Биолог. ж. Армении, т. 40, № 1, с. 11—19, 1987 УДК 575.12:581.162.32

ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ

А. М. АГАДЖАНЯН

НИИ земледелия Госагропрома Армянской ССР, отдел селекции и генетики, г. Эчмиадзин

Аннотация — Рассматриваются вопросы полиморфизма растений по признакам самонесовместимости и выраженности пола у гермафродитных видов. Высказывается предположение, что более самосовместимые растения популяции являются преимущественно женскими, а более самонесовместимые—преимущественно мужскими.

Աննոտացիա — Քննարկվում են հերմաֆրոդիտ տեսակների բույսերի ավտոհարթեցման հարցերը ինքնահամատեղելիության և սեռի արտահայտման հատկանիշներով. Արտահայտվում է ենթադրություն, որ համեմատաբար ավտոհարթ տեսակների բույսերը հիմնականում են ածխածին, իսկ ավելի ինքնատեղամատեղելիները՝ արական։

Abstract — The polymorphism of plants according to the features of self-incompatibility and sexuality in hermaphroditic species is considered. A supposition is proposed that more self-compatible plants of population are advantagely female, whereas more self-incompatible-advantagely male.

Ключевые слова: половой полиморфизм, автофертильные виды, автостерильные виды, селективность оплодотворения.

Подавляющее большинство видов покрытосеменных, в отличие от животных и голосеменных растений, являются гермафродитами. Раздельнополость у цветковых распространена слабо. Лишь 5—7% видов являются полностью однодомными, а 2—4%—полностью двудомными [32, 37]. Еще небольшое количество видов представляет собой разные комбинации двуполости и однополости. Все остальные виды цветковых целиком состоят из растений с обоеполыми цветками [20, 24]. Гермафродитные виды преимущественно имеют гомоморфные цветки и только у небольшой части видов цветки гетероморфные (ди- и, реже, тристилия) [18, 31, 36]. У гетероморфных видов гетеростилия, вероятно, всегда сочетается с системой самонесовместимости. Развитие раздельнополости шло через гетероморфную несовместимость [18, 25, 31, 36]. Имеется, однако, и противоположная точка зрения, по которой однодомность и двудомность возникли от самосовместимых гермафродитов как ответ на отбор против ингибитора [16, 28]. Считается, что короткостолбчатые растения диморфных видов являются функционально муж-

скими, а длинностолбчатые — функционально женскими. Поэтому дистильные виды справедливо считаются димофиями в отношении пола, а тристильные—триморфными. Однако половой полиморфизм у цветковых растений не ограничивается раздельнополостью и гетеростилией. Растения популяций с обоеполыми цветками, как будет показано дальше, также характеризуются разной степенью выраженности пола.

Если гетероморфные виды наделены генетическими барьерами самонесовместимости, а самофертильность у них возникает лишь при становлении гомостилии, то в рамках гомоморфных видов имеется три уровня самонесовместимости—самосовместимости (речь, разумеется, идет только о качественной характеристике признака). Прежде всего, это предковые типичные автостерильные виды (SI). Далее по степени выраженности признака идут автофертильные виды с промежуточным уровнем самосовместимости (SF); количество таких видов относительно невелико. И, наконец, типичные самосовместимые виды, представляющие собой верхнюю ступеньку эволюции самосовместимости (SC). Указанные уровни самосовместимости, вернее их носители, реально существуют в природе и в культуре.

Все эти категории видов характеризуются неоднородностью растений по степени перекрестноопыляемости [12, 15, 25]. Полиморфизм растений по выраженности самонесовместимости в пределах вида был известен еще Дарвину [7]. В некоторых работах [12, 15] полиморфизм по самонесовместимости и половости рассматривается во взаимосвязи. Предложен даже критерий количественного выражения данной зависимости—показатель половости цветка, определяемый путем деления массы пыльников на массу пестиков [12]. По степени развития мужского пола растения располагаются в следующем убывающем порядке: перекрестноопылители, самоопылители, апомикты [12].

