

## **ФЕРТИЛЬНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ МУТАНТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И РАСТЕНИЙ-РЕВЕРТАНТОВ ПО ХЛОРОФИЛЛДЕФЕКТНОСТИ *FESTUCA PRATENSIS* (POACEAE)**

**Т. С. НИКОЛАЕВСКАЯ, О. Н. ЛЕБЕДЕВА**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Исследована фертильность пыльцы у растений овсяницы луговой, различающихся генетическим происхождением (мутантные популяции и растения с супрессированной хлорофиллдефектностью) и онтогенетическим возрастом. Показано, что уровень фертильности пыльцы и характер ее изменчивости зависят от ряда специфических и неспецифических факторов. В процессе индуцированного мутагенеза формирование жизнеспособной пыльцы связано как с типом мутагенов (химические, гамма-радиация), так и с действием условий среды на протяжении пяти генераций. У растений-ревертантов по хлорофиллдефектности в течение шести лет их жизни фертильность пыльцы определялась характером проявившегося в ювенильной фазе хлорофильного дефекта и особенностями восстановления пигментации. Стабилизирующий отбор в большей мере благоприятствует мутантным популяциям, сформированным на основе применения химических мутагенов, а также растениям-ревертантам с менее выраженным хлорофиллдефектным фенотипом (виридис и ксанта).

## **T. S. NIKOLAEVSKAYA, O. N. LEBEDEVA. POLLEN FERTILITY IN MUTANT POPULATIONS AND PLANTS WITH SUPPRESSED CHLOROPHYLL DEFICIENCY IN *FESTUCA PRATENSIS* (POACEAE)**

In allogamous species meadow fescue the pollination system is accompanied by producing of large amount of pollen possessing ecological plasticity and genetic quality what affects the microgametes value during selection and competition ability of mature pollen. In this connection the state and the level of diversity of microgametophyte fertility were investigated in meadow fescue plants differing in genetic background (mutant populations and plants with suppressed chlorophyll deficiency) and ontogenetic age. 7 mutant populations cultivated for 5 generations and 110 revertant in chlorophyll deficiency clones cultivated for 6 vegetation periods were studied.

It was shown that fertility of the male gametophyte in experimental meadow fescue plants during 5 generations as well as 6 years of life was remarkable for diversity and large varying values. The level of expression and variability of pollen fertility depended on specific genetic (genotypic features of mutant populations and revertants) and non-specific (number of generations, age) factors. Specific adaptive state in populations was determined by natural selection, particularly by its stabilising form (based on deviation from the mean analysis in the pollen fertility trait). Stabilising selection was mostly favourable to mutant populations formed on the basis of chemical mutagens as compared with gamma-populations and revertants with lighter expression of chlorophyll deficiency phenotype (viridis and xantha) as well.

---

Овсяница луговая является преимущественно аллогамным растением со слабовыраженной автогамией и преобладанием хазмогамного типа цветения (Aucquier, 1977). Подобная система опыления обычно сопровождается продуцированием большого количества пыльцы, характеризующейся определенной экологической пластичностью и генетической разнокачественно-

стью (Геодакян, 1978). Это свойство лежит в основе микрогаметофитного отбора, когда ценность микрогамет определяет и конкурентоспособность зрелой пыльцы (Лях, 1995). Следствием естественного отбора в мужском гаметофитном поколении могут быть существенные изменения в структуре популяций — повышение уровня самофертильности растений,

ухудшение качества потомства и др. (Попова, 1971; Агаджанян, 1987; Mulcahy, Mulcahy, 1987; Орлова, 1994). Поскольку уровень жизнеспособности пыльцы во многом определяется как внутренним состоянием спорофита, так и внешними условиями (Welch, Klatt, 1971; Jones, 1976), то этот критерий представляется необходимым условием при оценке состояния и изменчивости растений, характеризующихся различной степенью выживаемости в условиях экспериментов. Так, фертильность мужского гаметофита используется в качестве теста на жизнеспособность растений в генетических исследованиях и селекционной работе с мутантными, гибридными и трансгенными растениями (Freeling, 1981; Georgiew, 1981; Nilan et al., 1981; Николаевская, 1997; Luna et al., 2001; Westgate et al., 2003; Wang et al., 2003).

