

Most numerous species have been found in the north-eastern woods of Armenia.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васягина М. П., Бизюки Э. М., Годопенко И. И. Флора споровых растений Казахстана. 10. Алма-Ата, 1977.
2. Жизнь растений. 2. Грибы. Под общ. ред. М. В. Горленко, М., 1975.
3. Новожилов Ю. К. Автореф. канд. дисс., Л., 1981.
4. Новожилов Ю. К. Микол. и фитопат., 15, 1, 1981.
5. Определитель питших растений. 3, под общ. редак. Л. И. Курсанова, М., 1954.
6. Визначник гриба України, 1, под общ. редак. Д. К. Зерова, Київ, 1967.
7. Farr M. L. How to know the true slime molds, 1981.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVIII, № 2, 1985

УДК 575.127.2:581.16

ПОВЕДЕНИЕ ГИБРИДОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С СИСТЕМАМИ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ РОДИТЕЛЬСКИХ ФОРМ

А. М. АГАДЖАНИ

Предлагается гипотеза, согласно которой скрещивания между формами растений, в достаточной степени отличающихся друг от друга по степени самонесовместимости (самосовместимости), приводят к заметным отклонениям от менделевских схем расщепления и независимого распределения наследственных факторов. Гипотеза позволяет прогнозировать поведение гибридов в ряду поколений на основе параметров самосовместимости родительских форм.

Ключевые слова: менделевские популяции, селективность оплодотворения, панмиксия, системы воспроизведения.

В сообщении рассматриваются некоторые аспекты процессов, протекающих в менделевских популяциях растений. Речь в основном идет об отклонениях от панмиксии в результате селективности оплодотворения. Анализируются также отношения между разными популяциями вида или разных видов в связи с уровнем их самонесовместимости—самосовместимости. Обсуждение основано на результатах собственных экспериментальных исследований и литературных данных.

К менделевским популяциям, как известно, относится преобладающее большинство зоологических видов и перекрестноопыляющиеся популяции растений. Перекрестное оплодотворение животных определяется диморфизмом организмов по полу. У цветковых растений раздельнополость распространена очень слабо [27, 33]. Кроме того, двудомность, хотя некоторыми авторами считается, что за некое будущее флоры [9, 23], все же является тупиком эволюционного развития, и видам с однополыми растениями предстоит или исчезнуть с лица Земли или вернуться к гермафродитизму [24].

Небольшая часть гермафродитных растений представлена гетероморфными самонесовместимыми видами, подавляющее же большинство

их имеет гомоморфные цветки. В пределах гомоморфных видов обнаружены три уровня самонесовместимости. Прежде всего, это типичные самостерильные виды, предковые формы (Sl), далее идут промежуточные самофертильные виды и формы (SF), и, наконец, виды с высоким уровнем самосовместимости (SC). Обычно каждый вид характеризуется одним уровнем самонесовместимости. Редко в пределах вида встречается два уровня. Редки также случаи, когда род представлен всеми тремя известными уровнями самонесовместимости. К таким исключительным родам относятся томаты, *Lycopersicon*.

В литературе имеется большой фактический материал, показывающий широкое распространение явления полиморфизма растений по степени перекрестноопыляемости у видов всех трех уровней самосовместимости. Такие факты получены и в наших исследованиях. Мы не будем здесь касаться вопроса о том, при каком из этих уровней больше всего выражена неоднородность растений по степени самосовместимости. Мы хотим привести только данные, иллюстрирующие селективное преимущество более самонесовместимой пыльцы по сравнению с менее самонесовместимой, как в пределах собственной популяции, так и между разными популяциями одного вида или разных видов.

Вот некоторые из этих фактов. У гибридов самосовместимых SC видов (например, *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium*, *L. cheesmanii*) с самосовместимой SF разновидностью *L. hirsutum* f. *glabratum* (линия пр. 7924) выделены две группы растений: с положительной и отрицательной реакцией на обычное самоопыление. При самоопылении первую все или почти все растения оказались самофертильными. Однако по выраженности самофертильности растения первой группы (действительно самофертильные растения) заметно превосходили растения второй (потенциально самофертильные растения).