Более сложен вопрос о различиях между растениями в пределах гермафродитных видов. Общий вывод, впрочем, и здесь совершенно бесспорен и однозначен: многообразие растений по принципу самонесовместимости—самосовместимости одновременно является формой половой дифференциации [12, 15 и др.]. Сложность тут заключается в другом. У каких растений—более самонесовместимых или более самосовместимых—физиологически лучше выражен тот или другой пол. В дальнейшем мы попытаемся показать, что весь накопленный в литературе фактический материал и данные настоящего исследования, вероятно, свидетельствуют о правомочности отождествления более самосовместимых растений популяции с женским полом, а более самонесовместимых—с мужским.

Материал и методика. Объектом исследования в основном служили гибриды первого поколения автофертильного (SF) дикого томата *Lycopersicon hirsutum f. glabratum* (линии К—вр. 7924 и К—2970) с типичными самосовместимыми (SC) видами рода. Последние неизменно выступали в качестве материнских компонентов (обратные скрещивания, как известно, не удаются). Опыты преимущественно проводили в 1980 и 1982 гг. В 1980 г. изучали гибриды F_1 от скрещивания линии К-вр. 7924 с *L. esculentum* (сорт Midseason 127), *L. esculentum var. cerasiforme* (Вишневидный красный), *L. pimpinellifolium* (Смородиновидный красный, МОИР; Смородиновидн-

ный желтый, К—2910), *L. cheesmanii* (К—вр. 7764) и *L. cheesmanii f. minor* (К-вр. 77051. В 1982 г. испытывали гибриды между культурным томатом сорта Аргавани 45 и линией К-2970.

Гибридные растения в индивидуальном порядке подвергали принудительному самоопылению (соцветия после удаления раскрывшихся цветков и мелких бутонов брали под изоляторы из кальки). На тех же растениях равнозначные соцветия помечали этикетками и оставляли на свободное опыление. В соответствии с результатами самоопыления растения разбивались на две группы: первая—это растения, проявившие положительную (любой интенсивности) реакцию на гибридизацию, вторая—растения, совершенно не завязавшие плодов и семян при искусственном самоопылении. Изучали также *L. hirsutum*, *f. glabratum* (линия К-2970) и ее гибриды с типичной (самонесовместимой) формой вида (*hirsutum*, К-2021).

Ранее [3] были рассмотрены прямые и косвенные доказательства существования причинной зависимости между признаками выступающего рыльца (лонгистилии) и самонесовместимости. В частности, на гибридах самосовместимых видов томата с *f. glabratum* показана прямая корреляционная связь фенотипического проявления автофертильности при двух вариантах экспериментального самоопыления—обычного принудительного и искусственного.

Результаты и обсуждение. Результаты изучения гибридов типичных самосовместимых видов томата с линией *glabratum* 7921 приводятся в табл. 1. Как и ранее [3], значения признаков завязываемости плодов и семян даются по двум группам растений: показавшим положительную реакцию на обычное принудительное самоопыление (любой

Таблица 1. Семенная продуктивность межвидовых гибридов томата при свободном опылении в зависимости от степени самофертильности растений

