

ХАРАКТЕР РАСЩЕПЛЕНИЯ У ОТДАЛЕННЫХ ГИБРИДОВ ТОМАТА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ КОЛИЧЕСТВА ПЫЛЦЫ ПРИ ОПЫЛЕНИИ

А. М. АГАДЖАНИЯ, Е. М. НАВАСАРЯНИ

Институт ботаники НАН Армении, 375063, Ереван

Экспериментально доказано [1,3-6] селективное преимущество при оплодотворении более самоинcompatible (менее самоинcompatible) пыльцы.

Использованы 4 категории отдаленных гибридов томата. В поколении F_2 , полученном в результате либо обычного самоопыления, либо искусственного самоопыления разными количествами пыльцы, либо свободном опылении растений F_2 , обнаружено то или иное отклонение от нормального менделевского расщепления в ущерб классу рецессивных растений (штамбовый тип куста, картофельность). Дефицит рецессивов (штамбовые растения) наблюдается и в первом поколении беккросса, при получении которого гибриды F_1 выступали в роли мужской формы, а *L. esculentum* - женской.

Экспериментальный материал, рассмотренный в связи с S-генотипом (фактор несовместимости) мужских гаметофитов и пестика, показывает наличие прямой зависимости между количеством пыльцы при опылении и степенью нарушения расщепления.

Ցույց են տրված նախկինում [1,3-6] առաջ քաշված գաղափարի փորձնական ապացույցները, որի համաձայն բեղմնավորման ընթացքում ավելի բարձր ինքնաանհամատեղելիություն ունեցող ծաղկավառչին ունի ընտրողական առավելություն:

Օգտագործվել են տոմատի հեռավոր հիբրիդների 4 կարգեր F_2 սերնդում, ստացված թե սովորական ինքնավառչուումից, թե տարբեր քանակի ծաղկավառչով արհեստական ինքնավառչուումից, թե F_2 բույսերի ազատ փոշոտումից, հայտնաբերված է այս կամ այն չափի շեղում նորմալ մենդելյան ճեղքավորումից ի վնաս ռեցեսիվ բույսերի դասին (թփի քնային տիպ, կարտոֆիլածև տերև) Ռեցեսիվների (քնային բույսեր) պակասը դիտվում է նաև բեկկրոսի առաջին սերնդում, որի ստացման ժամանակ F_1 հիբրիդները հանդես են գալիս արական, իսկ *L. esculentum*-ը իգական ձևի դերում:

Փորձառական նյութը, դիտարկված S-գենոտիպի (անհամատեղելիության գործոն) արական գամետոֆիտների և վարսանդի կապակցությամբ զույգ և տալիս ուղիղ կախվածության առկայությունը փոշոտման ժամանակ ծաղկավառչու քանակի և ճեղքավորման խախտման աստիճանի միջև:

The early expressed idea [1,3-6] about the selective advantage of more self-incompatible pollen in fertilization has been proved experimentally.

The 4 categories of tomato remote hybrids have been used. In F_2 generation obtained either as a result of generally self-pollination, or by artificial

self-pollination with different quantities of pollen or by free pollination of F_1 plants the some departure from the normal Mendel split to the detriment of recessive plants class (stamious type of bush, potato leaf) have been detected. The deficiency of recessives (stamious plants) is observed also in the first generation of backcrossing when the F_1 hybrides have been appeared as male and *L. esculentum* - as female forms.

The direct dependence between pollen quantity in pollination and the degree of split breach is shown in the experimental material considered in connection with S-genotype (factor of incompatibility) male gametophytes and pistil.