Аналогичная картина выявлена у гибридов, полученных от скрещивания культурного томата с самофертильными и самостерильными растениями другой линии той же дикой разновидности (линия 2970).

Конечно, приведенные данные в первую очередь говорят об эволюционной зависимости между физиологическим и механическим барьерами к самоопылению. Но все дело и том, что такая же прямая связь в тех же опытах обнаружена и по завязываемости семян между вариантами самоопыления и свободного опыления растений. Иными словами, более самофертильные растения образуют больше семян и в условиях естественного опыления, т. е. существует прямая связь между степенью самосовместимости растений и их плодovitостью.

Аналогичная связь между завязываемостью семян при самоопылении и свободном опылении обнаружена и на других культурах [6, 8, 11, 16, 19, 20, 22, 25].

Отмеченная выше линия 2970 дикой разновидности *glabratum*, в отличие от линии 7924, представлена, как уже говорилось, не только самофертильными, но и самостерильными растениями. Это, можно сказать,—уникальная, размножающаяся в себе линия, в которой «уживаются» аллели двух разных форм локуса S—аллели самостерильности

S_1 и аллели самофертильности S_1 . Правда, аллели самостерильности у этой линии по своей активности уступают S^1 аллелям типичного представителя вида. Доказательства мы приведем ниже. Здесь мы хотим обратить внимание на следующее обстоятельство. Самофертильные растения линии 2970, находящейся, надо полагать, еще на довольно ранних этапах развития от самонесовместимости к самосовместимости, по количеству образовавшихся плодов значительно превосходили самостерильные ($143,0 \pm 35,3$ и $6,5 \pm 2,8$ шт. соответственно). Думается, главная причина здесь та же, что и в предыдущем случае — в отсутствии достаточного количества совместимой пыльцы для автостерильных растений выборки.

Разумеется, типичные самонесовместимые виды и формы сами по себе не могут служить объектом непосредственного изучения зависимости между плодovitостью растений при самоопылении и свободном опылении. Однако такие виды можно сначала переводить в самосовместимое состояние путем скрещивания их с автофертильными видами или формами типа SF , а затем проводить исследование на полученных гибридах. В наших опытах, например, внутривидовые гибриды F_1 S^1 формы *glabratum* с формой *SI hirsutum* проявили гетерозис по самофертильности при искусственном самоопылении, а по количеству образовавшихся при свободном опылении плодов превосходили суммарную урожайность родителей [4]. Характерно, что у этих гибридов самофертильные растения второго поколения по числу плодов при естественном опылении в несколько раз превышали автостерильные растения [3].

Приведенные факты (а их число можно увеличить) указывают на существование прямой коррелятивной зависимости между самофертильностью и продуктивностью семян при свободном опылении. Уже одно это свидетельствует о том, что в перекрестноопыляющихся популяциях растений движение генетического материала через мужские гаметы происходит от более самонесовместимых растений к менее самонесовместимым. В результате селективного преимущества более самонесовместимой пыльцы автофертильные растения оплодотворяются пыльцой как самофертильных, так и самостерильных особей, между тем как более самонесовместимые растения преимущественно оплодотворяются пылью автостерильной части популяции. Таким образом, наиболее самонесовместимые растения популяции являются универсальными опылителями, отцами, а наиболее самосовместимые — универсальными матерями. Иными словами, пестики самосовместимых растений в среднем характеризуются наибольшей восприимчивостью к пыльце популяции, в то время как пыльца самонесовместимых растений популяции является функционально наиболее активной.

Благодаря этому обстоятельству структура популяции не изменяется. Равновесие поддерживается, как мы видим, тем, что когда какой-либо S -аллель приобретает селективное преимущество в пыльце, то он одновременно и притом соответственно теряет в «воспринимающей» способности, когда находится в пестике. Понятно, что такое отклоне-

ние от панмиксии не будет сопровождаться ни изменением частоты генов, ни изменением частоты генотипов.

Следует отметить, что в отношении явления селективности оплодотворения имеется и альтернативная гипотеза [18, 20]. Она предполагает, что селективным преимуществом в популяции, наоборот, обладает самосовместимая пыльца. Не рассматривая этого вопроса по существу, хочется подчеркнуть, что независимо от того, какая точка зрения в данном случае соответствует действительности, вывод можно сделать единственный, а именно: в перекрестноопыляющихся популяциях растений вследствие селективности оплодотворения нарушается панмиксия.