Гибриды F_1 L. hirsutum f. glabratum 7924 (♂) с:	Группа самофертильности	Число растений	Обычное самоопыление		Свободное опыление		
			число цветков	число семян на 1 цветок	число цветков	завязываемость плодов, %	число семян на 1 цветок
L. esculentum	I	9	61	4.2	66	65.8±6.4	12.7±3.1
(сорт Moseason 427)	II	5	28	0.0	41	75.4±6.8	10.9±1.8
L. esculentum v. cerasiforme	I	1	7	2.0	9	66.7	4.1
(Вишневидный красный)	II	9	78	0.0	95	41.7	4.3
L. pimpinellifolium	I	8	95	2.6	180	49.0±6.3	6.3±0.9
(Смородиновидный красный)	II	5	44	0.0	88	48.7±7.5	5.3±1.1
L. pimpinellifolium	I	10	109	4.2	198	53.9±6.7	11.8±3.5
(Смородиновидный желтый)	II	8	87	0.0	172	51.4±6.4	9.9±2.2
L. cheesmanii	I	12	131	2.6	192	55.4±5.3	7.6±1.7
	II	8	68	0.0	103	56.0±8.2	8.1±1.0
L. cheesmanii f. minor	I	8	75	2.1	80	64.0	10.2
	II	1	6	0.0	6	66.7	7.3
Среднее по 6 комбинациям	I	48	478	3.1	725	57.0±2.8	9.4±1.1
	II	36	311	0.0	505	54.1±3.9	7.5±0.8

степени) и отрицательную. Как видим, по изученным признакам растения первой группы самофертильности (действительно самофертильные растения) при свободном опылении в целом превосходили растения второй группы (потенциально самофертильные растения). Правда, это превосходство здесь не такое заметное, как при искусственном опылении [3].

Интересные данные получены по гибридам F_1 культигенного вида томата (сорт Аргаванди 45) с линией *glabratum* 2970. Как уже было отмечено [3], в этой линии аллели автофертильности и автостерильности функционируют вместе в единой, размножающейся в себе популяции. Здесь в сравнительном анализе продуктивности семян при обычном принудительном самоопылении и свободном опылении участвует 142 растения F_1 от скрещивания сорта Аргаванди 45 с 9 самофертильными и 7 самостерильными индивидами линии 2970 (по понятным причинам не учитываются появившиеся в некоторых сочетаниях некротические растения). Из этих растений 80 при изоляции цветков дали определенный положительный результат (в среднем 1,6 семян на цветок, табл. 2), а у 62 растений самоопыление дало нулевой эффект. Как и ожидалось, растения первой группы при свободном опылении по семенной продуктивности превосходили (на 31,9%) растения второй группы.

Таблица 2. Семенная продуктивность межвидовых гибридов F_1 *L. esculentum* (Аргаванди 45) × *L. hirsutum f. glabratum* 2970 при свободном опылении в зависимости от степени самофертильности растений

Группа самофертильности	Число растений	Обычное самоопыление		Свободное опыление				
		число цветков	число семян на 1 цветок	число цветков	завязываемость плодов, %	t	число семян на 1 цветок	t
I	80	1114	1.6	957	80.0±1.9	1.53	17.8±1.0	3.07
II	62	819	0.0	749	74.8±2.9		13.5±1.0	

В пользу существования прямой связи между самофертильностью и плодовитостью растений при свободном опылении популяции говорят и следующие факты. Использованные для скрещивания с культурным томатом автофертильные растения *glabratum* 2970 в тот же год (1981) по продуктивности весьма значительно превзошли самостерильные или предположительно самостерильные растения (соответственно 143,0±35,3 и 6,5±2,8 плодов на растение). Разница в продуктивности главным образом обусловлена значительно более высокой (22,9%) завязываемостью плодов у автофертильных растений в условиях свободного опыления по сравнению с автостерильными растениями (всего 1,6%). Сразу заметим, что по фертильности пыльцы самостерильные растения совершенно не уступали самофертильным.

Еще один пример. Внутривидовые гибриды F_1 *L. hirsutum* между SF формой *glabratum* (линия 2970) и типичной SI формой *hirsutum*, изученные в 1974 г., в соответствии с результатами искусственного самоопыления были разбиты на две группы: относительно высокосамофертильные и низкосамофертильные. В каждой группе было по 11 растений. Оказалось, что каждое растение первой группы при свободном опылении в среднем завязало 319,6±95,7 плодов, в то время как растения второй группы—всего по 148,3±40,3.

