

## ПРОБЛЕМЫ И ЗАДАЧИ АВТОГАМИИ У ЛЮЦЕРНЫ<sup>1</sup>

**И.К. Ткаченко<sup>1</sup>, Е.В. Думачева<sup>2</sup>, В.Л. Бабенков<sup>3</sup>, Т.И. Воронкина<sup>4</sup>**

<sup>1) 2) 4)</sup> Белгородский государственный университет, 308600, г. Белгород, ул. Победы, 85  
tkachenko@bsu.edu.ru; dumacheva@bsu.edu.ru

<sup>3)</sup> Белгородская государственная сельскохозяйственная академия,  
309103 г. Белгород, пос. Майский, ул. Вавилова, 24.

Обзор посвящен важнейшей общебиологической проблеме репродуктивного развития и получения семян люцерны и других энтомофильных сельскохозяйственных культур. Основное внимание уделено гипотезам и подходам к проблеме самоопыления и самосовместимости растений на примере люцерны. Указываются возможные пути решения этой важной теоретической и практической проблемы.

Ключевые слова: селекция, генетика, автогамия, многолетние травы, люцерна, проблема

Интерес исследователей к вопросам опыления-оплодотворения растений всегда был достаточно высоким. Но особое внимание ему стали уделять во второй половине прошедшего века, когда значительно ухудшилась экологическая ситуация. Энтомофильные растения оказались в кризисном положении – их тесные взаимоотношения с узким кругом насекомых-опылителей были существенно нарушены. Важные в экономическом смысле культуры – гречиха, люцерна, клевер, люпин, хлопчатник, яблоня, груша и другие резко снизили урожай. Учёные видели два пути решения этой сложной проблемы: увеличение количества насекомых-опылителей или повышение репродуктивной способности растений.

И действительно, на первый взгляд, очень логично было восстановить естественный симбиоз насекомых и растений, нарушенный людьми, то есть приручить и размножить полезных опылителей. Попыткам решения этого вопроса была посвящена большая серия работ [1-7].

Однако более детально проведенные исследования свидетельствовали об определенном завышении роли насекомых в семенной продуктивности энтомофилов. Было установлено, что такие растения (особенно люцерна) даже при наличии опылителей и в оптимальных экологических условиях, зачастую дают низкие урожаи семян [8-13]. Эта информация наталкивала на мысль о том, что причину низкой семенной продуктивности необходимо искать в биологической природе растений [8,12,14,15-18].

Многочисленные работы 80-х – начала 90-х годов помогли осознать тот факт, что на имеющемся исходном материале, на его генофонде, созданном однонаправленной селекцией на кормовую продуктивность, очень трудно, а, может быть, и невозможно добиться повышения плодovitости растений. Именно в этот период И.К. Ткаченко [9,19] была выдвинута гипотеза о генетическом сдвиге в сторону доминирования признаков вегетативной продуктивности над семенной у сортовых популяций люцерны. В результате современные сорта этой ценной сельскохозяйственной культуры оказались сильно обеднены генотипами с ярко выраженным репродуктивным габитусом.

Проблема получения семян люцерны всегда стояла очень остро, и она постоянно стимулировала исследования по разнообразным направлениям.

---

<sup>1</sup> Работа выполнена при грантовой поддержке ВКГ 058-07.

В первую очередь, изучением этого вопроса занимались генетики, физиологи, селекционеры и семеноводы. Ещё в начале XX века была выяснена причина возникновения автотриппинга, то есть самораскрытия цветков люцерны [20]. Оказалось, что при температуре выше 30 °С в клетках начинается интенсивный гидролиз дисахаридов, что приводит к повышению осмотического давления клеточного сока. Вследствие этого упругость колонки становится выше предела, при котором она может удерживаться в лодочке цветка. Позднее исследования способности растений к автотриппингу были продолжены R.P. Knowles [21], K. Lesins [22], Д.И. Шедивым [13]. В опытах В.В. Копержинского [23] было установлено, что при нагревании люцерны до 30-35 °С автотриппинг наблюдается у отдельных цветков, а при 50 °С этот процесс охватывает уже 75-80% цветков.

Проведенное Н.М. Tysdal [24] изучение биологии опыления-оплодотворения и семяобразования показало сильное варьирование форм люцерны по интенсивности раскрытия цветка – так называемому триппингу. Как выяснилось позже, наследование этого свойства носит промежуточный характер [25,26], а признаки «лёгкий триппинг» и «интенсивность цветения» положительно коррелируют с плодовитостью. Достаточно высокая степень наследуемости лёгкого триппинга ( $h=0,54$ ) может служить критерием отбора в селекции на семенную продуктивность.

Цито-эмбриологическими работами А.А. Алманиязова [27], В.В. Копержинского [23], Я. Цебрат [28], А. Елиновской [14], Т.М. Пестовой [17], Л.И. Орёл и др. [15] было установлено, что отклонения в развитии женских генеративных органов люцерны могут быть вызваны как отрицательным действием погодных или почвенных условий, грибковыми заболеваниями, так и недостатком пыльцы или её несвоевременной доставкой в период цветения.

