

# ИНТЕНСИВНОСТЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО ПРОЯВЛЕНИЯ НЕКРОЗА У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ТОМАТА РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

А. М. АГАДЖАНИЯ

Институт земледелия Госагропрома Армении, г. Эчмиадзин

Гибриды  $F_1$  от скрещивания 78 сортообразцов самосовместимого вида *Lycopersicon esculentum* (♀) с диким самонесовместимым томатом оказались сублетально-некротическими. Вместе с тем между комбинациями скрещивания обнаружено сильное варьирование по степени проявления некроза. Интенсивность некроза в целом находится в прямой зависимости от позднеспелости сорта *L. esculentum*. Примечательно, однако, что позднеспелые сорта культурного вида отличаются относительно лучшей скрещиваемостью с *L. hirsutum*. В поколениях  $F_2$  и  $BC_1$  от скрещивания культурного томата с гибридами  $F_1$  депрессия растений выражается еще сильнее и наблюдается значительная изменчивость по силе некроза в пределах одних и тех же комбинаций.

Ինքնամատոնելի *Lycopersicon esculentum* տեսակի 78 սորտանմուշների (♀) և վայրի ինքնամատոնելի *L. hirsutum* տոմատի խաչամեծից ստացված  $F_1$  հիբրիդները են սուբլետալ նեկրոտիկ ֆենոտիպ: Միևնույն ժամանակ, հիբրիդային կոմբինացիաների միջև հայտնաբերվել է խիստ տատանում՝ բաց ենկրոզի ուժի արտահայտման աստիճանի: Նեկրոզի ուժը ուղղակի կախված է *L. esculentum*-ի սորտերի ուշահասության չափից: Հասկանալի է, որպեսզի, քր կուլտուրական տեսակի ուշահաս սորտերը տարբերվում են խելեց համեմատաբար ավելի լավ խաչամեծիությամբ *L. esculentum*-ի սորտերից: Կուլտուրական տոմատի և  $F_1$ -հիբրիդների խաչամեծից ստացված բույսերի ղեկընդնառն ավելի ուժեղ է արտահայտվում  $F_2$  և  $BC_1$ -սերունդներում և նեկրոզի ուժի զգալի փոփոխություն է նկատվում միևնույն գույակցության ռաճաններում:

The  $F_1$  hybrids obtained from crossing of 78 sorts of self-compatible species of *Lycopersicon esculentum* (♀) with wild self-incompatible tomato *L. hirsutum* proved to be sublethalnecrotic. A strong variation has been observed on extent of display of necrosis. The intensity of necrosis is wholly in direct dependence on late-ripening sorts of the species are of comparatively better crossing. In progenies  $F_2$  and  $BC_1$  resulting from crossing of cultural tomato with  $F_1$  hybrids the depression of plants is stronger and a variation of necrosis in the one and the same combinations is observed.

Растения томата—гибридный некроз.

Как известно, все формы самосовместимого *Lycopersicon esculentum* Mill при скрещивании с диким самонесовместимым видом *L. hirsutum* Humb. et. Bonpl. (волосистый томат) образуют гибриды с сублетальным некротическим эффектом. Такая форма нежизнеспособности взрослых гибридных растений занимает центральное место в системе изолирующих механизмов между этими видами. Из обширного полиморфного вида *L. esculentum* только внешневидные томаты (var. *cerasiforme*) при скрещивании с *L. hirsutum* не дали некротического эффекта в  $F_1$ . Гибридные растения были не только жизнеспособными, но и гетерозисными. Жизнеспособными оказались и гибриды  $F_1$  от скрещивания *L. pimpinellifolium* (смородиновидные и кистевидные томаты) с *L. hirsutum*.

Это сходство между *L. esculentum* var. *cerasiforme* (A. Grey) Brezh. и *L. pimpinellifolium* Mill. (Jusl), вероятно, дает основание пересмотреть систематическое положение var. *cerasiforme*. Представляется целесообразным перенести эту разновидность в том же ранге и под тем же названием из рамок вида *L. esculentum* в состав вида *L. pimpinellifolium*. Некротический эффект не обнаружен также в скрещиваниях других самосовместимых видов *Lycopersicon* с *L. hirsutum*.

Характер фенотипического проявления гибридного некроза описан ранее [2]. А недавно [7] обсуждались вопросы генетического контроля самого явления. В настоящем сообщении приводятся данные, указывающие на существование закономерности в силе проявления некроза в зависимости от скороспелости исходных сортов *L. esculentum*.