Некоторые другие факты, показывающие положительную связь и завязываемости плодов и семян между вариантами самоопыления, с

одной стороны, и естественного опыления—с другой, приведены в сообщении [3].

Зависимость между завязываемостью семян при самоопылении и свободном опылении отмечена и в литературе [7, 21, 29].

Таким образом, литературные данные и результаты настоящего исследования указывают на существование прямой корреляционной связи между самофертильностью и продуктивностью семян при свободном опылении растений. Нам представляется, что это есть отражение зависимости между свойством самонесовместимости и физиологической сексуализацией у гомоморфных видов. Заметим в этой связи, что полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости, определяемый множественными аллелями локуса S, вполне обоснованно рассматривается и как проявление полиморфизма по выраженности пола у гермафродитных видов; считается, что каждое растение по отношению к другому является или более мужским или более женским [12, 15].

А какова связь между степенью выраженности пола и плодовитостью растений? В отношении гетероморфных видов еще Дарвин [7] отмечал, что функционально более женские растения являются и более плодовитыми и наоборот. Очевидно, это относится и к гомоморфным видам. А поскольку у последних существует прямая связь между автофертильностью и продуктивностью семян в условиях свободного опыления, то, следовательно, растения с более высоким уровнем самосовместимости являются и более женскими, а у растений с более высокой самонесовместимостью больше выражен мужской пол. Поэтому, хотя каждая перекрестноопыляющаяся популяция по выраженности пола в целом полиморфна, практически любые два растения внутри нее находятся в состоянии физиологического полового полиморфизма. Фенотипически это проявляется в селективном преимуществе пыльцы более самонесовместимого растения в отношении пыльцы растения менее самонесовместимого. Это значит, что каждое растение популяции в одном сочетании будет преимущественно мужским, в другом—преимущественно женским. А растения крайних вариаций являются наиболее мужскими (самонесовместимыми) и наиболее женскими (самосовместимыми). Вероятно, этим обстоятельством и следует объяснить существование положительной зависимости между самофертильностью растений и их плодовитостью в условиях свободного опыления. С этими фактами согласуются исследования Юлен [26] по гибридизации трав, показавшие, что при реципрокных скрещиваниях между близкородственными растениями тимофеевки лучшие результаты получаются тогда, когда материнские растения по уровню самофертильности превосходят отцовские. Селективным преимуществом более самонесовместимой пыльцы по сравнению с менее самонесовместимой (более самосовместимой) можно объяснить и результаты опытов с конскими бобами [5], согласно которым наиболее автофертильные сорта при свободном опылении на изолированных участках в парных посевах с другими сортами характеризуются в среднем более высоким уровнем скрещивания, чем наиболее автостерильные.

Положению о селективном преимуществе самонесовместимой пыль-

ны не противоречат данные, показывающие, что в ряде случаев гибриды между автофертильными и автостерильными видами проявляют реакцию самосовместимости именно благодаря функциональной активности автофертильной, а не автостерильной пыльцы. Эта закономерность, по существу, была выявлена в опытах по изучению реакции на самоопыление всех известных в литературе гибридов автофертильных форм с автостерильными, скрещивания между которыми удаются в обоих направлениях, т. е. между формами SF и SI. Следовательно, при самоопылении гетерозигот S_1S_f (независимо от того, получены они в результате переопыления между SF и SI растениями одной или разных популяций), т. е. когда S_1-аллели пестика и пыльцы тождественны, мужские гаметофиты с фактором S_f получают селективное преимущество перед пыльцевыми зернами, несущими аллели самостерильности. Однако за пределами самоопыления (или переопыления между идентичными S_1S_f —гетерозиготами) более конкурентоспособными оказываются пыльцевые зерна с нормальными аллелями самонесовместимости. К такому выводу с необходимостью приводят известные в литературе факты [34, 35], показывающие, что хотя отношения между SF и SI формами обычно характеризуются двусторонней совместимостью, лучшая скрещиваемость все же обеспечивается при использовании SF форм в качестве пестичных компонентов. Получены также прямые экспериментальные доказательства большей конкурентоспособности S_1-пыльцы [6].

