочки маточки (Ramírez & Davenport, 2013, Pereira-Lorenzo et al., 2018). Повна генетична сумісність настає, коли сорти відрізняються обома своїми *S*-локусами, напівсумісність, коли вони відрізняються в одному зі своїх двох *S*-локусів, і повна несумісність, коли обидва сорти мають однаковий *S*-генотип (Mir et al., 2016). Для полегшення роботи з перехреснозапильними рослинами на ранніх етапах використовують молекулярний аналіз для виявлення *S*-алелей в існуючих сортах, зрідка з можливим виявленням нових або рідкісних *S*-алелей (Cho et al., 2014, Mir et al., 2016, Sheick et al., 2018).

Еволюція складних механізмів щодо запобігання самозапилення у рослин через спорофітні чи гаметофітні процеси, або внаслідок механізмів, які передують запиленню, запобігає інбредній дисперсії та сприяє підвищенню життєздатності особин, збагаченню біотичного різноманіття внаслідок перехресного запилення (Vuuyun, 2013). Хоча ця досить складна біохімічна система, яка запобігає заплідненню яйцеклітин власним, або ж близьким за генотипом пилком, створює певні обмеження при використанні представників роду *Malus* людиною для задоволення власних потреб, однак у природних умовах забезпечує генетичне різноманіття яблуні та сприяє широкій амплітуді адаптаційної здатності потомства порівняно з батьківськими рослинами, тобто є ключовим аспектом для еволюції та процвітання яблуні як виду (Orcheski & Brown, 2012). Пов'язане з самонесумісністю перехресне запилення має позитивний вплив на кількість плодів та життєздатність насіння, а самонесумісність у рослин

проявляється зменшенням кількості насіння, яке утворюється при самоzapлiдненні порівняно з перехресним запиленням (Buуun, 2013).

Формування насіння в яблуні як і всіх покритонасінних відбувається найчастіше внаслідок статевого, рідше нестатевого розмноження, або апоміксису (Koltunow et al., 2000). Тому переважно спостерігають генетичну неідентичність насінного потомства, яка спричинюється перекомпонуванням хромосом і окремих генів у процесі формування статевих клітин і запліднення (Opalko & Opalko, 2019b). Зазвичай кількість та якість насіння залежить від запилення, оскільки нанесення пилку на приймочку маточки при вільному запиленні часто збільшує насінну продуктивність. Кількість сформованого насіння визначається як кількістю, так і якістю пилку, а також його перенесенням, взаємодією приймочки та пилкових зерен, розвитком насінних зачатків (Aizen & Harder, 2007).

Так, М. А. Dirr (1998) повідомляє, що види *M. hupehensis* та *M. toringoides* (Rehd.) Hughes можуть зберігати материнські ознаки при насінному розмноженні, а Н. Т. Hartmann (2009) додає ще *M. sikkimensis* (Wenz.) Koehne ex Schneid. і *M. florentina* (Zuccagni) Schneid., ймовірно, зважаючи на апоміктичну здатність. Насіння апоміктичних рослин має материнський генотип, адже формується з клітин яйцеклітини, які не зазнали поділу способом мейозу та запліднення. Апоміксис забезпечує клональне розмноження та контролюється генетично (Koltunow et al., 2000), а в період негативних глобальних змін біосфери дослідники розглядають апоміксис як єдиний механізм, який забезпечує репродуктивний успіх рослин (Shishkinskaja & Judakova, 2009). Ключовим регулятором апоміксису в роду *Malus* є ген MhFIE класу FIS, який контролює еволюцію квітки та локалізується в ядрі (Liu et al., 2012).

Згідно літературних джерел, найсильнішу здатність до апогамії в роду *Malus* має *M. hupehensis* – типовий алотриплоїдний вид ($2n=3x=51$), а також його сорти та форми, що дає можливість їх насінного розмноження (Yang et al., 2008). Ще в середині минулого століття D. R. Sampson, провівши досліди з контрольованого запиленням видів яблуні, пилком диплоїдних таксонів з гомозиготним домінантним генетичним контролем антоціанового забарвлення листків, виявив, що 100% ідентичність насінного потомства з материнським була характерна лише для виду *M. hupehensis*, проте із значним відсотком недоброякісного насіння, насінне потомство *M. sargentii*, *M. sieboldii* та *M. sikkimensis* складалося на 37–97% з гібридів, а для видів *M. baccata*, *M. honanensis* Rehd., *M. micromalus* Makino, *M. × prurtifolia*, *M. × robusta* (Carrišre) Rehd., *M. rockii* та *M. zumi* (Matsum.) Rehd. – майже повністю з гібридів (Sampson, 1969). При дослідженні *M. hupehensis* як типового факультативно апоміктичного виду, з'ясовано, що частка поліембріонального насіння