Мы уже не говорим об отношениях между самосовместимыми и самонесовместимыми популяциями одного и того же вида и, тем более, разных видов. Гибридизация между такими популяциями обычно носит односторонний характер. Успех достигается в основном только при использовании самосовместимых видов в качестве женских форм. Таких фактов в литературе накопилось уже громадное количество. Интересно, что даже в случаях взаимного скрещивания между SF и SI формами и видами лучшие результаты получаются при использовании SF в качестве пестичного компонента [26, 29, 32]. Особый интерес в плане рассматриваемого вопроса представляют факты ступенчатой односторонней несовместимости, полученные Стоутом [31], Мартином [28, 29] и Пандеем [30] соответственно в пределах родов *Pelunia*, *Lycopersicon* и *Nicotiana*. Подобного рода данные получены и в наших исследованиях. Формы и виды по степени возрастания самонесовместимости располагаются в ряд, левый член которого может быть использован только в роли материнского компонента, а правый—только отцовского. Но если при качественных различиях в степени самонесовместимости между популяциями эти закономерности легко обнаруживаются, то внутри популяции такие различия, носящие характер непрерывной изменчивости, как правило, ускользают от прямого наблюдения. Возможно, здесь нужны более чувствительные методы оценки.

В этой связи следует, хотя бы вкратце, остановиться на опытах по определению относительной самосовместимости гибридов культурного томата с самофертильными и самостерильными растениями уже упоминавшейся выше линии 2970 var. *glabratum*. Заметим, что способность к самооплодотворению проявили не только гибридные потомки самофертильных растений дикаря, но и самостерильных. При прямом измерении автофертильности (методом обычного и искусственного самоопыления) нам не удалось обнаружить достоверных различий в степени самосовместимости между потомствами самофертильных и самостерильных растений линии 2970. Однако с помощью высокосамосовместимой пыльцы (материнского родителя гибрида сорта Аргаванди 45), удалось показать, что между двумя группами гибридных растений F_1 имеются существенные различия в уровне самосовместимости. Они выражаются в том, что гибриды с самофертильными растениями *glabratum*, как правило, воспринимают пыльцу Аргаванди 45, а гибриды с самостерильными растениями—обычно отвергают ее.

Тот факт, что гибриды F_1 культурного томата с самостерильными

линиями 2970 также проявили реакцию самосовместимости, бесспорно говорит о том, что аллели самостерильности у этой линии по своей активности заметно уступают S_1 -аллелям типичных представителей вида, так как при скрещивании последних с самосовместимыми видами томата неизменно возникали автостерильные гибриды.

Как отражается селективность оплодотворения на поведении гетерозигот по аллелям гена S . Напомним, что локус S , т. е. локус самосовместимости, находится в трех качественно различающихся состояниях S_1 , S_2 и S_3 . Известно, что состояние S_1 представлено многими аллелями. Вероятно, что и гены S_2 и S_3 также состоят из серии множественных аллелей. К сожалению, пока мало что можно сказать о гетерозиготах в рамках аллелей своего типа. А по гетерозиготам между аллелями S разных типов уже накопилось достаточное количество фактического материала.

Начнем с гетерозигот S_1, S_3 . Они возникают при скрещивании между типичными самосовместимыми и типичными самонесовместимыми видами. (Заметим в скобках, что неизвестны виды, в составе которых находились бы формы SC и SI). В F_2 таких гибридов (напомним, что они самонесовместимы), получаемом в результате sibсовых скрещиваний или свободного опыления, вместо соотношений генотипов $1S_1S_1:2S_1S_3:1S_3S_3$ неизменно возникает $1S_1S_1:1S_3S_3$. Эта закономерность носит регулярный характер и до сих пор не имеет исключения. Теория самонесовместимости легко объясняет эти факты.

