

Я.С. ГАСИНЕЦЬ

Ужгородський національний університет
вул. Волошина, 54, Ужгород, 88000, Україна

**ЕМБРИОЛОГІЯ *CRATAEGUS*
OXYACANTHA L. І *CRATAEGUS*
MONOGYNA JACQ. (*ROSACEAE*)
З УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ**

Ключові слова: мікроспора, мейоз, насінний зачаток, нуцелус, археспорій, мегаспороцит, зародковий мішок, апоміксис, апоспорія.

Рід *Crataegus* L. належить до підродини *Maloideae*, генезис якої в межах родини *Rosaceae* пов'язаний з ало- і автополіплоїдією. Такі підродини *Rosaceae*, як *Spireoideae*, *Rosidae*, *Prunoideae*, мають основне число хромосом $n = 7, 8$ і 9 . У представників підродини *Maloideae*, до якої належить і рід *Crataegus*, гаплоїдний набір хромосом становить $n = 17$. На думку багатьох дослідників [7, 9, 13, 15], це зумовлено алополіплоїдією, яка в подальшому супроводжувалась автополіплоїдією. *Crataegus oxyacantha* L. і *C. monogyna* Jacq. є тетраплоїдними видами, диплоїдний набір хромосом яких становить $2n = 34$ [7], а тетраплоїди, відповідно, мають $4n = 68$.

Поєднання ало- і автополіплоїдії сприяло не лише інтенсивному видоутворенню в межах роду *Crataegus*, а й широкому поширенню видів і вплинуло на спосіб їх репродукції [13, 15].

Ареали видів роду *Crataegus* є типовими для північної частини земної кулі, зокрема Північної Америки, де налічується понад 350 видів. В Україні зростають 16 дикорослих видів, серед яких найпоширенішими є *C. monogyna* і *C. oxyacantha* [6].

Дані літератури [8–11] засвідчують наявність у видів роду *Crataegus* як статевого, так і апоміктичного способу репродукції. Проте це лише припущення, оскільки автори не спостерігали процесу запліднення.

Залишаються недостатньо дослідженими початкові стадії розвитку насінного зачатка та функціонування багатоклітинного жіночого археспорія. Остаточо не з'ясовано форму апоміксису, наявність якого доведена експериментально [12].

Поза увагою дослідників залишаються питання розвитку чоловічих генеративних структур і причини стерильності пилкових зерен.

Метою нашого дослідження було вивчення розвитку та функціонування мікроспорангіїв, мікроспорогенезу, розвитку чоловічого гаметофіта; функціонування багатоклітинного жіночого археспорія та особливостей розвитку зародкових мішків; форми апоміксису.

© Я.С. ГАСИНЕЦЬ, 2004

ISSN 0372-4123. Укр. ботан. журн., 2004, т. 61, № 2

125

Матеріал і методи досліджень

Дослідження тривали протягом 2000–2002 рр. Матеріал збирали у передгірній зоні Закарпатської обл. на висотах 200–600 м над рівнем моря. Темпоральну фіксацію проводили у період від утворення пуп'янків до завершення цвітіння та початкових стадій утворення насіння. Матеріал фіксували за Навашиним (хромова кислота : формалін : льодяна оцтова кислота — 10:4:1), ФОС (формалін : оцтова кислота : етанол — 10:7:1) та Карнуа (етанол : оцтова кислота — 3:1) [5].

Препарати фарбували за Фельгеном та Гейденгайном, цитоплазму підфарбували світлим зеленим та еритрозином.

Результати досліджень та їх обговорення

Зав'язь видів роду *Crataegus* утворена з 1–5 плодолистків. На кожному плодолисту знаходяться по два насінні зачатки, але нормально розвивається лише один — нижній. Насінний зачаток красинуцелятний з двома інтегументами. Для *Rosaceae* характерний багатоклітинний археспорій [2, 4]. У субепідермальном шарі нуцелуса закладаються 1–5 первинних археспоріальних клітин, розташованих у центральній частині нуцелуса. Під час периклінального поділу вони утворюють паріетальний шар і вторинні археспоріальні клітини. Паріетальний шар формує двошаровий покривний комплекс клітин. Із розвитком інтегументів насінний зачаток набуває геміанатропного вигляду. Функціонування вторинних археспоріальних клітин варіабельне. Центральна вторинна археспоріальна клітина безпосередньо трансформується в мегаспороцит або усі вторинні археспоріальні клітини поділяються на дочірні, які стають мегаспороцитами.