Настоящее исследование предпринято с целью оценки состояния и уровня изменчивости фертильности микрогаметофита у растений овсяницы луговой, различающихся генетическим происхождением (мутантные популяции и растения с супрессированной хлорофиллдефектностью) и онтогенетическим возрастом.

## Материалы и методы

Материалом для исследования послужили растения овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds. Одна группа растений представляла собой мутантные популяции, полученные после обработки семян химическими (этилметансульфонат — ЭМС, этиленмин — ЭИ и азид натрия —  $\text{NaN}_3$ ) мутагенами независимо и в комбинации с гамма-облучением (Олимпиаенко, Лебедева, 1985). Мутантные популяции культивировали на протяжении пяти семенных поколений, анализируя в каждом из них уровень фертильности пыльцы.

Вторую группу составили растения, характеризующиеся появлением у проростков, выращенных при высокой температуре ( $35^\circ\text{C}$ ) и постоянном освещении, разнообразного спектра хлорофильных мутаций (Land et al., 1971). Это особый класс пигментных мутаций, которые не обнаруживаются в естественных условиях, вследствие деятельности гена-супрессора, маскирующего первичные мутации (Титов и др., 1978; Олимпиаенко и др., 1982). В определенных экстремальных условиях функция его подавляется (Инге-Вечтомов и др., 1994), и весь спектр хлорофильных изменений может быть оценен визуально. При переходе к нормальным температурным условиям ( $25^\circ\text{C}$ ) у проростков происходило восстановление (реверсия) пигментации к дикому типу (зеленая окраска первого листа). Степень хлорофильного дефекта и его восста-

новление маркировали по общепринятой классификации (Калам, Орав, 1974). Растения объединяли в 7 групп соответственно типу депигментации их проростков: V — виридис, VN — виридо-норма, VX — виридо-ксанта, X — ксанта, XN — ксанта-норма, XV — ксанта-виридис, A — альбина. Ревертанты разделяли на две группы: с быстрым восстановлением к дикому типу (в течение 4 дней проращивания при  $25^\circ\text{C}$ ), маркированные как  $V>N$  — вирида-до нормы,  $X>N$  — ксанта до нормы,  $A>V$  — альбина до виридис и с медленным (более 14 дней), обозначенные как  $V>V$  — виридо-нет,  $X>X$  — ксанта-нет,  $A>A$  — альбина-нет. Исходно зеленые проростки представляли собой дикий тип — W-type (N, норма). Взрослые особи, выращенные из маркированных проростков, рассматривались нами как растения-ревертанты и культивировались в полевых условиях в течение 7 лет в виде 110 клонов (8 растений в каждом ряду с расстоянием  $60\times 60$  см). Клонировали (вегетативное размножение) делением материнских растений.

Фертильность пыльцы изучали на протяжении 6 вегетационных периодов (1997-2002 гг.). Во время цветения пыльники фиксировали в  $70^0$  спирте. Уровень фертильности (жизнеспособности) пыльцевых зерен оценивали по интенсивности окрашивания их раствором 1% ацетокармина. К группе фертильных относили пыльцу, содержащую два спермия и вегетативную клетку с окрашенной в темно-розовый цвет зернистой цитоплазмой. Стерильной считалась сморщенная, неокрашенная, с видимыми повреждениями пыльца. Общее число пыльцевых зерен (до 2000 для каждого варианта) просматривали в 50 полях зрения микроскопа.