От схем моногибридного расщепления отклоняются и гибриды между SC и SF видами, хотя, правда, не столь сильно, как гибриды SC видов с видами SI . Несмотря на то что у $SC \times SF$ гибридов, например, *L. esculentum* $\times$ *L. hirsutum* f. *glabratum*, в F_2 и возникают генотипы S_2S_3 [1, 2], но все же производимые гибридом пыльцевые зерна с аллелем S_1 по конкурентоспособности превосходят пыльцу S_3 . Особенно это проявляется при свободном перекрестном опылении гибридных растений.

Очень сложные нарушения в S -расщеплении обнаружены нами [3, 5] в F_2, F_3 и беккросном поколении гибридов между двумя ботаническими формами дикого вида *L. hirsutum*—*SF glabratum* и *SI hirsutum*.

В целом отклонения по S -генотипу проявляются тем сильнее, чем больше отличаются скрещиваемые формы по степени самонесовместимости.

У межвидовых гибридов томата, однако, отклонения от менделевских закономерностей наследования носят более глубокий характер. При сравнительном изучении разных поколений гибридов ряда самосовместимых видов томата с самонесовместимыми *L. peruvianum* и *L. hirsutum* выяснилось, что в последовательных поколениях гибридов происходит вытеснение не только аллеля самосовместимости S_3 , что вполне объяснимо с позиций теории самонесовместимости, но и всего генетического материала самосовместимых видов, например, культурного томата. Причем, вытеснение генома самосовместимых видов было почти столь же стремительным, как и при беккросных скрещиваниях гибридов с автостерильным родительским видом. И это не гипербола.

Вспомним, что у отдаленных гибридов вообще существует тенденция к ослаблению генетической изменчивости [см. 12]. Известно, более того, что у этих гибридов, особенно в неконгруэнтных скрещиваниях, в ряду поколений происходит возврат к исходным родительским типам.

Это явление было обнаружено еще выдающимися менделевскими гибридами и в особенности Нодэном [17]. Явление преимущественного возврата отдаленных гибридов к родительским видам не может быть объяснено с позиций концепции независимого распределения наследственных факторов. И вряд ли можно согласиться с утверждением Гейсинавича [7] о том, что возникновение родительских форм в поздних поколениях отдаленных гибридов, наблюдаемых в опытах Нодэна, является лишь одной из многочисленных возможностей случайной комбинаторики генов. Конечно же, и при внутривидовых скрещиваниях получают «чистые» родительские типы. Но если при внутривидовых скрещиваниях возврат к родительским типам обычно происходит по законам вероятности, а значит, нечасто, то при межвидовых скрещиваниях возврат к видовым формам является характерной особенностью потомства гибридов.

Это мы теперь знаем, насколько широко распространено явление «возврата». Но для тогдашнего состояния учения о гибридизации растений было очень непросто разобраться в хаосе фактов, и тем ограднее, что Нодэну удалось уловить едва ли не самую суть в поведении отдаленных гибридов.

Факты возврата к родительским формам показывают, что у отдаленных гибридов, несмотря на огромные возможности комбинирования, рекомбинации получают нечасто. Возврат потомства межвидовых гибридов к родительским типам обусловлен, кроме прочих факторов, и явлением псевдосцепления. Поразительно, что, ничего не зная о хромосомах, Нодэн [17] вплотную подошел к пониманию механизма этого феномена в своей теории разделения видовых сущностей. Все же истинная разгадка явления пришла много позднее. Считается, что явление псевдосцепления впервые было открыто Мики и Уоллес в 1953 г. [10]. В результате псевдосцепления в мейозе у отдаленных гибридов происходит предпочтительное совместное расхождение хромосом родителей к разным полюсам. Псевдосцепление, таким образом, ограничивает случайное комбинирование хромосом и приводит к преимущественному образованию гамет, состоящих из хромосом того или другого родительского вида. Достоин внимания, что еще до работ Мики и Уоллес Санегии [21], изучая разнообразие форм в F_2 от реципрокных скрещиваний между *Trifolium aestivum* и *T. durum*, сделал предположение, что в мейозе гибридов биваленты расходятся не случайно, а направленно, т. е. нарушается свободная рекомбинация хромосом. В результате зиготы с генотипами, близкими к родительским, встречаются чаще, чем рекомбинантные генотипы.