Известно также, что полиплоидизация видов нередко приводит к более или менее сильным нарушениям самонесовместимости. И примечательно, что параллельно с ослаблением самонесовместимости происходит уменьшение конкурентной способности пыльцы. По этой причине совместное выращивание диплоидов и тетраплоидов часто приводит к резкому снижению семенной продуктивности последних вследствие образования нежизнеспособных триплоидных зародышей. Такие результаты получены, например, на красном клевере, обладающем однолокусной гаметофитной самонесовместимостью, и гречихе, которой присуща спорофитная система несовместимости. Пожалуй, наиболее яркие примеры подобного рода получены при изучении отношений совместимости между диплоидной и тетраплоидной рожью Secale cereale. У этого вида с дигенным гаметофитным определением реакции самонесовместимости в контролируемых скрещиваниях 2x×4x и 4x×2x завязывания семян практически не наблюдается [13]. Выяснилось, однако, что при близком расположении диплоидных и тетраплоидных сортов страдают, и достаточно сильно, только последние [8, 13]. Опыты по опылению смесью пыльцы показали, что гаплоидная пыльца обладает значительно более высокой эффективностью, чем диплоидная [13]. С нашей точки зрения, снижение конкурентной способности диплоидной пыльцы ржи, как и других растений, связано с ослаблением реакции самонесовместимости у индуцированных автотетраплоидов, хотя, как известно, в литературе укоренилось мнение, что у видов с двухлокусным гаметофитным контролем самонесовместимости и у видов со спорофитной системой несовместимости удвоение наборов хромосом не сопровожда-

ется ослаблением реакции самостерильности. Однако кроме вышеприведенных косвенных свидетельств имеются и прямые доказательства ослабления самонесовместимости у некоторых видов с двухлокусной детерминацией самонесовместимости, в том числе и у культурной ржи [17, 22, 33]. Имеются свидетельства возникновения самосовместимости также у тетраплоидных растений гетеростильных видов, для которых характерна спорофитная несовместимость [11].

С другой стороны, диплоидизация полиплоидов, напротив, сопровождается ликвидацией автофертильности и одновременным повышением селективной ценности пыльцы. Например, самофертильный диплоид *Solanum verrucosum* реципрокно скрещивается с самофертильным тетраплоидом *S. tuberosum* [10]. Между тем с самостерильными дигаплоидами *ssp. tuberosum* и *ssp. andigenum S. verrucosum* скрещивается уже только в качестве материнского компонента [27].

На большую самосовместимость женских растений гомоморфных популяций и меньшую мужских, должно быть, указывает и то, что длинностолбчатые растения дистильных видов (аналоги женских форм двудомных видов) являются более самосовместимыми (точнее, менее самонесовместимыми), чем растения короткостолбчатые (аналоги мужских форм). А что длинностолбчатые растения более самосовместимы, чем короткостолбчатые, свидетельствуют, по нашему мнению, такие факты, как лучшая озерненность длинностолбчатых растений гречихи при свободном опылении [12], более высокий уровень гетерозиса у гибридов гречихи, полученных на основе длинностолбчатых растений, по сравнению с гибридами, полученными на основе обоих типов растений [4], превосходство длинностолбчатых растений обыкновенной гречихи и других диморфных видов в плодовитости при иллегитимных опылениях [7], значительное превосходство в самофертильности гомостильных длинностолбчатых форм гречихи над гомостильными короткостолбчатыми [12, 23], и, наконец, наблюдения [30], показывающие, что у видов примулы на периферии ареалов распространения становление самосовместимости происходит на основе длинностолбчатой гомостилии. Имеются также литературные данные, показывающие, что длинностолбчатые формы примулы при самоопылении дают больше семян, чем короткостолбчатые, а также, что у гомостильных первоцветов, которые непременно самофертильны, столбики обычно длинные, а тычинки расположены на уровне рылец [9].