Гибриды томата - самонесовместимость-самосовместимость - селективность оплодотворения - рецессивный генетический маркер

Многие авторы [14-19 и др.] указывают на сходство систем полового размножения автостерильных и автофертильных видов. Тем не менее проблемы самонесовместимости и селективного (избирательного) оплодотворения по-прежнему изучаются самостоятельно, независимо друг от друга и вне рамок единой концепции. Более того, эти проблемы порой противопоставляются друг другу. Противопоставление явлений самонесовместимости и селективности идет от самого Дарвина. По мнению великого ученого [9], имеется так много средств, способных предотвратить самоопыление, включая сюда большую силу действия пыльца от другой особи по сравнению с пылью собственного растения (т.е. селективность), что идея, будто самонесовместимость была приобретена в процессе эволюции специально для обеспечения перекрестного опыления, должна быть отброшена. Думается, предпочтение, которое Дарвин отдавал избирательности пыльца при оплодотворении как средству, обеспечивающему перекрестное размножение, основано на том, что здесь обязательны конкуренция и отбор, а явление автостерильности, как это, вероятно, казалось ему и как это логически вытекает из современной теории несовместимости, исключает саму возможность конкуренции.

В 1985 г. одним из авторов настоящего сообщения [1] высказана идея о всеобщем характере селективного оплодотворения у растений. В соответствии с данной гипотезой [1,3-6] селективность пыльца в половом процессе характерна не только для автофертильных видов, как это обычно считается, но и для видов автостерильных, даже для тех из них, которые отличаются жестко детерминированной самонесовместимостью. В популяциях автофертильных видов предпочтительное участие в оплодотворении принимает менее самосовместимая пыльца, а в популяциях автостерильных видов - пыльца

более самонесовместимая. Селективность оплодотворения обеспечивается различиями в экспрессивности аллелей в пределах разных типов гена несовместимости (S_1 , S_2 и S_3). А что серия множественных аллелей свойственна не только анцестральному гену самонесовместимости S_1 (self-incompatibility), но и мутантным его состояниям S_1 (self-fertility, промежуточная неполная самосовместимость) и даже S_3 (self-compatibility, так называемая конечная стадия самосовместимости) постулировано и аргументировано ранее [2].

Настоящая статья посвящена экспериментальной проверке упомянутой выше гипотезы.

Материал и методика. В исследовании, экспериментальная часть которого проведена в НИИ земледелия МСХ Республики Армения, использованы отдаленные гибриды, полученные от скрещивания культурного томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.), взятого в качестве желской формы, со следующими дикими и дикорастущими видами и разновидностями *Lycopersicon*: 1. *L. esculentum* var. *verasiforme* (A. Grey) Brezh. (линия под номером 8475 по каталогу ВИР, выше ВРИР); 2. *L. pimpinellifolium* (Just.) Mill. (к-3989 и к-4174); 3. *L. cheesmanii* Riley (к-3969); 4. *L. cheesmanii* f. *minor* (Hook.) Mull. (к-3970); 5. *L. hirsutum* var. *glabratum* Mull. (временный номер 7924 каталога ВИР); 6. *L. hirsutum* Humb. et. Bonpl. (к-3947). Кроме этих отдаленных гибридов, в исследовании были включены и внутривидовые гибриды, полученные от скрещивания сорта Краснодарец с двумя разными (по степени выраженности доминантности) сортами из Кубы - *Dela plata* (к-7785) и *Месный* (к-3376).

L. hirsutum относится к типичным самонесовместимым (SI) видам. Var. *glabratum* свойственна автофертильность промежуточной стадии (SF). Все остальные виды и разновидности относятся к категории типичной самосовместимости (SC).

Материнская форма всех гибридов - сорт Краснодарец 87/23-9 - обладает хорошо идентифицируемым рецессивным гелетическим маркером "штамбовый тип кустика". Кроме того, в скрещиваниях с *L. hirsutum*, помимо сорта Краснодарец, в разные годы брались и другие штамбовые сорта. Кроме этих сортов (*L. esculentum*), все остальные виды несут доминантный признак - обычную форму кустика. С видом *L. hirsutum* скрещивался и сорт культурного томата (Quedlinburger), несущий другой рецессивный признак - картофеленность.