Для оценки достоверности различий между контролем и мутантными популяциями и между растениями-ревертантами по процентному содержанию фертильной пыльцы использовали критерий Стьюдента. При оценке влияния различных факторов (поколение, возраст растений, мутагенная обработка, хлорофиллдефектность) на характер изменения доли фертильности пыльцы применяли метод двухфакторного дисперсионного анализа. Для оценки действия естественного отбора (стабилизирующая форма) вычисляли среднюю арифметическую для четырех разных по составу дисперсионных комплексов: контроль, гамма-популяции, популяции, полученные на основе действия химических мутагенов и комбинированного применения с гамма-радиацией, а также разность между средним и конкретным значением соответственно для каждого комплекса. Полученные ряды разностей ранжировали. По диаграммам рядов разностей от средней вычисляли тренды (линии рас-

сеивания) и по углу их наклона (крутизны) устанавливали степень различий между популяциями в отношении действия стабилизирующего отбора. Использовали формулу:  $y=a+bx$ , где  $y$  – разность между средним и конкретным значением фертильности пыльцы;  $a$  – значение пересечения линии тренда с осью  $Y$ ;  $b$  –  $tg$  угла наклона линии тренда,  $x$  – номер ранга популяции. Коэффициенты детерминации для полученных линейных трендов достаточно велики (0,82-0,94). Аналогично оценивали влияние стабилизирующего отбора у растений-ревертантов, различающихся степенью хлорофиллдефектности. Коэффициенты детерминации для их линейных трендов колебались от 0,54 до 0,88. Расчеты проводили с использованием MS Excel 6.0.

### Результаты и обсуждение

У растений мутантных популяций фертильность мужского гаметофита отличалась значительной величиной варьирования в течение пяти поколений (табл. 1). В первом поколении после воздействия мутагенов выделились три группы популяций: одна – с высокой жизнеспособностью пыльцы по сравнению с контролем, объединившая варианты с обработкой химическими мутагенами (ЭМС и ЭИ) и  $\gamma$ -радиацией; вторая – популяции с более низкой, чем в контроле, фертильностью пыльцы, представленная вариантами с комбинированной обработкой мутагенами ( $\gamma$ +ЭМС,  $\gamma$ +ЭИ) и  $NaN_3$ -популяции; у  $\gamma$ + $NaN_3$ -популяции жизнеспособность пыльцы соответствовала контрольному уровню. В последующих поколениях ( $M_2$ - $M_5$ ) доля фертильных пыльцевых зерен повысилась у всех мутантных популяций, но зависимость от мутагенного воздействия все так же четко прослеживалась. Так, стабильно высокую фертильность

пыльцы сохраняли популяции, сформированные на основе действия химических мутагенов: ЭМС, ЭИ и  $NaN_3$ . У популяций с использованием  $\gamma$ -радиации независимо и совместно с химическими мутагенами наблюдалось колебание значений признака от поколения к поколению.

Количество фертильной пыльцы у растений, маркированных по характеру хлорофильного дефекта в ювенильной фазе развития и наблюдаемых в полевых условиях на протяжении одного поколения в течение шести вегетационных периодов, зависело как от генотипических, так и от возрастных особенностей. Фенотипические группы, объединяющие варианты с тем или иным типом депигментации, различались между собой (табл. 2). Наибольшая стабильность присуща растениям дикого типа (W-type) и виридис-ревертантам, у которых растения второго года жизни не отличались от старовозрастных по количеству фертильной пыльцы.

Меньшая доля фертильных пыльцевых зерен по сравнению с растениями дикого типа отмечалась у альбина- и VN-ревертантов на протяжении почти всех вегетационных периодов, так же как и у XN- и VX-ревертантов в первые два года жизни. Варьирование процента фертильной пыльцы на протяжении шести лет жизни оказалось самым значительным у растений, отличающихся большей степенью хлорофильного дефекта, фиксированного в ювенильной фазе. Так, у VN-, XV- и альбина-ревертантов значения фертильности пыльцы с возрастом уменьшились, тогда как у VX-, X- и XN-ревертантов увеличились, что говорит о различных возможностях растений-ревертантов поддерживать высокий уровень фертильности пыльцы в изменяющихся возрастных и средовых условиях ее формирования.