становила 37,50% з кількістю зародків в насініні від 2 до 15, а частота розвитку з однієї насініні двох і більше сіянців – 2,22% (Xue et al., 1997). Сучасними дослідженнями з'ясовано, що диплоїдні зародкові мішки *M. hupehensis* не запліднюються внаслідок так званої «female-late-on-date (FLD) strategy» (дослівно – «стратегія жіночого пізнього запилення»), а формування клонального насіння залежить від часу дозрівання зародкового мішка. Контроль відсотка апоміктичних насінин можливий завдяки штучній маніпуляції «стратегією жіночого пізнього запилення», зокрема скороченням довговічності маточки, але з обов'язковим урахуванням температури навколишнього середовища під час цвітіння та запилення (Liu et al., 2014). Апоміксис як особливість окремих дрібноплідних *Malus* spp. забезпечує отримання генетично однорідних сіянців для подальших експериментів чи вирощування підщеп, однак апоміктичне та амфіміктичне насіння може формуватися в одному і тому ж плоді та майже не відрізняється між собою (Sampson, 1969).

Поліплоїдія, самонесумісність, факультативний апоміксис, гібридизація перебувають у тісному взаємозв'язку та еволюційно впливають на генетичні та фенотипні зміни (Dickinson et al., 2007).

Реалізація репродуктивного потенціалу в даних ґрунтово-кліматичних умовах відображається здатністю до розмноження певними способами. Для більшості покритонасінних характерна подвійна модель розмноження, навіть часто з можливим одночасним проходженням статевого та нестатевого процесів, однак із переважанням одного із них. На баланс між статевим та безстатевим процесами розмноження впливає безпосередньо заміна статевих структур вегетативними, або ж опосередковано розподіл енергії між репродуктивними режимами (Vallejo-Marín et al., 2010).

Представники роду *Malus* у природних ареалах розмножуються передусім амфіміктичним, зрідка в несприятливих умовах апоміктичним насінням, крім того окремі види мають здатність утворювати кореневі відсадки, однак в умовах інтродукції задля збереження материнських ознак використовуються способи вегетативного розмноження – переважно окулірування, щеплення живцем, рідше живцювання та мікроклональне розмноження.

Дослідження репродуктивних характеристик дикорослих видів яблуні, зокрема *M. sieversii* як зникаючого виду підтверджують, що зменшення насінного поновлення і як наслідок зниження щільності популяцій з одночасно високими показниками життєздатності пилку, схожості насіння та здатністю до розмноження кореневими відсадками, передусім зумовлено антропогенним впливом, шкідниками та збудниками хвороб (Yang et al., 2016).

Висновки/Conclusions. Репродуктивна стратегія представників роду *Malus* з огляду на алогамію та гаметофітну самонесумісність у стабільно-сприятливих

умовах забезпечує збереження та збагачення внутрішньородового різноманіття, сприяючи підвищенню життєздатності гетерозиготних особин унаслідок запобігання інбредній дисперсії, однак через глобальні зміни клімату зменшився сучасний ареал деяких видів з відносно крупними плодами, а все-зростаюче антропогенне навантаження призводить до зменшення щільності популяцій, спонтанної гібридизації дикорослих видів з одомашненими плодовими і як наслідок до можливої заміни «справжніх» видів спонтанними гібридами. Відмінності щодо реалізації репродуктивного потенціалу як варіація генотипних та фенотипних характеристик у межах роду забезпечуються поліплоїдією, факультативним апоміксисом, самонесумісністю та можливістю неконтрольованої гібридизації. Врахування вище окреслених особливостей репродуктивної біології *Malus* spp. сприятиме вдосконаленню способів розмноження декоративних видів та сортів яблуні.