Вернемся, однако, к рассмотрению наших гибридов между самосовместными и самонесовместными видами томата. Здесь в ряду поколений происходит не возврат к обоим родительским видам, а вытес-

нение генетического материала самосовместимого вида. В результате этого имеет место довольно быстрый процесс восстановления генома самонесовместимого вида, правда, в цитоплазме материнского самосовместимого вида.

Близкая, но не аналогичная, картина наблюдается и в поколениях гибридов SC культурного томата с SF var. *glabratum*. Здесь также идет вытеснение генетического материала культурного томата, но не в такой сильной степени и не так быстро, как в комбинациях скрещивания SC×SI. Если в потомстве гетерозигот $S_1 S_2$ выщепление гомозигот $S_1 S_1$ исключено даже теоретически, то при расщеплении гетерозигот $S_1 S_2$ практически уже возникают эти высокосовместимые гомозиготы. Более того, здесь имеются реальные возможности появления в старших поколениях форм типа культурного томата. Выход гомозигот $S_1 S_1$ в форм культурного типа можно увеличить, применяя самоопыление гибридов, особенно ограниченное, т. е. создав условия, ослабляющие конкуренцию пыльников трубок.

Рассмотренные факты дают основание сделать предположение, что равновероятный возврат потомства гибридов к обоим родительским видам, очевидно, возможен только в том случае, когда исходные скрещивания удаются в обоих направлениях. У гибридов же, получение которых возможно только в одностороннем порядке, в ряду поколений восстанавливается лишь отвергающий родитель (например, *L. hirsutum* в комбинации *L. esculentum* × *L. hirsutum*, или преимущественно отвергающий родитель (например, *L. hirsutum* f. *glabratum* в комбинации *L. esculentum* × *L. hirsutum* f. *glabratum*).

Очевидно, что S_2 -аллели, обладающие более сильным эффектом подавления S_1 -аллелей, чем аллели S_1 , обладают и более сильным эффектом ингибирования рекомбинационных процессов у отдаленных гибридов.

Дальнейшие доказательства получены в модельных опытах по изучению поведения индивидуальных гибридов от скрещивания культурного томата с самофертильными и самостерильными растениями уже неоднократно упоминавшейся линии 2970.

Эти опыты, которые еще продолжаются, выявили существенные различия по генотипической изменчивости между гибридами F_2 с самофертильными и самостерильными растениями линии 2970, например, по признаку окраски плода. Самофертильные аллели дикого вида по сравнению с самостерильными обеспечивают как большой размах формообразовательного процесса во втором поколении гибридов, так и значительно больший выход тех фракций растений, которые ближе стоят к культурному типу. Так как аллели S_1 и S_2 принадлежат одной и той же линии 2970, т. е. генетический фон у них единый, то все различия в поведении гибридов, разумеется, нужно целиком приписать действию именно этих аллелей. Таким образом, возможности межвидовой гибридизации в комбинации *L. esculentum* × *L. hirsutum* f. *glabratum* полнее реализуются в потомстве самофертильных растений дикого вида. Этот вывод, однако, не исключает настоятельной необходимости поиска путей использования потенциальных возможностей аллелей S_1 .

В заключение отметим, что еще де Фриз и особенно Корренс проявили известную осторожность в вопросе о приложимости менделевских закономерностей наследования генов, ими же переоткрытых, к межвидовым гибридам. Ограничение Корренсом границ прилагасмости законом Менделя отражено уже в заглавии его основополагающей статьи: «Правило Менделя о поведении потомства расовых гибридов». Подчеркиваем, «расовых гибридов». Заметим, что у самого Корренса были экспериментальные доказательства отклонения от схем моногибридного расщепления даже у расовых гибридов. Так, у гибридов между сахарной и лопающейся кукурузой в F_2 вместо теоретически ожидавшихся 25% сахарных зерен он получил только 16% [см. 13, 15]. Эти скрещивания неоднократно повторялись и у нас в стране и за рубежом, а результат один и тот же: 14—16% сахарных зерен в F_2 [см. 13, 15]. Напомним, что между этими подвидами кукурузы наблюдается односторонняя несовместимость, контролируемая аллелями гаметофитного фактора Ga.

Отклонения от строго закономерных картин расщепления, вызванных избирательностью оплодотворения, обнаружены и у других растений [см. 12, 15].