С целью создания разного режима опыления все гибриды и их родительские формы, кроме свободного опыления, подвергались и обычному принудительному самоопылению (соцветия после удаления раскрывшихся цветков и метких бутонов брались под изоляторы и оставались в них вплоть до сбора плодов).

По некоторым гибридам (тем, при получении которых пыльцевыми родителями служили *L. hirsutum* var. *glabratum*, *L. pimpinellifolium* (к-3989) и *L. cheesmanii*) был внесен более точный элемент оценки количества пыльцы при опылении, а именно проводилось искусственное самоопыление этих гибридов и их беккроссирование в качестве мужских форм с маркерным сортом разными количествами пыльцы.

Для опыления каждого предварительно кастрированного цветка в основном

использованы три дозы пыльцы: приблизительно 125, 250 и 1000 пыльцевых зерен (п.з.). В этом режиме опыления испытаны гетерозиготы $S_1 S_2$, т.е. гибриды F_1 *L. esculentum* \times *L. cheesmanii* и гетерозиготы $S_2 S_3$, т.е. гибриды F_1 *L. esculentum* \times *L. pimpinellifolium*. По гибридам F_1 *L. esculentum* \times *L. hirsutum* var. *glabratum* (гетерозиготы $S_1 S_2$) взяты 4 дозы: 125, 250, 500 и 1000 п.з. Число семяншек в завязях изученных гибридов примерно одинаково и равно - 80-100.

На рыльцах цветков пыльца переносилась двумя способами. Малое количество пыльцы - с помощью пазнутаго на спичку волоса. При однократном касании концом волоса собранной в сосуд пыльцы, а затем поверхности рыльца переносится - 125 п.з., при двукратном - - 250 п.з. Для переноса большого количества пыльцы опыление проводили закрученным ватой заостренным концом спички. При однократном легком касании этим концом спички пыльца, а потом рыльца переносится - 500 п.з., при двукратном - - 1000 п.з.

В расщепляющихся поколениях гибридов штамбовость и ее альтернативное состояние (обычный тип) в основном идентифицировали на стадии готовой рассады еще в парниках.

Результаты и обсуждение. Представляется целесообразным рассмотреть материал по селективности пыльцы при оплодотворении начать с упоминания об общей закономерности, проявляющейся во взаимоотношениях видов с разными уровнями выраженности самосовместимости - самонесовместимости. Как хорошо известно, отношения между типичными самосовместимыми и типичными самонесовместимыми видами рода и даже таксонов более высокого ранга характеризуются односторонней несовместимостью. Включается это в том, что скрещивания между отмеченными видами удаются исключительно при использовании самосовместимого вида в роли женской формы, а самонесовместимого - мужской.

Получаемые гибриды имеют формулу $S_1 S_2$ и оказываются самонесовместимыми. Эта реакция обусловлена тем, что при самоопылении растений F_1 ингибируется рост пыльцевых трубок обоих типов - S_1 (ввиду присутствия идентичного S_1 -аллеля в пестике) и S_2 (ввиду того, что вообще любой аллель S_1 даже в одипарной дозе подавляет активность всякой S_2 -пыльцевой трубки). Оплодотворение таких растений возможно лишь пыльной, S_2 -аллель которой отличается от обоих S_1 -аллелей в диплоидных пестиках.

Таким образом, наблюдается полное или почти полное отсутствие функционального действия S_2 -пыльцы гибридов в соответствующих пестиках. Еще ниже функциональная способность S_2 -пыльцы от SC-родительского вида [7]. Следовательно, селективная ценность S_2 -пыльцы в пестиках $S_1 S_2$, в какой бы комбинации она ни наносилась на рыльца (в составе ли гетеропыльцы растений F_1 или в "чистом" виде), близка к нулю.