Список посилань/References

Aguiar, B., Vieira, J., Cunha, A. E., Fonseca, N. A., Iezzoni, A., van Nocker, S., & Vieira, C. P. (2015). Convergent evolution at the gametophytic self-incompatibility system in *Malus* and *Prunus*. *PloS one*. 10 (5). P. 1–24. DOI: 10.1371/journal.pone.0126138.

Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2007). Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology*. 88 (2). P. 271–281. DOI: 10.1890/06-1017.

Aldasoro, J. J., Aedo, C., & Navarro, C. (2005). Phylogenetic and phytogeographical relationships in Maloideae (Rosaceae) based on morphological and anatomical characters. *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*. 50 (1). P. 3–32. DOI: 10.3767/000651905X623256.

Buyun L. I. (2013). The peculiarities of reproduction systems in orchids. *Plant introduction*. 2. P. 29–39. DOI: 10.5281/1492314.

Cho, K., Kim, J., Lee, J., Kwon, S., Paek, J., Shin, I., ... & Choi, I. (2014). Identification of self-incompatibility genotypes in apple and crabapple cultivars by S-allele specific PCR analysis. *Korean Journal of Breeding Science*. 46 (4). P. 364–371. DOI: 10.9787/KJBS.2014.46.4.364.

Coart, E., Vekemans, X., Smulders, M. J., Wagner, I., Van Huylenbroeck, J., Van Bockstaele, E., & Roldán-Ruiz, I. (2003). Genetic variation in the endangered wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) in Belgium as revealed by amplified fragment length polymorphism and microsatellite markers. *Molecular ecology*. 12 (4). P. 845–857. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2003.01778.x.

Cornille, A., Giraud, T., Smulders, M. J., Roldán-Ruiz, I., & Gladieux, P. (2014). The domestication and evolutionary ecology of apples. *Trends in Genetics*. 30 (2). P. 57–65. DOI: 10.1016/j.tig.2013.10.002.

Cornille, A., Feurtey, A., Gélin, U., Ropars, J., Misvanderbrugge, K., Gladieux, P., & Giraud, T. (2015). Anthropogenic and natural drivers of gene flow in a temperate wild fruit tree: a basis for conservation and breeding programs in apples. *Evolutionary applications*. 8 (4). P. 373–384. DOI: 10.5061/dryad.bm46p.

Dickinson, T. A., Lo, E., & Talent, N. (2007). Polyploidy, reproductive biology, and Rosaceae: understanding evolution and making classifications. *Plant systematics and evolution*. 266 (1–2). P. 59–78. DOI: 10.1007/s00606-007-0541-2.

Dirr, M. A. (1998). *Manual of Woody Landscape Plants: Their Identification, Ornamental Characteristics, Culture, Propagation and Uses*. 6th Edition. Champaign, Illinois: Stipes Publishing.