Думается, нет противоречия между тезисом о более слабой самонесовместимости у длинностолбчатых растений диморфных видов и представлениями [3] о существовании тесной положительной связи между признаками лонгистилии и самонесовместимости у гомоморфных видов. У SF, и особенно SI, видов с выступающими столбиками андроцей развит значительно лучше, чем гинецей. Неудивительно поэтому, что после удаления тычинок неопыленные цветки этих видов опадают намного раньше, чем цветки видов типично самосовместимых [1]. Напротив, у дистильных видов, как и должно быть, функционально женские формы располагают лучше развитым пестиком, а функционально мужские—лучше выраженными тычинками.

Вместе с тем надо заметить, что в литературе имеется немало данных противоположного порядка и альтернативная гипотеза [15].

Резюмируя литературные и собственные экспериментальные данные, хотелось бы еще раз подчеркнуть, что в перекрестноопыляющихся популяциях пыльца более самонесовместимых растений обладает определенным селективным преимуществом перед пыльцой растений менее самонесовместимых. В результате этого более автофертильные растения популяции оплодотворяются пыльцой как автофертильных, так и автостерильных индивидуумов. Между тем как более самонесовместимые растения преимущественно оплодотворяются пыльцой автостерильных индивидов. Эта тенденция может быть развита вплоть до односторонних связей между крайними типами. Очевидно, что в плане обсуждаемого вопроса находятся и известные факты односторонней несовместимости у растений. Виды с конечной стадией самосовместимости (SC) воспринимают пыльцу своей формы, а также пыльцу близкородственных автофертильных (SF) и автостерильных (SI) видов. Автофертильные виды—пыльцу своей формы и формы SI. Наконец, самонесовместимые виды воспринимают пыльцу своей формы и отвергают пыльцу SF (обычно) и SC (всегда) видов.

Необходимо, однако, сделать некоторое разграничение между понятиями «самонесовместимые (самосовместимые) растения» и «самонесовместимая (самосовместимая) пыльца». Не всегда, например, вся пыльца, производимая автофертильным растением перекрестноопыляющейся популяции, будет самосовместимой. Так, в пределах видов с гаметофитно контролируемой несовместимостью, которая свойственна и томатам, у гетерозиготных растений S_1S_2 половина образующейся пыльцы будет самонесовместимой. Разумеется, эта пыльца будет вполне функциональной в пестиках автостерильных растений. С другой стороны, не все самонесовместимые растения дадут исключительно самонесовместимую пыльцу. Например, гетерозиготы между сильно различающимися S_1 и S_2 аллелями у форм с самонесовместимостью гаметофитного типа. Кроме того, и самонесовместимая S_1-пыльца таких растений, вследствие изменения независимости S-аллелей [2, 3], по своей функциональной активности может уступать даже «чистой» S_1-пыльце [2]. Впрочем, надо сказать, что наличие гетерозигот S_1S_2 в составе единой популяции является крайне редким исключением. Обычно они возникают в результате межвидовой гибридизации.

Несомненно, однако, то, что в пестиках растений с любым уровнем самофертильности из смеси попавшей на рыльца пыльцы селективным преимуществом будут обладать те пыльцевые зерна, которые по степени самонесовместимости равны или превосходят таковую материнского растения. Можно поэтому сказать, что средняя конкурентоспособность пыльцы в пределах перекрестноопыляющейся популяции находится в прямой зависимости от уровня ее самонесовместимости.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Агаджанян А. М.* Биолог. ж. Армении, *28*, 12, 40—48, 1975.
2. *Агаджанян А. М.*, Генетика, *16*, 3, 493—500, 1980.
3. *Агаджанян А. М.* Биолог. ж. Армении, *39*, 2, 138—146, 1986.