**Материал и методики.** На наличие генов гибридного некроза испытано 73 сорта культурного томата и 5 образцов других разновидностей *L. esculentum-saccenturatum* (многосемянный томат), *elongatum* (удлиненный томат), *pyriforme* (грушевидный томат; 2 образца) и *pruniforme* (сливовидный томат). Все эти сорта и формы в качестве материнского компонента скрещивали с самонесовместимой формой *hirsutum* вида *L. hirsutum* (обратные скрещивания, как известно, не удаются). В качестве *L. hirsutum* использовали образец под номером 2021 по каталогу ВНРА.

Полученные гибриды проанализировали по многим признакам. Проводились фенотипические наблюдения за развитием растений  $F_1$  и родительских форм. Отмечали дату цветения, проявления некроза, подсчитывали количество некротических и нормальных (здоровых) растений, а также количество плодов и семян в них. В число критериев, по которым судили о депрессивности гибридов, включен и такой, который показывает среднюю степень выраженности некроза. Все растения гибридов по некротическому фенотипу визуально относили к одному из следующих типов: сильный некроз (5 баллов), умеренно-сильный (4 балла), умеренный (3 балла), умеренно-слабый (2 балла), слабый (1 балл). Здоровые растения получали 0 баллов. Средняя

сила некроза вычислялась по формуле:

$$\frac{\sum \text{баллов}}{n}$$

Для ряда комбинаций в целях выяснения силы проявления некроза в других генерациях изучены также  $F_2$  и ВС<sub>1</sub>. Возвратные скрещивания проводили путем опыления кастрированных цветков *L. esculentum* (материнские компоненты соответствующих гибридов) смесью пыльцы некротических растений  $F_1$ . Ввиду самонесовместимости  $F_1$  гибриды  $F_2$  были получены из семян от свободного опыления растений первого поколения.

**Результаты и обсуждение.** Первые же гибриды, полученные от скрещивания культурного томата с *L. hirsutum*, имели разную силу некротического поражения растений. В 1967–1968 гг. в теплице были изучены две комбинации гибридов культурного с волосистым томатом: Талалихин 186  $\times$  *L. hirsutum* и Midseason 427  $\times$  *L. hirsutum*. В первой комбинации некроз был выражен заметно слабее, чем во второй. Условно первый тип был назван Талалихин-тип, второй—Midseason-тип. Сразу отметим, что сорт Талалихин 186 по скороспелости значительно превосходит Midseason 427. Эти два гибрида в дальнейшем в течение ряда лет испытывали в параллельных опытах, и сравнительная картина по степени проявления некроза оставалась неизменной.

Семена  $F_1$  некротических комбинаций по своей величине занимают промежуточное положение между крупносемянным *L. esculentum* и мел-

юсемянным диким видом. Например, если масса 1000 семян у *L. hirsutum* составляет  $1,000 \pm 0,007$ , у сортов *L. esculentum* Талалихин 186 и *Midseason* 427—соответственно  $3,366 \pm 0,001$  и  $3,912 \pm 0,013$  г; то масса 1000 семян  $F_1$  равна  $2,002 \pm 0,066$  г у комбинации Талалихин  $\times$  *hirsutum* и  $2,110 \pm 0,08$  г у комбинации *Midseason*  $\times$  *hirsutum*. Гибридные семена занимают промежуточное положение и по окраске. У *L. hirsutum* семена темно-коричневые, гладкие, у обыкновенного томата серовато-желтые, хорошо опушенные, в  $F_1$ —серовато-коричневые, достаточно опушенные.

Хотя жизнеспособность гибридных семян  $F_1$  довольно высокая, они заметно уступают родительским формам по всхожести и особенно по энергии прорастания. Так если в среднем по 22 сортообразцам *L. esculentum* энергия прорастания (% взойшедших в чашках Петри семян через 7 дней) составляла 97,4%, а всхожесть (% взойшедших через 14 дней)—98,7%, у *L. hirsutum*—соответственно 93,4 и 98,3%, то в  $F_1$ , полученном от их скрещивания, указанные показатели были равны только 67,8 и 82,4%.