Нетрудно поэтому предугадать, что в поколении F_2 в норме мы не получим растений с признаками, определяемыми S_2 -аллелями. Возьмем,

к примеру, такие рецессивно наследуемые признаки, как штамбовый тип куста и картофельная форма листа, привнесенные в гибридный организм культурным томатом ($S_c S_c$). Так вот, из 131 растения F_2 (из семян от переопыления особей F_1) в комбинациях скрещивания трех штамбовых сортов (Армянский штамбовый 152, Штамбовый Грибовский и Донецкий 3/2-1) культурного вида с $S1 L. hirsutum$ ни одно растение не имело рецессивного признака. У гибрида, полученного от скрещивания сорта Quedlinburger - носителя другого рецессивного генетического маркера "картофельная форма листа", с $L. hirsutum$ в F_2 (от переопыления в пределах F_1) из 48 испытанных растений только одно было признано похожим на картофелелистный, вместо ожидаемых, по Менделю, 12 растений, т.е. выпадение рецессивов в F_2 равно нулю или почти нулю.

Отсутствие указанных рецессивов в этих комбинациях или отклонения от нормальных расщеплений, о которых речь пойдет позднее, обусловлены, как мы полагаем, не генами штамбовости и (или) картофельности, а S -геном, контролирующим признак самосовместимости - самонесовместимости.

В остальных комбинациях отдаленных скрещиваний между формами с различными уровнями перекрестноопыляемости (самонесовместимости) закономерность селективного преимущества более самонесовместимой пыльцы пусть и не проявляется столь отчетливо, как у только что рассмотренных гибридов, но наличие ее весьма очевидно и подтверждается многими фактами [7].

Различия в конкурентоспособности пыльцевых трубок с разными S -генотипами обнаруживаются даже у гибридов *L. esculentum* с другими самосовместимыми видами и формами *Lycopersicon* (табл. 1). Хотя все эти виды в качественном плане и относятся к самосовместимости типа SC , между ними наблюдаются количественные различия по степени перекрестноопыляемости. Наиболее самосовместимым среди них является культурный томат (*L. esculentum*). Менее всего самосовместимостью выражена (повторим, в пределах SC -состояния) у *L. pimpinellifolium*.

Но этим комбинациям расщепление по признаку "штамбовый-обычный тип куста" изучено в потомстве из семян от обычного самоопыления растений F_2 и в потомстве из семян от свободного опыления тех же гибридных растений.

Понятно, что в этих вариантах опыления создаются разные пыльцевые режимы. Разумеется, при самоопылении, особенно у форм с выступающими столбиками, на рыльце в норме попадет меньше

пыльцы, чем при свободном опылении.

Таблица 1. Данные о расщеплении по рецессивному признаку "штамбовый тип куста" в F_2 отдаленных гибридов томата

Гибридные комбинации	Число семян на 1 учетный проток в F_2 при:		F_2 из семян от самоопыления растений F_1				F_2 из семян от свободного опыления растений F_1						
	обычном самоопылении	свободном опылении	масса 1000 семян, г	плохоств. семян, %	весов. растений	отношение массы обычных растений к штамбовым	χ^2	масса 1000 семян, г	плохоств. семян, %	весов. растений	отношение числа обычных растений к штамбовым	χ^2	
σ	σ												
<i>L. esculentum</i>	<i>L. esc. var. ceraxiformis</i> <i>L. pimpinellifolium</i> (k-3989)	45.1±5.8	80.5±8.7	2.337	46.8	972	6.3:1	55.91	2.287	51.1	64.1	65:1	27.67
	<i>L. pimpinellifolium</i> (k-4174)	14.7±3.6	32.5±3.0	2.452	72.4	443	8.0:1	45.91	2.253	57.5	61.4	10.0:1	82.56
	<i>L. cheesmanii</i>	15.6±4.6	47.9±8.0	2.127	51.2	427	6.4:1	29.68	1.648	25.3	67.9	7.6:1	14.68
	<i>L. cheesmanii</i>	7.6±3.1	47.1±5.7	6.1	61.7	344	8.9:1	51.55	62.0	4.9	64.1	35:1	35.40
	<i>L. cheesmanii f. mitis</i>	29.7±5.8	74.0±11.4	2.532	41.5	219	7.1:1	17.84	2.384	46.3	26.1	7.2:1	21.92