4. *Анохин А. И., Горина Е. Д.* Крупяные культуры. 1—136, Минск, 1968.
5. *Волзунева Т. А.* Автореф. канд. дисс., 1—26, Л., 1967.
6. *Гуньков Ю. П.* XIV междунар. генетич. конгр., Тез. докл., 2, 50, М., 1978.
7. *Дарвин Ч.* Соч., 7, 31—251, М.—Л., 1948.
8. *Дубинин Н. П., Панин В. А.* Новые методы селекции растений. 1—360, М., 1967.
9. *Егорова Т. В.* В кн.: Жизнь растений. *5 (2)*, 110, М., 1981.
10. *Камераз А. Я.* В кн.: Генетика картофеля. 101—121, М., 1973.
11. *Линкенс Г. Ф.* Физиол. раст., *20*, 1, 192—203, 1973.
12. *Молчан И. М.* Изв. ТСХА, 3, 67—82, 1974.
13. *Мюнтцинг А.* В кн.: Полиплоидия. 153—208, М., 1956.
14. *Палилов А. И., Корпусенко Л. Н.* В кн.: Исследования по теоретической и прикладной генетике. 1—247, 130—135, Минск, 1975.
15. *Палилов А. И., Хотылева Л. В., Савченко А. П., Корпусенко Л. Н., Анохина Т. А., Полканова Т. Н., Данилов А. С.* Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости. 1—247, Минск, 1981.
16. *Смит Дж. М.* Эволюция полового размножения. 1—272, М., 1981.
17. *Сураков Н. М.* Автореф. докт. дисс., 1—53, Л., 1972.
18. *Сураков Н. М.* В кн.: Успехи современной генетики. *4*, 119—169, М., 1972.
19. *Терещенко Н. М., Петков В. В., Билецкий А. Н.* В кн.: Селекция, семеноводство и агротехника кормовых культур для юга Украины. 46—53, Одесса, 1983.
20. *Уильямс Г.* Генетические основы и селекция растений. 1—448, М., 1968.
21. *Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П.* Генетика, *3*, 23—28, 1967.
22. *Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П.* Цитология и генетика, *5*, 1, 3, 1971.
23. *Фесенко Н. Н.* III съезд ВОГиС им. Н. И. Вавилова. Тез. докл., 479, Л., 1977.
24. *Френкель Р., Галун Э.* Механизмы опыления, размножение и селекция растений. 1—384, М., 1982.
25. *Шумный В. К., Коваленко В. Н., Квасова Э. В., Колосова Л. Л.* Генетика, *14*, 1, 25—35, 1978.
26. *Юлен Г.* В кн.: Свалефская селекционная станция (Швеция), 1886—1946 гг., 202—226, М., 1955.
27. *Abdalla M. M. F.* Agr. Res. Rep., *748*, 1—213, 1970.
28. *Baker H. G.* Evolution, *21*, 4, 853—856, 1967.
29. *Bocsa I., Bugles J. L.* Pflanzenzucht, *90*, 2, 172—176, 1983.
30. *Crosby J. L.* Evolution, *3*, 3, 212—230, 1949.
31. *Crowe L. C.* Heredity, *19*, 435—457, 1964.
32. *Lewis D.* Biol. rev., *17*, 1, 46—67, 1942.
33. *Lundqvist A.* Hereditas, *33*, 4, 570, 1947.
34. *Martin F. W.* Genetics, *50*, 3, 459—469, 1964.
35. *Takahashi H.* Jap. J. Genet., *49*, 4, 247—256, 1974.
36. *Vuilleumier B. S.* Evolution, *21*, 2, 210—226, 1967.
37. *Yampolsky C., Yampolsky H.* Bibliogl. genetica, 3, 1—62, 1922.

Поступило 27.X 1986 г.