По мере включения в гибридизационный процесс всех новых сортов обыкновенного томата и изучения их гибридов с диким видом *L. hirsutum* нарастало убеждение в наличии довольно тесной связи силы проявления некроза гибридных растений от степени скороспелости культурного компонента гибрида. Попытаемся это показать сводными данными, полученными при изучении значительного числа гибридных комбинаций от сочетания разных сортообразцов культурного томата и других разновидностей *L. esculentum* с общим пыльцевым родителем—*L. hirsutum*. Эти комбинации разбиваются на следующие 3 группы: гибриды, полученные с участием ранних, средних и среднепоздних и поздних сортов и форм *L. esculentum*. Ниже приводится список этих сортов по группам. При включении того или иного сорта в одну из этих групп, кроме собственных данных, использованы также литературные сведения [9, 10].

#### Раннеспелые сорта

|                                                                |                                                                          |
|----------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| Бизон 639                                                      | Пушкинский 1853                                                          |
| Восход 119                                                     | Увядающий карлик 1664/8                                                  |
| Желтая груша ( <i>L. esculentum</i><br><i>var. pyriforme</i> ) | Сибирский скороспелый 1450                                               |
| Красный персик                                                 | Сливовидный красный ( <i>L. es-</i><br><i>culentum var. pruniforme</i> ) |
| Минский ранний 71                                              | Талалихин 186                                                            |
| Штамбовый малиновый                                            | Штамбовый 2688                                                           |
| Малютка 101                                                    | Штамбовый Алпатьева 905а                                                 |
| Нобар 1                                                        | Dwarf gem                                                                |
| Невский                                                        | Fireball                                                                 |
|                                                                | Queenedburger                                                            |

#### Среднеспелые сорта

|               |            |
|---------------|------------|
| Брекодей 1638 | Cavalier   |
| Гибрид 64-16  | California |

Грунтовый Грибовский 1180  
Деликатес 312  
Донской 202  
Колхозный 34  
Маяк 12/20-1  
Штамбовый Грибовский  
Донецкий 3/2-1  
Маяк местный  
Midseason 427  
Чудо рынка 670  
Зарево  
Гибрид 64-3  
Гибрид 64-4  
Гибрид 64-18  
Апараты 15  
Tescumseh

Маниоба  
Плановый 904  
Темно-красный 2077  
Многогнездный (*L. esculentum*  
*var. succenturiatum*)  
Одесский ранний  
Бирючекутский 414  
Шунтукский  
Albino  
Любимец Дона  
Приморский ранний  
Штамбовый 5  
Масис 202  
Ferguson  
Victor

#### Среднепозднеспелые и позднеспелые сорта

Краснодарец 87/23-9  
Желтый Мишурина  
Балтимора  
Золотая королева  
Притчард 1631  
Перцевидный (*L. esculentum*  
*var. elongatum*)  
Большая красная груша  
(*L. esculentum var. pyriforme*)  
Красный дар  
Еренин 14  
Микадо  
Рыбка 52  
Куба 1

Тираспольский 125  
Заря 139  
Гламур  
Valiant  
Dwarf stone  
Вымпел 311/143  
Киевский 139  
Таманец 172  
Волгоградский 5/95  
Bounty  
Армянский штамбовый 152  
Аргаванди 45  
Юбилейный 261

Результаты изучения гибридов приводятся в табл. 1.

Таблица 1. Проявление депрессивности в некротических комбинациях  $F_1$  *L. esculentum*

| Гибриды $F_1$ ,<br>материнские формы<br>которых: | Период посе-<br>щения мате-<br>ринского сорта,<br>дни | Количество<br>комбинаций | Количество растений |                                |
|--------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|--------------------------|---------------------|--------------------------------|
|                                                  |                                                       |                          | всего               | из них<br>плодонося-<br>щих, % |
| Раннеспелые                                      | 54,8±0,9                                              | 19                       | 262                 | 59,2                           |
| Среднеспелые                                     | 60,4±1,4                                              | 34                       | 538                 | 28,6                           |
| Среднепозднеспелые и позд-<br>неспелые           | 64,6±1,3                                              | 25                       | 416                 | 16,1                           |

Следует подчеркнуть, что общая характеристика поведения гибри-  
дов по годам изучения в целом оставалась постоянной. А картина, как

видим, такова. Наиболее сильным проявлением некроза (преждевременное пожелтение и отмирание листьев, утончение и побурение стеблей, появление их ломкости) отличаются комбинации, полученные от скрещивания среднеспоздних и поздних сортов *L. esculentum* с диким томатом *L. hirsutum*. Заметно слабее некротическое поражение в сочетаниях, где в скрещивание с *L. hirsutum* вступили среднеспелые сорта *L. esculentum*. И, наконец, наиболее слабый некроз отмечается у гибридов раннеспелых сортов обыкновенного томата с диким видом.