У *C. oxyacantha* вторинні археспоріальні клітини поділяються на дочірні, внаслідок чого кількість клітин у спорогенному комплексі збільшується (рис. 1). Мегаспороцитами стають центральні, розташовані ближче до мікропіле клітини спорогенного комплексу. Мейоз завершує один мегаспороцит, утворюючи тетраду мегаспор. Функціонує халазальна мегаспора.

У *C. monogyna* закладається переважно одна археспоріальна клітина, зрідка дві-три. Мегаспороцитом стає лише одна центральна спорогенна клітина. За наявності двох-трьох археспоріальних клітин латеральні дегенерують до або після трансформування їх у мегаспороцити. Центральний мегаспороцит здат-

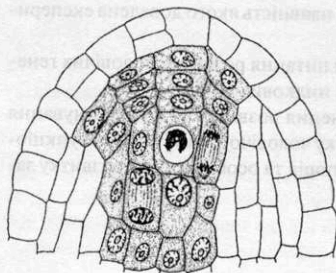


Рис. 1. *Crataegus oxyacantha* L. Утворення багатошарового спорогенного комплексу. Мікропілярна спорогенна клітина стає мегаспороцитом (40 × 10)

Fig. 1. *Crataegus oxyacantha* L. Formation of multilayer sporogenous complex. Microspylar sporogenous cell turns into megasporocyte (40 × 10)

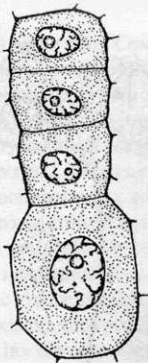


Рис. 2. *Crataegus oxyacantha* L. Тетрада мегаспор (90 × 10)

Fig. 2. *Crataegus oxyacantha* L. Tetrad of megaspores (90 × 10)

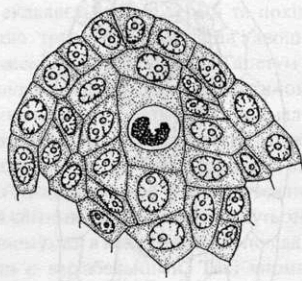


Рис. 3. *Crataegus monogyna* Jacq. Мегаспороцит (40 × 10)

Fig. 3. *Crataegus monogyna* Jacq. Megasporecyte (40 × 10)

ний до мейозу, внаслідок чого утворюється тетрада мегаспор. Функціонує халазальна мегаспора (рис. 2, 3).

Таким чином, у досліджуваних видів *Crataegus* розвиваються еуспоричні гаплоїдні зародкові мішки *Polygonum*-типу. Диплоспорію, а саме розвиток диплоїдних апоміктичних зародкових мішків із спорогенних клітин заміною мейозу мітозом, не виявлено.

Отже, на ранніх етапах розвитку насінного зачатка спорогенний комплекс нуцелуса має мейотичну тенденцію. Його клітини функціонують подібно до статевих видів. Зрідка у *C. oxyacantha* утворюються дві тетради мегаспор. Із халазальних мегаспор розвиваються гаплоїдні зародкові мішки, з яких повністю диференціюється лише один.

Завершальним етапом функціонування клітин нуцелуса є активація соматичних клітин халазальної зони нуцелуса, які стають ініціалами апоміктичних зародкових мішків апоспоричного характеру (рис. 4).