Примечание. Величина P всегда меньше 0.001

Данные (табл. 1) со всей очевидностью показывают, что во всем гибридным комбинациям наблюдается значительный избыток доминантных растений. В целом соотношение в пользу класса растений с обычным (доминантным) типом куста выглядит следующим образом. В варианте с обычным самоопылением из 2504 растений 2183 имели обычный тип куста, а 321 - штамбовый (соотношение числа обычных растений к штамбовым равно 6.8:1, $\chi^2 = 198.13$, $P < 0.001$), в варианте со свободным опылением 2695 растений были идентифицированы на 2358 обычных и 337 штамбовых (соотношение обычных - штамбовых равно 7.0:1, $\chi^2 = 224.41$, $P < 0.001$).

Причины нарушения нормального менделевского расщепления, как известно, разные (дифференциальный рост пыльцевых трубок, неравная жизнеспособность гамет, зигот, зародышей, семян, проростков и т.д.). Но все они, по-видимому, относятся к двум главным источникам - презиготическому и постзиготическому. По всей видимости, отклонение от обычного характера расщепления в рассматриваемом материале (табл. 1) преимущественно связано с презиготическим фактором, точнее с разной скоростью роста пыльцевых трубок.

Во-первых, родительские формы данных гибридов - это близкородственные виды, все они относятся к одному и тому же типу самосовместимости и между ними нет каких-либо серьезных разделительных барьеров. Во-вторых, значительные отклонения от

менделевских схем расщепления выявлены и у внутривидовых гибридов в рамках культурного томата [8,10], что, как мы полагаем, вообще снимает постзиготический фактор как вероятную причину отмеченных нарушений. Данные подобного рода, которые будут приведены несколько позже, получены и нами при внутривидовых скрещиваниях сорта Краснодарец с сортами *Dela plata* и Местный из Кубы.

Наиболее вероятной причиной нарушения нормального расщепления в F_2 исследованных гибридов является селекция мужских гаметофитов в пестиках растений F_2 . Непременным условием такого полового отбора, как известно, является большое количественное превосходство пыльцевых зерен над семяпочками. В этих условиях развивается сильная микрогаметофитная конкуренция, в которой победителями выходят, как уже говорилось, более самосовместимые пыльцевые трубки. А это в свою очередь означает, что на фоне интенсивной конкуренции пыльца с наиболее высоким уровнем самосовместимости участия в оплодотворении практически не принимает. При уменьшении количества гетеропыльцы ослабляется давление конкуренции мужских гаметофитов, а потому пыльцевые зерна, некоконкурентоспособные в условиях избытка пыльцы, оказываются вполне функциональными при ее недостатке.

Очень заметный перевес класса растений с обычным типом куста над классом штамбовых растений у гибридов культурного с дикими SC-видами томата, по нашему мнению, свидетельствует о том, что у всех этих гибридов имеет место весьма определенное численное превосходство пыльцевых зерен над семяпочками.

С позиций роли количества пыльцы в проявлении избирательности мужских гаметофитов и характера расщепления гетерозигот рассмотрим прежде всего результаты изучения внутривидовых гибридов культурного томата. В потомстве от обычного самоопыления F_2 Краснодарец \times *Dela plata* проанализировано 264 растения, из которых 224 оказались с обычным типом куста, а 40 - со штамбовым (отношение числа обычных растений к числу штамбовых составляет 5.6 к 1 $\chi^2 = 13.13$, $P < 0.001$). В F_2 гибрида Краснодарец \times Местный (из Кубы) 314 изученных растений распределились следующим образом: 287 обычных и 27 штамбовых (отношение равно 10.6 к 1, $\chi^2 = 44.27$, $P < 0.001$). Таким образом, хотя отклонения от ожидаемого отношения 3:1 по обоим гибридам в высшей степени достоверны, все же дефицит рецессивов в F_2 по второму гибриду выражен в значительно большей мере, чем по первому. И дело, как мы полагаем, заключается в существенных различиях в пыльцевых режимах при обычном самоопылении этих гибридов. А они, различия эти,