Сказанное убедительно подтверждается всеми изученными признаками. Особенно четко на это указывало время появления симптомов некротических процессов. Например, если в первой группе гибридов (гибриды с раннеспелыми сортами) появление некротического фенотипа совпадало примерно с временем цветения растений, то в третьей группе (гибриды с среднеспоздними и поздними сортами) некроз в среднем проявлялся на 11 дней раньше фазы цветения. В этой группе гибридов, характеризующейся самым длительным периодом от посева до цветения, проявление некроза отмечалось раньше и по абсолютной величине признака «период посев—некроз».

Таким образом, сила некротического поражения у гибридов различных сортов *L. esculentum* с общим отцовским родителем *L. hirsutum* зависит от природы обыкновенного томата. В общем, интенсивность некроза прямо противоположна позднеспелости сорта *L. esculentum*.

Следует отметить, что до начала некротического поражения гибридные растения развиваются вполне нормально. Более того, многие некротические комбинации на начальных стадиях онтогенеза характеризуются эффектом соматического гетерозиса, а в некоторых случаях уровень последнего достигает значительной величины. Особенно ярко это проявляется в комбинациях, которые впоследствии оказываются умеренно и сильнонекротическими. В качестве примера приведем комбинацию Армянский штамбовый 152×*L. hirsutum*. Даже на стадии начинающегося некроза этот гибрид все еще проявляет очень выраженный гетерозис мощности (рис. 1). В конце же вегетации наиболее мощными, наоборот, оказываются слабонекротические и особенно витальные ком-

*um*×*L. hirsutum* в зависимости от скороспелости материнских компонентов гибридов

| Число плодов                    |                           | Выражен-<br>ность не-<br>кроза по<br>фенотипу<br>(балл) | Период посева—<br>некроз, дни | Период посева—<br>цветение, дни |
|---------------------------------|---------------------------|---------------------------------------------------------|-------------------------------|---------------------------------|
| на 1 плодono-<br>сущее растение | на 1 учтенное<br>растение |                                                         |                               |                                 |
| 21.8                            | 12.2                      | 2.27                                                    | 71.3±2.8                      | 71.9±2.0                        |
| 15.7                            | 4.5                       | 2.92                                                    | 68.5±2.3                      | 76.5±2.0                        |
| 21.1                            | 3.3                       | 3.22                                                    | 66.8±2.0                      | 77.8±2.1                        |

бинации, т. е. те, которые по темпам роста вначале отставали от умеренно и сильнонекротических комбинаций. Интересно, что и комбина-

циях, где наряду с некротическими растениями в небольшом количестве появлялись фенотипически здоровые растения, последние вначале развивались слабо и лишь с течением времени набирали силу в росте и к концу онтогенеза по мощности резко превосходили некротические растения.



Рис. 1. Гибриды *L. esculentum* × *L. hirsutum* и родительские формы на начальных этапах некротических поражений растений  $F_1$ . 4. *L. esculentum* (сорт Армянский шамбовый 152). 5.  $F_1$ . 6. *L. hirsutum*.

О некоторых других закономерностях, выявленных при скрещивании разных групп сортов *L. esculentum* с *L. hirsutum*, мы упомянем в конце статьи. А пока заметим, что в  $F_2$ , получаемом от свободного опыления как некротических, так и нормальных особей первого поколения гибридов, обнаруживается два типа растений—с некротическим и нормальным фенотипом. Не останавливаясь здесь на численном соотношении здоровых и некротических растений и генотипическом контроле некроза вообще, отметим, что в  $F_2$  наблюдается дальнейшее снижение плодоношения некротических растений. Совершенно не образует плодов и часть фенотипически здоровых растений, а другая часть плодоносит слабо.

Растения  $F_2$  по морфологическим признакам в целом напоминают  $F_1$ . Все же фенотипически они заметно ближе к *L. hirsutum*, чем гибриды первого поколения. У  $F_2$  тенденция к возрастанию сходства с *L. hirsutum* наблюдается и в темпах роста и развития. Аналогичным образом ведут себя и растения  $BC_1$  от скрещивания  $F_1$  с *L. hirsutum* [5]. И поскольку некроз, как известно, явление не возрастное, а фазовоспецифическое, то у растений  $F_2$  его фенотипическая фаза (начало появления симптомов некроза) в среднем наступает несколько позже, чем в  $F_1$  (хотя у некоторых растений  $F_2$  наблюдалось более раннее проявление некроза). Несмотря на это, депрессия растений от некротического поражения здесь, как правило, выражается сильнее, чем в  $F_1$ . Более интенсивными темпами развивается некроз и в  $BC_1$  с *L. esculentum*.