Таблица 1. Фертильность пыльцы у растений мутантных популяций овсяницы луговой в  $M_1$ - $M_5$ -поколениях

Мутантные популяции	Фертильности пыльцы, %				
	$M_1$	$M_2$	$M_3$	$M_4$	$M_5$
$\gamma$ +ЭМС	48,3±1,3***	75,1±0,8***	91,2±0,2***	88,0±0,8	87,5±1,2
ЭМС	74,1±1,0***	86,1±0,5***	82,0±0,6***	95,3±0,6***	90,8±1,1**
$\gamma$ +ЭИ	64,3±1,1***	79,8±0,6***	85,2±0,3**	94,1±0,5***	91,1±0,3***
ЭИ	81,4±0,8***	77,2±0,7***	96,1±0,2***	94,4±0,6***	92,7±0,7***
$\gamma$ + $NaN_3$	69,2±1,1	48,8±0,6***	92,3±0,2***	88,2±1,0	88,3±1,5
$NaN_3$	64,4±1,1**	68,4±0,81**	91,2±0,2***	90,4±0,7*	89,4±0,3*
$\gamma$ -облучение	76,5±0,9***	77,2±0,6***	69,0±0,4***	88,6±1,0	91,5±0,6***
Контроль	69,4±1,1	64,5±0,7	87,5±0,2	88,5±0,9	85,3±1,5

Примечание. Различия между контрольной и мутантными популяциями достоверны при \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Таблица 2. Фертильность пыльцы у растений-ревертантов овсяницы луговой на протяжении шести лет культивирования

Фенотип де-пигментации	Фертильность пыльцы, %, годы исследования					
	1997	1998	1999	2000	2001	2002
W-type	85,9±1,9	82,4±1,6	89,7±1,3	88,3±1,2	89,0±0,8	87,1±1,6
V	88,6±1,5	80,7±2,7	90,3±1,7	91,6±1,2	91,9±1,0	89,7±0,9
VN	88,3±1,4	59,4±5,7***	70,1±3,3***	82,0±1,5**	81,1±1,4***	77,3±2,1*
VX	79,8±2,4*	81,7±2,1	90,9±0,9	88,4±1,0	90,3±0,8	87,7±1,3
X	84,9±1,2	78,0±2,2	88,8±1,9	87,1±0,9	89,9±0,8	88,1±1,0
XN	71,4±3,7***	76,8±1,6*	86,8±0,8	88,4±1,3	90,5±0,7	90,7±0,9*
XV	90,5±1,7	88,4±1,6	91,2±1,5	86,2±1,6	90,6±1,7	87,4±2,5

Примечание. Здесь и в табл. 3: различия между диким фенотипом (W-type) и растениями-ревертантами достоверны при \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Подобные различия оказывались более значимыми при анализе доли фертильной пыльцы у растений-ревертантов, отличающихся типом и скоростью восстановления (реверсии) зеленой окраски листа в ювенильной фазе, при этом фенотипические особенности четко прослеживались (табл. 3). Так, у виридис-ревертантов, независимо от скорости и характера восстановления, процент фертильности пыльцы оставался в течение всего периода жизни растений довольно стабильным и высоким. У ксанта-ревертантов большее количество жизнеспособной пыльцы формировалось при медленном, а у альбина-ревертантов, наоборот, при быстром восстановлении окраски листа проростков до дикого типа. С возрастом процент фертильной пыльцы у ксанта-ревертантов с быстрым типом восстановления увеличивался в два раза и достигал уровня дикого типа, а у альбина-ревертантов с медленным типом восстановления этот показатель хотя и возрастал, однако оставался ниже уровня дикого типа.