Конкурентоспроможність таких двох-трьох ініціалей значно вища, ніж еуспоричних зародкових мішків. Згодом, у процесі диференцювання апоспоричні зародкові мішки виштовхують еуспоричні гаплоїдні зародкові мішки, що є похідними спорогенного комплексу. В еуспоричних зародкових мішках *Polygonum*-типу ми не виявили процесу запліднення. Водночас відбувалась їх дегенерація, а паралельно дегенерував і весь спорогенний комплекс. Два-три апоспоричні диплоїдні зародкові мішки, що виникли внаслідок мітотичних поділів у зоні халази із соматичних клітин нуцелуса, займали простір колишнього спорогенного комплексу. В досліджуваних нами видів дво-, чотириядерної стадії досягали всі апоспоричні ініціальні клітини, що виникали, але повністю диференціювався один, зрідка два апоміктичні зародкові мішки (рис. 5).

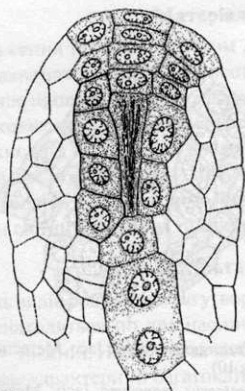


Рис. 4. *Crataegus oxyacantha* L. Дегенерація центрального мегаспороцита, у халазальному кінці ініціальні клітини апоспоричних зародкових мішків (40 × 10)

Fig. 4. *Crataegus oxyacantha* L. Degeneration of the central megasporocyte, in the chalazal end there are initial cells of aposporous embryo sacs (40 × 10)

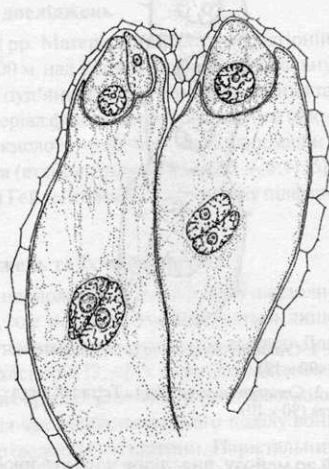


Рис. 5. *Crataegus monogyna* Jacq. Два апоспоричні зародкові мішки (40 × 10)

Fig. 5. *Crataegus monogyna* Jacq. Two aposporous embryo sacs (40 × 10)

У гаплоїдних зародкових мішках, які згодом дегенерують, яйцеклітина не запліднюється. Це може спричинюватися їхньою відносно ранньою дегенерацією ще до розкриття пуп'янків, а також низькою фертильністю пилкових зерен.

Таким чином, у досліджуваних видів функціонуючими є апоспоричні зародкові мішки, які утворюються на пізніших стадіях розвитку насінних зачатків. Вони більші за розмірами. Пилкові трубки в такі зародкові мішки не входять. Полярні ядра довго не зливаються. Розвиток зародка з яйцеклітини здійснюється партеногенетично. Ендосперм формується внаслідок поділу ядра центральної клітини без злиття його зі спермієм. Ендосперм нуклеарний. Зародок розвивається за типом *Asterad* var. *geum*. Перший поділ диплоїдної яйцеклітини відбувається впоперек, в результаті чого виникають апікальна і базальна клітини. Апікальна клітина поділяється похилою перетинкою. Для другого поділу теж характерне виникнення похилої перетинки, внаслідок чого утворюється клиноподібна клітина — епіфіза, яка дає початок точці росту. Базальна клітина бере незначну участь в утворенні зародка та утворює підвісок.

Під час формування стінки мікроспорангія з первинного паріетального шару виникають тапетум і вторинний паріетальний шар, внаслідок поділу останнього формуються три середні шари і ендотетій. Отже, стінка мікроспорангія формується у відцентровому напрямі. В останню чергу формується ендо-

теїї. Для видів роду *Crataegus* характерний двошаровий тапетум, який виникає з первинного шару тапетуму (рис. 6).

Сформована стінка мікроспорангія складається з епідерми та похідних первинного парієтального шару: ендотецію, трьох середніх шарів і двошарового тапетуму, який містить великі видовжені поліплоїдні ядра. Тапетум секреторного типу. Тетради мікроспор утворюються за симультанним типом.