Кстати, здесь он и раньше наступает, так как поколение это по скороспелости значительно превосходит  $F_1$ . Тем не менее у некоторых растений  $BC_1$  некроз проявляется в более поздние сроки, чем в  $F_1$ . Таким образом, в  $F_2$  и  $BC_1$  степень проявления некроза заметно варьирует. Данные, показывающие темпы развития некроза в поколениях  $F_1$ ,  $F_2$  и  $BC_1$ , приведены в табл. 2. В качестве  $F_2$  испытаны гибридные растения

Таблица 2. Время и сила проявления некроза у гибридов *L. esculentum* × *L. hirsutum*

| Поколения гибридов | Число некротических растений | Количество (%) некротических растений через: |                   |                   | Количество растений с сильным некрозом, % | Количество засохших растений, % |
|--------------------|------------------------------|----------------------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------------------------------|---------------------------------|
|                    |                              | 53 дня от посева                             | 61 день от посева | 68 дней от посева |                                           |                                 |
| $F_1$              | 112                          | 0                                            | 37.1              | 53.8              | 22.0                                      | 14.4                            |
| $F_2$              | 137                          | 0                                            | 0                 | 46.7              | 65.7                                      | 59.1                            |
| $BC_1$             | 350                          | 45.3                                         | 85.9              | —                 | 70.9                                      | 45.7                            |

из семян от свободного опыления некротических особей  $F_1$  комбинаций Желтый Мичурина × *L. hirsutum*, Талалихин 186 × *L. hirsutum* (по этой комбинации  $F_2$  получено и от нормальных растений  $F_1$ ), Midseason 427 × *L. hirsutum* и Многогнездный × *L. hirsutum*. В качестве  $BC_1$  взяты сочетания: Притчард 1631 ×  $F_1$  (Притчард 1631 × *L. hirsutum*), Большая красная груша ×  $F_1$  (Большая красная груша × *L. hirsutum*), Донецкий 3/2-1 ×  $F_1$  (Донецкий 3/2-1 × *L. hirsutum*), Quedlinburger ×  $F_1$  (Quedlinburger × *L. hirsutum*) и Midseason 427 ×  $F_1$  (Midseason 427 × *L. hirsutum*). Контролем служили растения  $F_1$  соответствующих комбинаций  $F_2$  и  $BC_1$ .

Представление о силе некроза в указанных поколениях дают и рис. 2 и 3.

Вернемся, однако, к вопросу о фенотипическом проявлении некроза в зависимости от комбинации скрещивания. Разумеется, наличие связи между скороспелостью сортов *L. esculentum*, выступающего в качестве материнского компонента, и силой действия факторов некроза у гибридов может быть использовано как в подборе пар при отдаленной гибридизации, так и в установлении путей происхождения разных групп сортов обыкновенного томата.

Как выяснилось в дальнейшем, наряду с наличием связи между жизнеспособностью рассматриваемых гибридов и скороспелостью сортов обыкновенного томата, существует и другая, не менее важная закономерность скрещивания *L. hirsutum* (♀) с *L. esculentum* обычно удаются легче, если последний представлен более поздними сортами. Об этом говорят результаты скрещивания той же линии 2021 *L. hirsutum* с позднеспелыми сортами Юбилейный 261, Притчард, Балтимора, Аргаванди 45 с продолжительностью периода от посева до начала цветения 55—61 день и раннеспелыми сортами Побар, Минский ранний, Quedlinburger, Талалихин 186 с периодом от посева до цветения 66—72 дня [8].

Итак, разделительные барьеры между культивируемым видом и *L. hirsutum* имеют свои особенности. Если *L. hirsutum* в качестве женской формы характеризуются наличием мощных барьеров прогамной несовместимости от всех разновидностей *L. esculentum* [1, 6, 12—18], то



Рис. 2. Проявление некроза в  $F_1$  и  $BC_1$  гибридах *L. esculentum*  $\times$  *L. hirsutum*. 1. *L. esculentum* (сорт Midseason 421). 2.  $F_1$ , 3—5.  $BC_1$  (*L. esculentum*  $\times$   $F_1$ ). 6. *L. hirsutum*.