Как показывают представленные данные, количество жизнеспособной пыльцы зависит у растений от целого ряда факторов (генетиче-

ских, возрастных, условий среды) и потому значения признака существенно колеблются. В связи с этим были проанализированы не только экспрессия показателя, но и его изменчивость на основе сравнения компонент фенотипической дисперсии разных по составу комплексов. Для этой цели применен метод двухфакторного дисперсионного анализа, позволяющий оценить влияние генетических факторов и условий среды на процент фертильной пыльцы. У растений мутантных популяций в  $M_1$ - $M_5$ -поколениях специфичность варьирования количества фертильных пыльцевых зерен в значительной степени обусловлена влиянием фактора «поколение» (возрастные особенности мутантных популяций и условия их выращивания в каждом поколении) и составила 61,08% общей фенотипической дисперсии. Влияние генетического фактора (генетические особенности мутантных популяций) оказалось несущественным (табл. 4). В то же время при различных способах опыления растений влияние специфического генетического фактора (мутантные популяции) на уровень изменчивости процент фертильной пыльцы было значительным.

Таблица 3. Фертильность пыльцы у растений-ревертантов овсяницы луговой с различной скоростью реверсии хлорофиллдефектного фенотипа к дикому типу в ювенильной фазе

Фенотип восстановления	Фертильность пыльцы, %, годы исследования					
	1997	1998	1999	2000	2001	2002
<i>Фенотипы с быстрым восстановлением зеленой окраски</i>						
V>N	89,6±1,1	72,6±2,5	92,9±1,2	95,2±0,7	93,0±1,4	94,9±0,4
X>N	40,5±2,7	69,7±2,2	85,5±1,3	73,4±0,9	83,7±1,3	82,6±1,4
A>N	93,9±0,3	83,8±1,5	91,6±0,4	90,9±1,4	86,2±1,3	91,9±0,4
<i>Фенотипы с медленным восстановлением зеленой окраски</i>						
V>V	87,4±1,9	88,5±2,5	93,9±1,7	93,5±0,9	97,8±0,1	94,7±0,7
X>X	89,9±1,1	85,9±1,7	90,4±1,0	89,8±0,9	90,3±0,8	90,1±0,8
A>A	39,9±6,4	51,7±2,1	54,4±2,8	70,4±2,1	64,1±3,3	63,4±5,3
A	85,1±1,9	66,3±1,6***	88,1±1,2	79,9±1,6**	77,0±2,1**	74,6±3,3*

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости фертильности пыльцы у растений мутантных популяций и растений-ревертантов овсяницы луговой

Варьирование данных	Степень свободы	Дисперсия	Критерий Фишера		Влияние фактора, %
			F (факт.)	F (эмпир.)	
Мутантные популяции	7	73,57	1,19	2,36	8,93
Поколения	4	880,84	14,26	2,71	61,08
Остаточное	28	61,78			29,99
Общее	39				
Хлорофиллдефектность	7	135,59	5,90	2,29	39,64
Возраст растений	5	128,09	5,57	2,49	26,74
Остаточное	35	22,99			33,62
Общее	47				