определяются тем, что сорта *Dela plata* и Местный, а вследствие этого и гибриды, получаемые от их скрещивания с сигнальным сортом Краснодарец, отличаются друг от друга расположением рыльца по отношению к колонке тычинок. Так вот, у сорта *Dela plata*, по нашим данным, рыльце возвышается над колонкой тычинок в среднем на 1,3 мм, между тем как у сорта Местный, наоборот, рыльце находится на 3,3 мм ниже верхнего края тычинок. У гибрида F₁ Краснодарец с первым сортом рыльце выступает на 0,43 мм, а у гибрида со вторым сортом - расположено ниже колонки тычинок на 0,67 мм. Вполне понятно, что гибриды F₁ Краснодарец x *Dela plata* по насыщенности рылец пыльцой при самоопылении уступают гибридам Краснодарец x Местный. В результате этого - разная степень конкуренции мужских гаметофитов в пестиках растений F₁ и разный характер расщепления в поколении F₂.

В доказательство справедливости роли количества пыльцы в характере расщепления гибридов приведем также некоторые данные о соотношении числа обычных и штамбовых растений в материале, полученном при искусственном опылении разными количествами гетерозыньцы (табл.2). К сожалению, в опытах с гетерозиготами S₁S₂ (гибрид Краснодарец x *L.cheesmanii*) и S₁S₂ (гибрид Краснодарец x *L.pimpinellifolium*) ввиду малого числа семян в варианте с самоопылением (внутригибридного скрещивания) растений F₁ дозами 125 и 250 п.з. второе поколение гибридов не было выращено. Что касается варианта с самоопылением максимальной (1000 п.з.) дозой пыльцы, то у обоих гибридов в расщепляющемся F₂-поколении мы имеем значительный избыток класса пестамбовых растений. Эти факты,

Таблица 2. Соотношение расщеплений по рецессивному признаку "штамбовый тип куста" в F₂ двух отдаленных гибридов томата при опылении дозой 1000 п.з.

Всхожесть семян, %	Общее число признака низкорослых растений	Отношение числа обычных растений к штамбовым	χ^2	P
Гибрид <i>L.esculentum</i> x <i>L.cheesmanii</i>				
77,1	232	4,9:1	7,87	<0,01
Гибрид <i>L.esculentum</i> x <i>L.pimpinellifolium</i>				
69,9	109	35,3:1	27,69	<0,001

противоречание принципу случайного сочетания гамет, свидетельствуют о том, что в пестиках растений F₁ имела место интенсивная конкуренция пыльцевых трубок, а значит, и их селекция. Здесь налицо очевидное селективное преимущество пыльцевых трубок, несущих аллели

самосовместимости диких видов, обладающих признаком "обычный тип куста".

Вместо ожидаемого отношения числа нептамбовых растений к числу штамбовых 3:1 в F₂ гибрида *L. esculentum* (сорт Краснодарец) x *L. cheesmanii* фактически получено отношение 4,9:1, а во гибриду Краснодарец x *L. pimpinellifolium* это смещение в сторону нептамбовости гораздо больше (35,3:1). Такие серьезные различия между двумя гибридами одной и той же категории по соотношению классов обычных-штамбовых растений, как мы считаем, связаны с различиями в выраженности перекрестноопыляемости (самосовместимости) отцовских форм гибридов.