Мікроспорогенез у досліджуваних нами видів супроводжується аномаліями в ході мейозу, які полягають у утворенні унівалентів і нерівномірному розходженні хромосом в анафазі першого і другого поділів (рис. 6, 7). Внаслідок таких відхилень крім незначної кількості нормальних тетрад мікроспор утворюються поліади. Під час утворення поліад у межах одної клітини (мікроспори) можуть знаходитись декілька ядер різної величини. В іншому разі в кожній клітині поліад знаходиться по одному ядру, але їх розміри є варіабельними. Такі аномальні мікроспори не здатні утворювати нормальні двоклітинні пилкові зерна (рис. 8).

Мікроспори з гаплоїдним набором хромосом розвиваються у чоловічі гаметофіти — двоклітинні пилкові зерна. Діаметр морфологічно нормальних пилкових зерен становить 40 мкм, аномальних, великих — 60–70 мкм, дрібних мікроядер — 10 мкм.

Статистичні підрахунки результатів реакції на ацетокармін такі: у *C. oxyacantha* реакція позитивна у 30–35 %, у *C. monogyna* — 35–37 %, що свідчить про незначну фертильність пилкових зерен.

Дегенерація охоплює різні етапи формування мікроспорангіїв, але найширший спектр аномалій спостерігається під час проростання мікроспор у чоловічий гаметофіт — пилкове зерно, що і зумовлює їх стерильність.

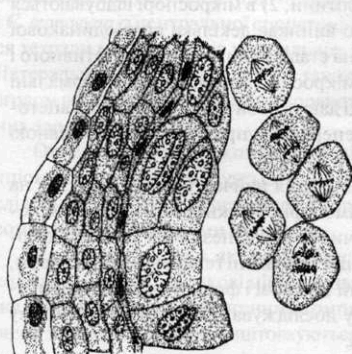


Рис. 6. *Crataegus oxyacantha* L. Мікроспорогенез. Перший поділ мейозу (40 × 10)

Fig. 6. *Crataegus oxyacantha* L. Microsporangogenesis. The first meiotic division (40 × 10)

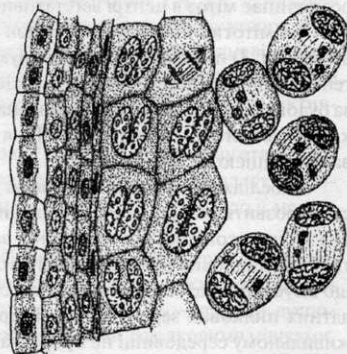


Рис. 7. *Crataegus oxyacantha* L. Двошаровий тапетум. Перший поділ мейозу (40 × 10)

Fig. 7. *Crataegus oxyacantha* L. Two-layer tapetum. The first meiotic division (40 × 10)

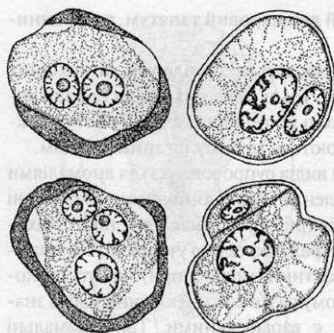


Рис. 8. *Crataegus monogyna* Jacq. Аномальні пилкові зерна (40 × 10)

Fig. 8. *Crataegus monogyna* Jacq. Abnormal pollen grains (40 × 10)

Аналіз мікроспорогенезу *C. monogyna* і *C. oxyacantha*, що зростають у різних висотних поясах, дає можливість виділити як загальні спільні аномалії, характерні для гібридних поліплоїдних апоміктичних видів *Rosaceae*, що проявляються в порушенні мейозу в процесі мікроспорогенезу і утворенні стерильних пилкових зерен. Крім цих загальних аномалій, характерних для *Rosaceae*, у автономних апоміктів є і специфічні. Це, зокрема, відхилення, що виникають у разі розвитку чоловічого гаметофіта, тобто під час проростання мікроспор. Такі аномалії спостерігаються і у представників родів *Alchemilla*, *Cotoneaster* [4]. Так, у видів роду *Alchemilla* встановлено [16], що у всіх мікроспороцитах відбувається мейоз, але більшість мікроспор під час проростання дегенерує і лише деякі з них досягають двоклітинної стадії і утворюють генеративну та вегетативну клітини.