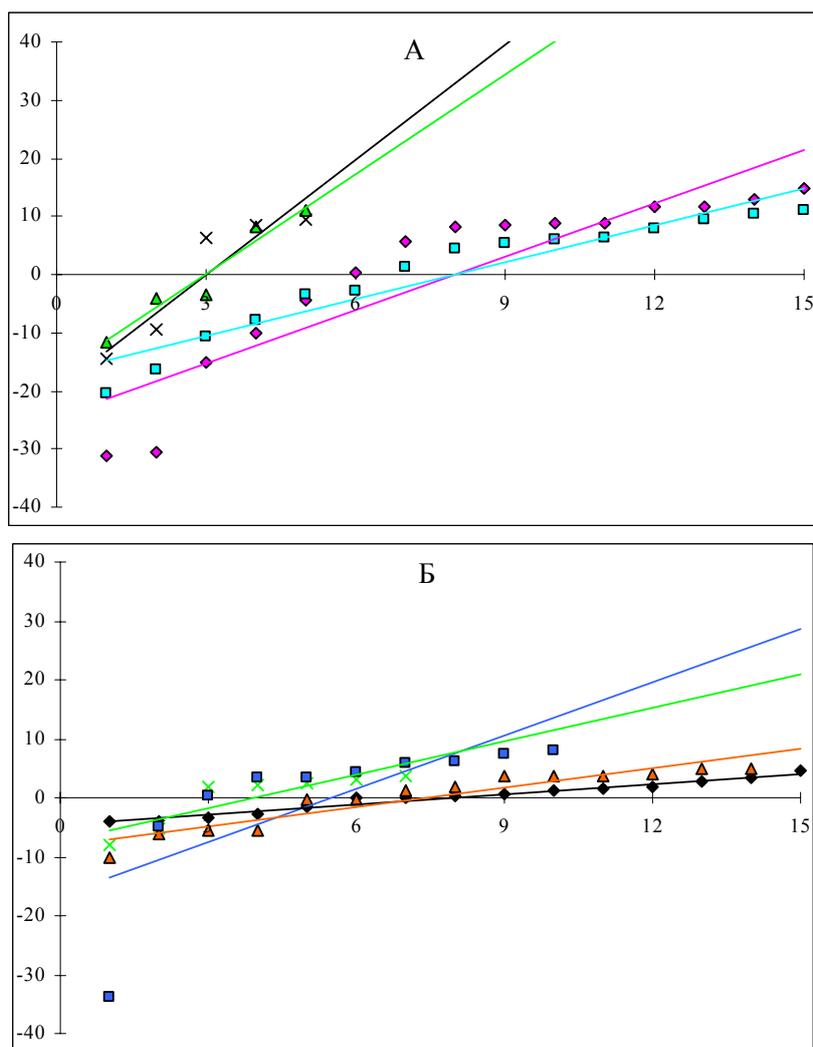
Примечания: F(факт.) – критерий Фишера фактический, F(эмпир.) – критерий Фишера эмпирический при  $p=0,95$ .

Так, при гибридизации оно составило 30,92%, при инбридинге — 26,15, а при аут-кроссе — 12,52% от общей дисперсии. Таким образом, при изучении влияния на изменчивость фертильности пыльцы различных факторов необходим анализ разных по составу дисперсионных комплексов, с различным набором и сочетанием специфических (генетических и негенетических) и неспецифических факторов.

У растений-ревертантов другой изученной группы установлено влияние обоих факторов (генотипа и возраста) на уровень изменчивости фертильности пыльцы, но генотипические особенности ревертантов оказались существеннее, чем возраст растений (табл. 4). Последний фактор, как и фактор «поколение» в случае с мутантными популяциями, является неспецифическим, т.к. отражает не только старение растений, но и варьирующие условия их культивирования.

Несомненный интерес как в генетических, так и в селекционных исследованиях представляет оценка действия естественного отбора (стабилизирующей его формы) для признаков, характеризующих жизнеспособность популяций с естественным (супрессированная хлорофиллдефектность) и индуцированным (мутагенез) генетическим грузом. Действие стабилизирующего отбора может быть оценено на основе анализа отклонений от среднего арифметического значения признака (Шмальгаузен, 1969; Алтухов, 2003). Отклонения от среднего значения процента фертильной пыльцы (+ или –) графически представлены прямыми (линии рассеяния, тренды) с разными углами наклона к оси абсцисс, которые отчетливо характеризуют различия как между мутантными популяциями, так и между хлорофиллдефектными фенотипами. Фертильность пыльцы у двух групп мутантных популяций, сформированных на основе дейст-