Достаточно четко эффект опыления разными количествами пыльцы проявляется и в беккресном потомстве гибридов. Так, если в первом беккресном поколении гибрида *L. esculentum* x *L. pimpinellifolium* в дозе опыления 125 п.з. соотношение обычных-штамбовых растений (изучено 74 растения) составило 2,4:1 ($\chi^2 = 11,36$, $P < 0,001$), то при опылении максимальным (1000 п.з.) количеством пыльцы (всего 135 растений) оно оказалось равным 3,5:1 ($\chi^2 = 41,46$, $P < 0,001$). Особенно показательными нам здесь представляются данные по гибриду *L. esculentum* x *L. hirsutum* var. *glabratum*.

В BC₂ этого гибрида (мужская форма) с культурным томатом в варианте с опылением дозой 1000 п.з. из 221 изученного растения 152 имели обычный тип куста, а 69 - штамбовый (отношение 2,2:1, $\chi^2 = 31,18$, $P < 0,001$). Данные, как видим, свидетельствуют о наличии высоко значимого отклонения от ожидаемого моногибридного расщепления. При опылении дозой 500 п.з. из 101 растения 55 отпоявились к обычному типу, а 46 - к типу штамбовости (отношение 1,2:1, $\chi^2 = 0,63$, $P > 0,25$). По этим критериям наблюдаемое расщепление уже в достаточной степени соответствует теоретически ожидаемому соотношению 1:1.

Мы привели некоторые экспериментальные доказательства селективного преимущества более самосовместимой (менее самосовместимой) пыльцы при оплодотворении. Отдельные примеры, свидетельствующие о большей функциональной активности автостерильной пыльцы по сравнению с пыльцой автофертильной и показывающие причинную связь явления избирательности с темпом пыльцы и пестика, рассмотрены в ранних публикациях [1,3-6]. Как общее правило, нарушения менделевского характера расщепления у отдаленных гибридов, вызванные избирательностью оплодотворения, встречаются куда чаще, чем у гибридов внутривидовых. Факты подобного рода приведены в сводках [11-13]. Вообще же отклонения от строго

закономерных картин расщепления обнаруживаются во всех случаях, когда в образовании гибридов участвуют формы, в достаточной степени различающиеся по степени выраженности признака самосовместности-самоинсовместности [1,4]. Вследствие этого действие закона Менделя о расщеплении иногда не распространяется даже на внутривидовые гибриды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А.М. Биол. журн. Армении, 38, 2, 131-143, 1985.
2. Агаджанян А.М. Биол. журн. Армении, 39, 3, 227-235, 1986.
3. Агаджанян А.М. Успехи соврем. биологии, 103, 2, 298-313, 1987.
4. Агаджанян А.М. Автореф. докт. дисс., 37, Ереван, 1988.
5. Агаджанян А.М. Генетика, 24, 1, 126-135, 1988.
6. Агаджанян А.М. Успехи соврем. биологии, 110, 3(6), 323-337, 1990.
7. Агаджанян А.М. Бот. журн., 77, 1, 19-32, 1992.
8. Айзенштат Я.С. Труды по прикл. бот., генет. и селекции, 34, 2, 55-63, 1961.
9. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. 6, 255-626, М.-Л., 1950.
10. Жученко А.А. Генетика томатов, 632, Кишинев, 1973.
11. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений, 588, Кишинев, 1980.
12. Малецкий С.И. Генетика, 2, 8, 126-135, 1966.
13. Мирюта О.К. Генетика, 3, 5, 148-160, 1967.
14. Палилов А.И., Хотылева Л.В., Савченко А.П., Корпусенко Л.М., Анохина Т.А., Полканова Т.П., Данилов А.С. Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости. 247, Минск, 1981.
15. Поляков И.М. Журн. общей биологии, 19, 3, 177-186, 1958.
16. Суриков И.М. Несовместимость и эмбриональная стерильность растений. 221, 1991.
17. Brieger F.G. Genetics, 34, 57-80, 1937.
18. Jones D.F. Selective fertilization. New York, 1928.
19. Nelson O.E. Genetics, 37, 2, 101-124, 1952.

Получила 20 IV 1990