К настоящему времени в литературе накопилось много данных об отклонениях от фенотипических и генотипических схем расщепления при скрещивании между популяциями одного вида и, тем более, разных видов. Они свидетельствуют о том, что законы менделевского наследования не могут быть в полной мере распространены на гибриды, в получении которых участвовали формы, качественно различающиеся по степени самонесовместимости. Это, конечно, не умаляет значения гениального открытия Менделя. Его учение о дискретном характере наследственности — одно из эпохальных достижений естествознания — составляет основу всей современной генетики. Что касается частных законов расщепления гибридов и независимого наследования разных пар аллелей, которые в тексте работы Менделя [14] сами по себе и не занимают особого места, то наука уже давно располагает достаточным количеством фактического материала, указывающего на необходимость установления границ действия этих законов, за пределами которых их приложимость ограничивается. Все это говорит о том, что эволюция менделизма как учения не завершена и имеются большие возможности для его дальнейшего прогресса.

Подведем общие итоги.

В популяциях перекрестноопыляющихся растений — автостерильных и автофертильных — постоянно происходят отклонения от панмиксии. Скорее, это нормальное состояние таких популяций. Другое дело, что они, нарушения эти, незначительные и обычно не поддаются наблюдению. Сделанный вывод, однако, базируется не только на простой экстраполяции межпопуляционных тенденций на внутрипопуляционные. Нарушения свободного скрещивания между разными популяциями вида в определенных случаях доходят до установления односторонних связей, т. е. когда представители одной популяции могут выступать только в роли женских растений, а другой — только мужских. Вместе

с тем эти отношения, а они связаны с селективным преимуществом пальцы более самосовместимых растений по отношению к пыльце растений, проявляющих меньшую степень самонесовместимости, носят такой характер, что, по всей вероятности, не приводят к нарушению равновесного состояния популяции, т. е. изменению концентрации аллелей и генотипов.

Во всех случаях, когда скрещиваются формы и виды, качественно различающиеся по степени выраженности признака самонесовместимости, возникают гибриды, поведение которых отклоняется от менделевских схем. Степень нарушения соответствует величине различий между скрещиваемыми формами в выраженности признака самофертильности—самостерильности. Мы не имеем здесь в виду нарушения, сходные с известными примерами модификаций фенотипического расщепления в результате взаимодействия генов, в то время как отношения генотипов соответствуют менделевским схемам. Речь идет именно о фенотипических отклонениях.

При скрещивании культивируемых, обычно самосовместимых, видов с дикими, обычно самонесовместимыми, с целью расширения генотипической изменчивости в потомстве гибридов, а значит, и преодоления межвидовой несовместимости, следует использовать те индивидуумы дикяря, которые обладают наиболее самофертильными или, что то же самое, наименее самофертильными аллелями гена S.

На основе предложенной гипотезы по критериям самонесовместимости родительских форм можно предсказать поведение гибридов в последовательных поколениях. Предсказательные возможности гипотезы удобнее всего проверить в пределах диплоидных родов, располагающих видами или формами всех трех уровней самонесовместимости. Практическое значение гипотезы заключается в ориентации исследований на использование явления полиморфизма растений по степени перекрестной несовместимости для управления генотипической изменчивостью при отдаленной гибридизации.

НИИ земледелия МСХ Армянской ССР,
отдел селекции и генетики растений

Получено 20.XIII 1984 г.

ՇԱՀԱՎԱՐ ԲՈՒՅՈՒՆԵՐԻ ՇԻՐՈՒԿՆԵՐԻ ՎԱՐՔԱԿՈՇԻ ԿԱՊՎԱՍ ՄՈՂԱԿԱՆ ԶԵԿԵՐԻ ՎԵՐԱՐՏԱԴՐՈՒԹՅԱՆ ՍԻՍՏԵՄՆԵՐԻ ՀՆՏ

Ս. Մ. ԱՂԱՋԱՆՅԱՆ

Առաջարկվում է հիպոթեզ, որի համաձայն ինքնաանհամատեղիությունը (ինքնաանհամատեղիություն) ստորիճանով միմյանցից բաժանանալի տարբերիվող ձևերի խաչաձևումն առաջ է բերում նկատելի շեղումներ մենդելյան ճեղքավորման սխեմաներից և ժառանգական գործոնների անկախ բաշխման օրենքից: Հիպոթեզը հնարավորություն է տալիս կանխագուշակելու իրարիցների վարքագիծը սերունդների շարքում՝ ծնողական ձևերի ինքնաանհամատեղիության պարամետրերի հիման վրա:

BEHAVIOUR OF FLOWER PLANTS HYBRIDS IN CONNECTION WITH REPRODUCTION SYSTEMS OF PARENTAL FORMS

A. M. AGHAJANIAN

A hypothesis has been proposed according to which the crossing between the forms of plants, sufficiently different one from another by the degree of self-incompatibility (self-compatibility), lead to visible deviation from Mendel schemes of splitting and independent distribution of hereditary factors. The hypothesis allows to predict the behaviour of hybrids series of generations on the basis of self-incompatibility parameters of parental forms.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 31, 12, 1246—1253, 1978
2. Агаджанян А. М. Генетика, 16, 3, 493—500, 1980.
3. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 11, 10, 1130—1137, 1980.
4. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 11, 2, 193—198, 1981
5. Агаджанян А. М. Докл. АН АрмССР, 73, 2, 123—128, 1981
6. Бобер А. Ф., Мирюта О. К., Башкирова Н. В., Корчинский Л. А. 4-й съезд генетиков и селекционеров Украины. Тез. докл. 4, 5—7, Киев, 1981.
7. Гайсенович А. Е. Зарождение генетики. 1—196, М., 1967
8. Дарвин Ч. Соч., 7, 31—251, М.—Л., 1948
9. Джалиридзе Л. Н. Пол у растений. 2, 1—303, Тбилиси, 1965
10. Дибинин Н. П., Гельбоцкий Я. Л. Генетика популяций и ее приложения. 1—392, М., 1967.
11. Железов А. В. В кн.: Цитология и генетика культурных растений. 101—112, Новосибирск, 1967.
12. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. 1—588, Кишинев, 1980.
13. Малецкий С. И. Генетика, 8, 125—135, 1966
14. Мендель Г., В кн.: Мендель Г., Нодэн Ш., Сажер О. Избранные работы. 103—139, М., 1968
15. Мирюта О. К. Генетика, 5, 148—160, 1967
16. Нарбут С. И. В кн.: Исследования по генетике. 1, 139—146, Л., 1961
17. Нодэн Ш. В кн.: Мендель Г., Нодэн Ш., Сажер О. Избранные работы. 67—102, М., 1968.
18. Палило А. И. Многократный гетерозис. 1—160, Минск, 1976.
19. Палило А. И., Корпусенко Л. И. В кн.: Гетерозис и количественная наследственность. 85—95, Минск, 1977.
20. Палило А. И., Хотылева Т. В., Савченко А. П., Корпусенко Л. И., Анджина Т. А., Полканова Т. П., Данилова А. С. Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости. 1—247, Минск, 1981.
21. Савицкий А. А. Тр. Ин-та генетики, 12, 5—66, 1938
22. Сергеев Н. В. Автофертильность аржовника и селекция на стабильность плодородия. IV съезд ВОГиС им. Н. И. Вавилова. Тез. докл., 3, 170—171, Кишинев, 1982.
23. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Галкин И. В. Очерк учения о популяциях. 1—128, М., 1973
24. Уильямс У. Генетические основы селекции растений. 1—448, М., 1968.
25. Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. И. Генетика, 3, 23—28, 1967.
26. Crowe L. K. Heredity, 9, 293—322, 1955
27. Lewis D. Biol. Rev., 17, 46—67, 1942.
28. Martin F. W. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 47, 6, 855—857, 1961.
29. Martin F. W. Evolution, 17, 4, 519—528, 1963.
30. Pandey K. K. Amer. Nat., 102, 927, 475—489, 1968.
31. Stout A. B. Reproduction in Petunia. Mem. Torrey Bot. Club., 20, 3, 1—202, 1952.
32. Takahashi H. Jap. J. Genet., 49, 4, 247—256, 1974.
33. Yampolsky C., Yampolsky H. Biblioth. Genet., 3, 1—62, 1922.