вия химических мутагенов и их комбинированного применения с гамма-радиацией, ближе к среднему арифметическому, и это отражается в меньшей крутизне принадлежащих им линейных трендов (рис., А). Напротив, значительно отличается от среднего фертильность пыльцы у контроля и гамма-популяции с соответствующими им крутыми трендами. Пары растений-ревертантов ксанта и виридис также соответствуют пологие линии рассеяния и наименьшие отклонения от среднего значения процента фертильности пыльцы (рис., Б). Альбина-ревертанты и дикий тип имеют более крутые тренды, что связано с большими отклонениями значений от среднего. Если рассматривать эти данные как отражение специфического адаптивного состояния популяций, находящегося под контролем естественного отбора (стабилизирующая форма), то очевидно, что стабилизирующий отбор в большей мере благоприятствует мутантным популяциям, сформированным на основе применения химических мутагенов, и в меньшей — гамма-популяциям. По-видимому, в этом заключается одна из особенностей химического мутагенеза. Ксанта- и виридис-ревертантам стабилизирующий отбор благоприятствует в большей мере, чем альбина-ревертантам, характеризующимся значительными структурными дефектами фотосинтетического аппарата (Венжик и др., 2002) и, как следствие, подвергающимся более жесткому действию естественного отбора. Последние, не являясь летальными, все же частично вносят деструктивный элемент в процессы формирования микрогаметофита, что и отражается на количестве фертильных пыльцевых зерен. Следствием таких структурных нарушений может быть и ухудшение жизнеспособности потомства.



Фертильность пыльцы, выраженная в отклонениях значений от средней арифметической, мутантных популяций и растений-ревертантов по хлорофиллдефектности. *F. pratensis*

А – мутантные популяции: x – контроль, ♦ – комбинированные и ■ – химические варианты обработки; ▲ –  $\gamma$ -облучение.

Б – растения-ревертанты по хлорофиллдефектности: ♦ – дикий тип, x – виридид-, ▲ – ксанта-, ■ – альбина-ревертанты.

По оси ординат – отклонения от средних значений процента фертильности пыльцы; по оси абсцисс – номер ранга растений в мутантной популяции (А) и выборке растений-ревертантов (Б)

## Выводы

Таким образом, анализ процента фертильных пыльцевых зерен у растений овсяницы луговой, различающихся генетическим происхождением и онтогенетическим возрастом, показал, что количество зрелой сформированной пыльцы зависит от ряда специфических и неспецифических факторов. В процессе индуцированного мутагенеза формирование доли фертильной пыльцы связано как с типом мутагенов (химические, гамма-радиация), так и с действием средовых условий на протяжении исследованных пяти генераций. У растений-ревертантов по

хлорофилл-дефектности на протяжении шестилетнего периода их жизни фертильность пыльцы определялась в большей степени характером проявившегося в ювенильной фазе хлорофильного дефекта и особенностями восстановления пигментации у взрослых особей. В отношении экспрессии данного признака стабилизирующий отбор благоприятствовал более мутантным популяциям, сформированным на основе применения химических мутагенов, по сравнению с гамма-популяцией, а также растениям-ревертантам с менее выраженным хлорофиллдефектным фенотипом (виридид и ксанта).

Авторы благодарят Т. Н. Каичеву и А. И. Савушкина за помощь в обработке материалов и подготовке настоящей статьи.