У літературі [16] зазначено, що навіть при порушенні мейозу окремі мікроспори можуть отримати гаплоїдний набір хромосом. Такі мікроспори життєздатні і розвиваються у двоклітинні пилкові зерна. Розвиток інших мікроспор супроводжується різними аномаліями. Так, ми встановили, що такі аномалії є варіабельними: 1) ядро мікроспори не зміщується до оболонки і розпочинає мітоз в центрі вегетативної клітини; 2) в мікроспорі відбуваються два-три мітотичні поділи, внаслідок чого виникає декілька ядер однакової величини; 3) пилкові зерна дегенерують на стадії виникнення вегетативного і генеративного ядер; 4) значна кількість мікроспор розвивається в нормальні за будовою двоклітинні пилкові зерна, які дають позитивну реакцію на ацетокармін, але згодом дегенерують. Їхня дегенерація супроводжується активною вакуолізацією цитоплазми.

У досліджуваних видів *Crataegus* дегенерація найчастіше відбувається на стадії розвитку мікроспори у чоловічий гаметофіт. У таких аномальних пилкових зернах асоціюються ядра різної величини. Отже, незначна кількість фертильних пилкових зерен та їхня стерилізація зумовлені генетичним фактором, що візуально підтверджується аномаліями в мейозі і формуванням нежиттєздатних пилкових зерен. Пилкові зерна у досліджуваних видів на штучному живильному середовищі не проростають.

А. Longley [7] досліджував мікроспорогенез у північноамериканських видів *Crataegus*. Автор виявив значні відхилення у ході мейозу, але не відмітив порушень, які відбувалися під час утворення двоклітинних пилкових зерен. Автором зазначено, що у три- і тетраплоїдних видів *Crataegus* мікроспори розвива-

ються до стадії тетрад, але здебільшого мікроспороцити сильно вакуолізуються і тетради утворюються зрідка. Висловлюється припущення, що причиною цього явища є гібридне походження видів і гетерозиготність.

Дослідження мікроспорогенезу в *C. oxycantha* і *C. monogyna*, які зростають у Польщі [11], свідчить про те, що мейоз у диплоїдних видів роду *Crataegus* відбувається переважно нормально, а у тетраплоїдів — зі значними відхиленнями.

Для видів *Rosaceae* характерний багатоярусний жіночий спорогенний комплекс, який утворюється внаслідок мітотичних поділів вторинних археспоріальних клітин [14]. У видів роду *Crataegus* ми виявили двоярусний спорогенний комплекс, в якому можна виділити центральну, латеральні та парієтальні клітини.

За наявності одношарового спорогенного комплексу вторинні археспоріальні клітини безпосередньо трансформуються в мегаспороцити. Багатоярусний спорогенний комплекс повністю диференційований лише тоді, коли його клітини припиняють мітотичні поділи і стають мегаспороцитами.

Вагамних видів функціонування спорогенного комплексу пов'язане з апоміктичним розвитком зародкових мішків — диплоспорією і апоспорією. Для таких видів характерна найменша мейотична тенденція спорогенного комплексу, але центральні спорогенні клітини завжди мають мейотичну тенденцію, хоч вони швидко дегенерують. Суміжні з ними латеральні спорогенні клітини також мають мейотичну потенцію. Вони трансформуються у мегаспороцити в разі дегенерації центральних мегаспороцитів.

Для видів *Crataegus* ступінь тенденції до мейозу більш висока, ніж у *Cotoneaster* [3]. Передусім це стосується центральної спорогенної клітини, яка виявляє мейотичну тенденцію і здатна мейотично ділитися. Так, у *C. oxycantha* і *C. monogyna* із центральної спорогенної клітини внаслідок мейозу утворюються тетради мегаспор, а із халазальних мегаспор — гаплоїдні зародкові мішки. Латеральні спорогенні клітини також здатні ставати мегаспороцитами, але згодом вони дегенерують і не утворюють ініціалей диплоспоричних апоміктичних зародкових мішків.