- Fan, J., Zhang, W., Zhang, D., Wang, G., & Cao, F. (2019). Flowering Stage and Daytime Affect Scent Emission of *Malus ioensis* 'Prairie Rose'. *Molecules*, 24 (13). P. 1–13. DOI: 10.3390/molecules24132356.
- Janick J., Cummins J. N., Brown, S. K., & Hemmat M. (1996). Apples. *Fruit Breeding*. Vol. I: Tree and Tropical Fruits. P. 1–77.
- Hartmann H. T., Kester, D. E., Davies, F. T., & Robert, L. (2009). Propagation of ornamental trees. *Shrubs, and Woody Vines*. P. 774–839.
- Höfer, M., & Meister, A. (2010). Genome Size Variation in *Malus* Species. *Journal of Botany*. P. 1–8. DOI: 10.1155/2010/480873.
- Kaden, N. N. (1968). Evolution on fruit of Rosales. *Russ. Bull. Soc. Nat. Moscou Biol.* Vol. 73. No 2. S. 127–131. (in Russian).
- Kleinschmit, J., Stephan, R., & Wagner, I. (1998). Wild fruit trees (*Prunus avium*, *Malus sylvestris* and *Pyrus pyraster*). *Noble Hardwoods Network; IPGRI/EUFORGEN Report of the Second Meeting (22–25 March 1997)*. Spain: Lourizan. P. 51–60.
- Koltunow, A. M., Scott, N. S., & Chaudhury, A. M. (2000). The use of apomixis in cloning horticultural plants: current applications and molecular prospects. *IV International Symposium on In Vitro Culture and Horticultural Breeding*. 560. P. 333–343. DOI: 10.17660/ActaHortic.2001.560.64.
- Konopelko, A. V. (2018). Pollen quality in some representatives of the genus *Malus* Mill. as an indicator of reproductive features and adaptivity of plants. *Landshaftna arkhitektura v botanichnikh sadakh i dendroparkakh: materialy Kh Mizhnarodnoï naukovoï konferentsii (12–15 chervnia 2018 roku)*. Kam'ianets'-Podil's'kiy: FOP Sisyn O. V. S. 176–181. (in Ukrainian with English abstract).
- Kron, P., & Husband, B. C. (2009). Hybridization and the reproductive pathways mediating gene flow between native *Malus coronaria* and domestic apple, *M. domestica*. *Botany*. Vol. 87. No 9. P. 864–874. DOI: 10.1139/B09-045.
- Krylova, V. V. (1981). *Embriologiya iabloni*. Kishinev: Shtiinca. 148 s. (in Russian).
- Kozlovskaya Z. A. (2015) *Apple tree breeding in Belarus*. Minsk: Belaruskaya navuka. 457 p. (in Russian).
- Langenfelds V. (1991). *Apple-tree: morphological, evolution, phylogeny, geography, systematic*. Riga: Zinatne. 234 p. (in Russian).
- Larsen, A. S., & Kjær, E. D. (2009). Pollen mediated gene flow in a native population of *Malus sylvestris* and its implications for contemporary gene conservation management. *Conservation Genetics*. Vol. 10. No 6. P. 1637–1646. DOI: 10.1007/s10592-008-9713-z.
- Levina, R. E. (1981). *Reproduktivnaia biologiya semennykh rasteniy*. Moskva: Nauka. 96 s. (in Russian).
- Liu, D. D., Dong, Q. L., Sun, C., Wang, Q. L., You, C. X., Yao, Y. X., & Hao, Y. J. (2012). Functional characterization of an apple apomixis-related *MhFIE* gene in reproduction development. *Plant science*. Vol. 185–186. P. 105–111. DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.09.004.
- Liu, D. D., Fang, M. J., Dong, Q. L., Hu, D. G., Zhou, L. J., Sha, G. L., ... & Hao, Y. J. (2014). Unreduced embryo sacs escape fertilization via a 'female-late-on-date' strategy to produce clonal seeds in apomictic crabapples. *Scientia Horticultura*. Vol. 167. P. 76–83. DOI: 10.1016/j.scienta.2013.12.035.
- Malladi, A. (2020). Molecular Physiology of Fruit Growth in Apple. *Horticultural Reviews*. Vol. 47. P. 1–42. DOI: 10.1002/9781119625407.ch1.
- Malus* Mill. Catalogue of Life (2020). Annual Checklist URL: <https://www.catalogueoflife.org/col/search/all/key/malus/fossil/1/match/1> (Accessed 20 May 2020).
- Malus* Mill. The Plant List (2013). Version 1.1 URL: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/search?q=malus> (Accessed 20 May 2020).

Mir, J. I., Ahmed, N., Singh, D. B., Sheemar, G., Hamid, A., Zaffar, S., & Shafi, W. A. J. I. D. A. (2016). Molecular identification of *S*-alleles associated with self incompatibility in apple (*Malus* spp.) genotypes. *Indian Journal of Agricultural Sciences*. Vol. 86. No 1. P. 78–81.

OECD (2019), «Consensus document on the biology of apple (*Malus domestica* Borkh.)». *Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology*, No. 66, organisation for Economic Corporation and Development, Paris. 51 p. URL: [http://www.oecd.org/officialdocuments/publicdisplaydocumentpdf/?cote=ENV-JM-MONO\(2019\)30%20&doclanguage=en](http://www.oecd.org/officialdocuments/publicdisplaydocumentpdf/?cote=ENV-JM-MONO(2019)30%20&doclanguage=en) (Accessed 1 September 2020).

Opalko, A. I., & Opalko, O. A. (2015). The outlook for the improvement of breeding and genetics problems of apple tree (*Malus* Mill.). *Factors in experimental evolution of organisms*. 16. P. 141–146. (in Ukrainian).