## Литература

- Агаджанян А. М. 1987. Количество пыльцы как регулятор уровня самофертильности и степени развития пола у гермафродитных видов растений // Успехи совр. биол. Т. 103. № 2. С. 298-313.
- Алтухов Ю. П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига». 431 с.
- Венжик Ю. В., Николаевская Т. С., Олимпиенко Г. С. и др. 2002. Особенности структуры клеток мезофилла у хлорофиллдефектных мутантов *Festuca pratensis* (Poaceae) // Бот. журн. Т. 87. № 12. С. 48-58.
- Гоодакян В. А. 1978. Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений // Журн. общ. биол. Т. 39. № 5. С. 743-751.
- Инге-Вечтомов С. Г., Миронова Л. Н., Тер-Аванесян М. Д. 1994. Неоднозначность трансляции: версия эукариот // Генетика. Т. 30. № 8. С. 1022-1035.
- Калам Ю., Орав Т. 1974. Хлорофильная мутация. Таллин: Валгус. 60 с.
- Лях В. А. 1995. Микрогаметофитный отбор и его роль в эволюции покрытосеменных растений // Цитол. и генет. № 6. С. 76-82.
- Николаевская Т. С. 1997. Морфологические особенности пыльцы в отдаленных потомствах мутантных растений *Festuca pratensis* (Poaceae) // Бот. журн. Т. 82. № 8. С. 88-93.
- Олимпиенко Г. С., Лебедева О. Н. 1985. Радиорезистентность семян, сформировавшихся при свободном опылении растений М<sub>1</sub> овсяницы луговой, и модифицирующий эффект кофеина // Сельскохозяй. биол. № 11. С. 56-59.
- Олимпиенко Г. С., Титов А. Ф., Николаевская Т. С. 1982. Генетические эффекты отбора у многолетних трав. Л.: Наука. 112 с.
- Орлова И. Н. 1994. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия и частичная нестабильность отдаленных гибридов злаков // Генетика. № 10. С. 1423-1431.
- Попова И. С. 1971. Морфологические типы пыльцевых зерен у тетраплоидных форм озимой ржи. // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Вып. 3. С. 62-66.
- Титов А. Ф., Олимпиенко Г. С., Павлова Н. А. 1978. О возможной селективной ценности температурочувствительных хлорофильных мутаций у овсяницы луговой // Журн. общ. биол. Т. 39. № 4. С. 628-632.
- Шмальгаузен И. И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 494 с.
- Auquier P. 1977. Biologie de la reproduction dans le genre *Festuca* L. (Poaceae). 1. Systemes de Pollinisation // Bull. Soc. roy. bot. Belg. V. 110. P. 129-150.
- Freeling M. 1981. Toward monitoring specific DNA lesions in the gene by using systems // Environ. Health Perspect. V. 37. P. 13-17.
- Georgiew S. A. 1981. Male sterile mutants induced in *T. aestivum* after EMS treatment // Докл. Болг. АН. Т. 35. С. 241-244.
- Jones A. G. 1976. Environmental effects on the percentage of stainble and presumed normal pollen in Aster (Compositae) // Amer. J. Bot. V. 63. P. 657-663.
- Land J. B., Whittington W. J., Norton G. 1971. Environment dependent chlorosis in mutant plant of *Festuca pratensis* Huds. // Ann. Bot. V. 35. P. 605-613.
- Luna S. V., Figueroa M., Baltazar M. et al. 2001. Maize pollen longevity and distance isolation requirements for effective pollen control // Crop. Sci. V. 41. P. 1551-1557.
- Mulcahy D. L., Mulcahy G. B. 1987. The effect of pollen competition // Amer. Sci. V. 75. P. 44-50.
- Nilan R. A., Rosichan J. L., Arenaz P., Hodgdon A. L., Kleinhofs A. 1981. Pollen genetic markers for detection of mutagens in the environment // Environ. Health. Perspect. V. 37. S. 19-25.
- Wang Z.-Yu., Ge Y., Scott M., Spangenberg G. 2004. Viability and logevity of pollen from transgenic and nontransgenic tall fescue (*Festuca arundinacea*) (Poaceae) plants // Amer. J. Bot. V. 91. P. 523-530.
- Welch J. R., Klatt A. R. 1971. Effects of temperature and photoperiod on spring wheat pollen viability // Crop. Sci. V. 11. P. 864-865.
- Westgate M. E., Lizano J., Batchelor W. 2003. Quantitative relationships between pollen shed density and grain yield in maize // Crop. Sci. V. 43. P. 934-942.