Отже, спорогенний комплекс видів роду *Crataegus* на першому етапі функціонування характеризується мейотичною тенденцією, яка виявляється послідовно від центру до периферії спорогенного комплексу, тобто до її межі із соматичними клітинами нуцелуса.

Для видів *Crataegus*, як і для *Alchemilla*, *Cotoneaster* [3], характерна апоспорія, коли апоміктичні зародкові мішки розвиваються із соматичних клітин халазальної зони нуцелуса, а спорогенний комплекс та всі його похідні — тетради, еуспоричні зародкові мішки — виштовхуються апоспоричними зародковими мішками, що узгоджується з даними літератури для американського виду *C. pruinosa* [8–10], а також для видів *Crataegus*, що зростають на території Польщі [11].

Види *Crataegus* вважаються агамними, але, як показали ембріологічні дослідження [8–11], у своєму складі мають види, здатні до статевого відтворення,

а також до псевдогамії. Можливість епізодичного статевого відтворення підтверджують і наші дослідження, які засвідчили наявність диференційованих дозрілих еуспоричних зародкових мішків і можливість їхнього запліднення. Для видів *Crataegus* характерний гаметофітний апоміксис, за якого зародок розвивається з нередукованої яйцеклітини або з інших нередукованих клітин зародкового мішка [1]. У досліджених нами видів зародковий мішок розвивається апоспорично із соматичних клітин нуцелуса і є диплоїдним. У такому зародковому мішку з яйцеклітини партеногенетично розвивається зародок.

Висновки

1. Для агамних видів роду *Crataegus* характерні: незначна кількість мегаспороцитів (один—три); дегенерація центрального і латеральних мегаспороцитів; дегенерація всього спорогенного комплексу і його похідних — тетрад мегаспор та еуспоричних гаплоїдних зародкових мішків — і розвиток апоміксичних апоспоричних зародкових мішків із халазальних соматичних клітин нуцелуса.

2. Причиною утворення стерильних пилкових зерен є аномалії, зокрема нерівномірне розходження хромосом в анафазі першого і другого поділів мейозу під час мікроспорогенезу; виникнення поліад — мікроспор із незбалансованим числом хромосом; порушення в процесі розвитку двоклітинних пилкових зерен.

3. Для видів *Crataegus* характерний гаметофітний апоміксис — апоспорія і партеногенез. Розвиток еуспоричних гаплоїдних зародкових мішків і незначна кількість фертильних пилкових зерен (35–37 %) свідчать про те, що статеве відтворення може відбуватися епізодично.

1. Барна М.М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії. — К.: Академія, 1997. — 272 с.
2. Кордюм С.Л. Эволюционная цитозембриология покрытосеменных растений. — Киев: Наук. думка, 1978. — 220 с.
3. Мандрик В.Ю. Особенности семенной репродукции видов сем. *Rosaceae* в природных популяциях (на примере флоры Карпат): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1990. — 48 с.
4. Мандрик В.Ю., Павлина Е.И. Эмбриологическое исследование некоторых видов *Crataegus* L. и *Rosa* L. (сем. *Rosaceae*) // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений (Кишинев, дек. 1986 г.). — Кишинев: Штиинца, 1986. — С. 18—19.
5. Наумов Н.А., Козлов В.Е. Основы ботанической микротехники. — М.: Сов. наука, 1954. — 307 с.
6. Флора УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1954. — Т. 6. — 301 с.
7. Longley A.E. Cytological studies in the genus *Crataegus* // Amer. J. Bot. — 1924. — 11. — P. 249—282.
8. Munijamma M., Phipps J.B. Cytological proof of apomixis in *Crataegus* (*Rosaceae*) // Ibid. — 1979. — 66, № 2. — P. 149—166.
9. Munijamma M., Phipps J.B. Studies in *Crataegus*. A note on the occurrence of diplospory in *Crataegus dissona* Sarg. (*Maloideae*, *Rosaceae*) // Can. J. Genet. and Cytol. — 1984. — 26. — P. 249—252.
10. Munijamma M., Phipps J.B. Cytological evidence for sexuality in some diploid and tetraploid species of North American hawthorns // Can. J. Bot. — 1985. — 63. — P. 1319—1324.
11. Ptak K. Cyto-embryological investigations on the Polish representatives of the genus *Crataegus* L. Chromosome numbers; embryology of diploid and tetraploid species // Acta biol. crac. Ser. Bot. — 1986. — 28. — P. 107—122.