Opalko, A. I., & Opalko, O. A. (2019a). Biodiversity as the fundamental of plant population viability. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. 15. P. 77–98. (in Ukrainian).

Opalko, A. I., & Opalko, O. A. (2019b). Stratehiia zberezhennia *ex situ* derevnykh roslyn zalezno vid osoblyvostey ikhn'oi reproduktyvnoi biologii. *Stratehiia zberezhennia roslyn u botanichnykh sadakh ta dendroparkakh: materialy mizhnarodnoi naukovoï konferentsii (25–27 liutoho 2019 roku)*. [vidp. red. N. V. Zaimenko]. Kyiv: Lira. S. 240–241. (in Ukrainian).

Opalko, O. A., Konopelko, A. V., & Opalko, A. I. (2019). An apple *Malus* Mill. in the history and culture of the Ukrainian and other ethnoces. *Siberian Journal of Forest Science*. No 4. P. 18–35. (in Russian with English abstract). DOI: 10.15372/SJFS20190403.

Opalko, O. A. (2010). The formation, morphology and pollen productivity of microsporophylls of representatives of genus *Malus* Mill.. *Autochthonous and alien plants*. Vol. 6. P. 30–36. (in Ukrainian).

Orcheski, B., & Brown, S. (2012). A grower's guide to self and cross-incompatibility in apple. *New York Fruit Quart*. Vol. 20. P. 25–28.

Papikhin, R. W. (2017). *Malus sieboldii* microprologenesis analysis. *Environmental, Industrial and Energy Security – 2017: Materials of the scientific and practical conference with international participation (September 11–15, 2017, Sevastopol)*. P. 1033–1035. (in Russian with English abstract).

Pereira-Lorenzo, S., Ramos-Cabrer, A. M., & Fischer, M. (2009). Breeding apple (*Malus x domestica* Borkh). *Breeding plantation tree crops: temperate species*. New York: Springer. P. 33–81. DOI: 10.1007/978-0-387-71203-1_2.

Pereira-Lorenzo, S., Fischer, M., Ramos-Cabrer, A. M., & Castro, I. (2018). Apple (*Malus* spp.) breeding: present and future. *Advances in plant breeding strategies: fruits*. Cham: Springer. P. 3–29. DOI: 10.1007/978-3-319-91944-7_1.

Phipps, J. B., Robertson, K. R., Smith, P. G., & Rohrer, J. R. (1990). A checklist of the subfamily Maloideae (Rosaceae). *Canadian journal of botany*. Vol. 68. No 10. P. 2209–2269.

Pratas, M. I., Aguiar, B., Vieira, J., Nunes, V., Teixeira, V., Fonseca, N. A., ... & Vieira, C. P. (2018). Inferences on specificity recognition at the *Malus x domestica* gametophytic self-incompatibility system. *Scientific reports*. Vol. 8. No 1. P. 1–17.

Pratt, C. (1988). Apple flower and fruit: morphology and anatomy. *Horticultural Reviews*. Vol. 10. P. 273–308.

Ramírez, F., & Davenport, T. L. (2013). Apple pollination: a review. *Scientia Horticulturae*. Vol. 162. P. 188–203. DOI: 10.1016/j.scienta.2013.08.

Ranney, T., & Eaker, T. (2004). Variation in ploidy levels and reproductive pathways among flowering crabapples. *HortScienc*. Vol. 39. No 4. P. 773B–773. DOI: 10.21273/HORTSCI.39.4.773B.

Reim, S., Proft, A., Heinz, S., Lochschmidt, F., Höfer, M., Tröber, U., & Wolf, H. (2017). Pollen movement in a *Malus sylvestris* population and conclusions for conservation measures. *Plant Genetic Resources*. Vol. 15. No 1. P. 12–20. DOI: 10.1371/journal.pgen.1002703.