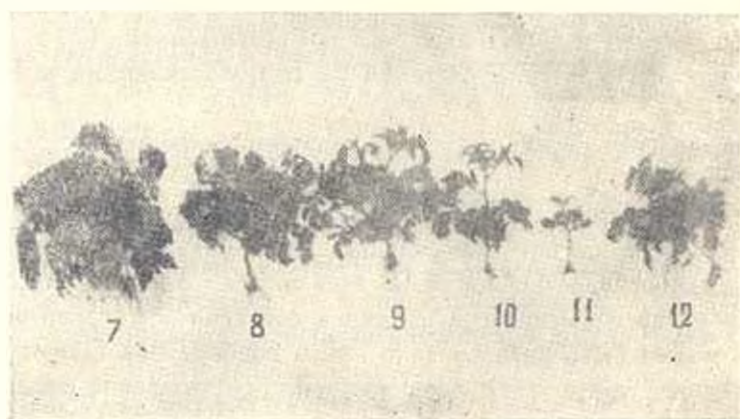


Рис. 3. Проявление некроза в  $F_1$  и  $F_2$  гибридах *L. esculentum*  $\times$  *L. hirsutum*. 7. *L. esculentum* (сорт Midseason 427). 8.  $F_1$ , 9—11.  $F_2$ , 12. *L. hirsutum*.

в реципрокных комбинациях скрещивания барьеры изоляции оказываются не только неполными и постгамными [1, 1, 11, 14, 18], но и выявляются существенные различия в их проявлении. Хотя все сорта *L. esculentum* при сочетании с *L. hirsutum* показывают ослабленную скрещиваемость, все же относительная продуктивная скрещиваемость у позднеспелых сортов оказывается выше. И несмотря на то, что все сорта культурного томата при скрещивании с *L. hirsutum* дают сублетальные

некротические гибриды, однако более жизнеспособными оказываются гибриды с ранними сортами *L. esculentum*. Иначе говоря, более жизнеспособными бывают те комбинации, получение которых сопряжено с известными трудностями. Наоборот, если исходное скрещивание удается сравнительно легко, то получаемые гибриды бывают менее жизнеспособными.

Стоит в связи с этим обратить внимание на следующее обстоятельство. Витальные комбинации *L. esculentum*  $\times$  *L. hirsutum* и особенно *L. pimpinellifolium*  $\times$  *L. hirsutum* также удаются с трудом [4]. Еще труднее осуществляются скрещивания *L. esculentum*, *L. peruvianum*, а полученные гибриды лишены каких-либо симптомов некроза. Вопрос о сравнительной экономичности двух этих форм сохранения дискретности видов (нежизнеспособность гибридных зигот или взрослых растений) обсуждался нами ранее [3, 6].

### ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 25, 5, 61, 1972.
2. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 26, 7, 16, 1973.
3. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 26, 12, 64, 1973.
4. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 28, 12, 40, 1975.
5. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 40, 11, 902, 1987.
6. Агаджанян А. М. Автореф. докт. дисс., Ереван, 1988.
7. Агаджанян А. М. Генетика, 26, 8, 1448, 1990.
8. Агаджанян А. М., Навасардян Е. М. Биолог. журн. Армении, 41, 6, 480, 1988.
9. Брежнев Д. Д. (редакция). Сорта овощных культур СССР. М.—Л., 1960.
10. Брежнев Д. Д. Томаты, Л., 1964.
11. Брежнев Д. Д., Ивацкова К. В., Батыгина Т. Б. В кн.: Отдаленная гибридизация растений. М., 1960.
12. Георгиева Р. Род *Lycopersicon*. Биосистематическое и генетическое исследование, София, 1976.
13. Жученко А. А. Генетика томатов. Кишинев, 1973.
14. Жученко А. А., Глуценко Е. А., Андрущенко В. К., Балашова Н. Н., Самовол Л. П., Медведев В. В. Дикие виды и полукультурные разновидности томатов и их использование в селекции. Кишинев, 1974.
15. Lewis D., Grose L. C. Heredity, 12, 2, 233, 1958.
16. Martin 1961 F. W. Genetics, 46, 1443, 1961.
17. Martin F. W. Genetics, 56, 3, 391, 1967.
18. Sawant A. C. Genetics, 43, 4, 502, 1958.

Поступило 2.XI 1989 г.