12. Rickett H.W. Forms of *Crataegus pruniosa* // Bot. Gaz. — 1936. — 97. — P. 788—793.
13. Sax J.S. Polyploid and apomixis in *Cotoneaster* // J. Arnold. Arbor. — 1954. — 35. — P. 334—365.
14. Smith G.L. Studies in *Potentilla* L. I. Embryological investigation into the mechanism of agamospermy in British *P. tabernaemontani* Achers // New. Phytol. — 1963. — 62, № 3. — P. 264—282.
15. Stebbins G.L. The inviability weakness and sterility of interspecific hybrids // Adv. Genet. — 1958. — 9. — P. 147—215.
16. Strasburger E. Die Apogamie der Eualchemillen und Allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben // Jahrb. wiss. Bot. — 1905. — 41. — P. 88—164.

Рекомендуе до друку
Є.Л. Кордюм

Надійшла 17.07.2003

Я.С. Гасинец

Ужгородський національний університет

ЭМБРИОЛОГИЯ *CRATAEGUS OXYACANTHA* L. И *CRATAEGUS MONOGYNA* JACQ. (*ROSACEAE*) ИЗ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Изучен репродуктивный процесс у *Crataegus oxyacantha* L. и *Crataegus monogyna* Jacq., растущих на высоте 200—600 м над уровнем моря в Карпатах.

Семяпочка гемианатропная, красинуцеллятная, с двумя интегументами. Количество археспориальных клеток вариабельно. Спорогенный комплекс двухъярусный. В мегаспороциты трансформируются одна—три спорогенные клетки. Обычно формируются одна—две линейные тетрады мегаспор. Халазальная мегаспора развивается в зародышевый мешок по типу Polygonum. Эуспорические гаплоидные зародышевые мешки дегенерируют. Оплодотворения яйцеклетки у них не обнаружено. Спорогенный комплекс и его производные вытесняются и поглощаются развивающимися апоспорическими зародышевыми мешками. Апоспорические зародышевые мешки возникают из соматических клеток халазальной зоны нуцеллуса. Специфической формой апомиксиса для исследованных видов *Crataegus* является апоспория — партеногенез. Эндосперм нуклеарный. Слияния спермия с центральным ядром не обнаружено. Развитие зародыша осуществляется по типу *Asterad* var. *Geum*.

Стерилизация пыльцевых зерен обусловлена аномалиями в мейозе при микроспорогенезе, а также при развитии мужского гаметофита.

Ya.S. Hasynets

Uzhhorod national university

EMBRYOLOGY OF *CRATAEGUS OXYACANTHA* L. AND *CRATAEGUS MONOGYNA* JACQ. (*ROSACEAE*) FROM UKRAINIAN CARPATHIANS

The reproductive process has been studied in *Crataegus oxyacantha* L. and *Crataegus monogyna* Jacq. growing at the altitude of 200 to 600 metres above sea level in the Carpathians. The ovule is hemianatropic, crassinucellate with two integuments. The number of archesporial cells varies. The sporogenous complex is two-layer. One to three sporogenous cells transform into megasporocytes. Normally one or two linear tetrads of megaspores form. The chalazal megaspore develops into the embryo sac according to the *Polygonum* type. Eusporic haploid embryo sacs degenerate. Ovicell fertilization has not been revealed in them. The sporogenous complex and its derivatives are displaced and absorbed by developing aposporic embryo sacs. The aposporic embryo sacs develop from somatic cells of nucellus chalazal zone. Apospory, i.e. parthenogenesis, is a specific form of apomixis for the studied species of *Crataegus*. The endosperm is nuclear. Fusion of the spermium with the central nucleus has not been found. The embryo develops according to the *Asterad* var. *Geum* type.

The sterilization of pollen grains is caused by the abnormalities of meiosis under microsporogenesis as well as under development of the male gametophyte.