- Ruhsam, M., Jessop, W., Cornille, A., Renny, J., & Worrell, R. (2019). Crop-to-wild introgression in the European wild apple *Malus sylvestris* in Northern Britain. *Forestry: An International Journal of Forest Research*. Vol. 92. No 1. P. 85–96. DOI: 10.1093/forestry/cpy033.
- Sampson, D. R. (1969). Use of a leaf color marker gene to detect apomixis in *Malus* species and observations on the variability of the apomictic seedlings. *Canadian Journal of Plant Science*. Vol. 49. No 4. P. 409–416.
- Schuster, M., & Büttner, R. (1995). Chromosome numbers in the *Malus* wild species collection of the genebank Dresden-Pillnitz. *Genetic resources and crop evolution*. Vol. 42. No 4. P. 35–361.
- Sheffield, C. S., Smith, R. F., & Kevan, P. G. (2005). Perfect syncarpy in apple (*Malus* × *domestica* ‘Summerland McIntosh’) and its implications for pollination, seed distribution and fruit production (Rosaceae: Maloideae). *Annals of Botany*. Vol. 95. No 4. P. 583–591. DOI: 10.1093/aob/mci058.
- Sheick, R., Serra, S., De Franceschi, P., Dondini, L., & Musacchi, S. (2018). Characterization of a novel self-incompatibility allele in *Malus* and S-genotyping of select crabapple cultivars. *Scientia Horticulturae*. Vol. 240. P. 186–195. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.05.050.
- Shevchenko S. V. (2005). The reproductive biology of the introduced plants. *Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*. Vol. 125. S. 24–34. (in Russian with English abstract).
- Shirokova N. P. (2014). Gynoecium morphology and its transformation during fruit formation process of some plants species of the family Fabaceae and the family Rosaceae. *Almanac of Modern Science and Education*. Tambov: Gramota. No 4(83). P. 188–192. (in Russian with English abstract).
- Shishkinskaja, N. A., & Judakova, O. I. (2009). Apomixis and plant evolution. *Izvestija Saratovskogo universiteta. Novaja serija. Serija Himija. Biologija. Jekologija*. Vol. 9. No 1. P. 55–60. (in Russian with English abstract).
- Spengler, R. N. (2019). Origins of the apple: the role of megafaunal mutualism in the domestication of *Malus* and rosaceous trees. *Frontiers in plant science*. Vol. 10. P. 617 (1–18). DOI: 10.3389/fpls.2019.00617.
- Tatum, T. C., Stepanovic, S., Biradar, D. P., Rayburn, A. L., & Korban, S. S. (2005). Variation in nuclear DNA content in *Malus* species and cultivated apples. *Genome*. Vol. 48. No 5. P. 924–930. DOI: 10.1139/g05-033.
- Teryokhin, E. S. (2000) Reproductive biology. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts* [Ed.: T. B. Batugina]. St. Petersburg. P. 72–73. (in Russian).
- Vallejo-Marín, M., Dorken, M. E., & Barrett, S. C. (2010). The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 41. P. 193–213. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120258.
- Xue, C., Xi-jin, M., Zhi-qing, Z., Zhi-ming, H., Yan-hong, H., & Qi-xin, S. (1997). Polyembryony and multiple seedlings in the apomictic plants. *Journal of Integrative Plant Biology*. Vol. 39. No 7. P. 590–595.
- Yang, H., Duan, K., & Zhang, W. (2008). Biology and physiology of *Malus hupehensis* for the apogamic plant resource. *Acta Horticulturae*. Vol. 769. P. 441–447. DOI: 10.17660/ActaHortic.2008.769.63.
- Yang, M., Li, F., Long, H., Yu, W., Yan, X., Liu, B., ... & Song, W. (2016). Ecological distribution, reproductive characteristics, and in situ conservation of *Malus sieversii* in Xinjiang, China. *HortScience*. Vol. 51. No 9. P. 1197–1201. DOI: 10.21273/HORTSCI10952-16.
- Zhou, T., Fan, J., Zhao, M., Zhang, D., Li, Q., Wang, G., ... & Cao, F. (2019). Phenotypic variation of floral organs in *Malus* using frequency distribution functions. *BMC Plant Biology*. Vol. 19. No 1. P. 1–11. DOI: 10.1186/s12870-019-2155-6.

Zhou, T., Zhang, W., Zhang, D., El-Kassaby, Y. A., Fan, J., Jiang, H., ... & Cao, F. (2020). A binary-based matrix model for *Malus* corolla symmetry and its variational significance. *Frontiers in Plant Science*. Vol. 11. P. 416 (1–14). DOI: 10.3389/fpls.2020.00416.