В.В. Копержинский [23] обнаружил, что у молодых верхушечных побегов сосущая сила клеток составляет 22,5 атм., а у нижних бутонов и бобиков – только 12,7 – 14,7 атм.. Это указывало на низкий шанс получить хороший урожай семян люцерны при сильном вегетативном израстании травостоя. Отсюда возникла гипотеза необходимости торможения вегетативного роста растений на семенных участках. А исследователями [12] был разработан и предложен оригинальный метод оценки семенной продуктивности люцерны по градиенту сосущей силы в системе корень-соцветие.

Проанализировав большое количество работ по вопросам опыления-оплодотворения, В.А. Яценко [29] показал, что завязываемость при самоопылении у различных форм люцерны варьирует в широком диапазоне – от 1,5 до 94,0% (от числа самоопылённых цветков), а число семян на 100 цветков колеблется от 4 до 311, а на один бобик – от 0,44 до 3,53. К таким же выводам пришли на основе собственных исследований И. Ткаченко, В. Помогайбо [9], T. Busbice et al. [30], W.K. Davis, N.W. Oppel [31], R. Steuckardt, I. Dietrich [32], C. Wilsie [33]. Была установлена тесная корреляция между самоопылением и перекрёстным опылением по завязываемости бобов (+ 0,97) и по числу семян в бобе (+ 0,96) [31,33].

По данным М. Ausock, C. Wilsie [34], самоопыляемость у люцерны носит наследственный характер. И хотя самосовместимость представляется сугубо генетическим свойством [35,36,37,38], этому процессу препятствует целая система частичной самонесовместимости, которая мешает росту пыльцевых трубок на тканях самоопыляемого пестика. Кроме того, самоопыляемость обусловлена рецессивными генами, которые препятствуют развитию гомозиготы при автогамии. У самосовместимых растений обнаружено три уровня торможения процесса оплодотворения: ингибирование прорастающей пыльцы на рыльце пестика, торможение роста пыльцевых трубок в тканях столбика и несовместимость на уровне семяпочки [37]. Способность к завязыванию семян при инцухте у люцерны варьирует от полной самонесовместимости до высокой самосовместимости. У растений с высокой самофертильностью депрессия при инцухте не наблюдается и среднее число семян в бобе в  $I_1 - I_3$  колеблется в пределах 3,06 – 3,44 штук [39].

Можно сказать, что результаты вышеназванных исследований заложили теоретическую основу селекции люцерны на повышение семенной продуктивности. Они дали ученым уверенность в том, что можно проводить отборы растений с высокой самосовместимостью в надежде повысить урожай семян. В частности, Р. Melton [40] своими работами показал, что одновременно можно решить и другую важную проблему в селекции трав – совместить в одном генотипе высокую вегетативную и семенную продуктивность. Позднее это до некоторой степени удалось продемонстрировать на практике в процессе создания новых сортов люцерны [11,41,42].

Однако острота вопроса получения семян энтомофилов постоянно вынуждала учёных возвращаться к подобным исследованиям. И более того – она поставила на повестку дня проблему, которая раньше казалась теоретической: не лучше ли перевести энтомофильные растения на самоопыление, как более приемлемую форму размножения в нынешней экологической обстановке? Тем более что эту идею убедительно подтверждало наличие огромного количества самоопыляющихся сельскохозяйственных культур, которые успешно служат нуждам человека. Ограничения в перекомбинации генов у них компенсируются за счёт мутационных процессов [43].

Многие исследователи в своих работах приводили убедительные доказательства того, что самоопыление у высших растений – результат деградации генетических систем, контролирующих перекрёстное опыление [44,45,46,47]. Именно поэтому G. Stebbins [43] и H. Whitehouse [48] считали, что гены, контролирующие свойство самонесовместимости, наиболее древние в растительном мире. Известно, что в отделе Покрытосеменных внутри одного рода встречаются разные виды: и самоопыляющиеся, и перекрёстноопыляющиеся. Так, среди представителей рода *Medicago L.* есть 40 видов самоопылителей [49]. Имеются многочисленные данные, подтверждающие возможность перевода растений с одной системы размножения на другую [49,50,51,52,53,54,55,56,57]. Оказалось, что процесс перехода от самонесовместимости к автогамии у разных видов растений является обратимым [58]. Изменение лимитирующих факторов среды, особенно температуры и влажности воздуха, ведёт к однонаправленным изменениям этого процесса.

Особое внимание изучению вопросов самоопыления люцерны было уделено в исследованиях, проведенных в разные годы под руководством профессора В.К. Шумного [50,54,55,59,60,61,62,63]. Эти работы подтвердили, что сортовые популяции люцерны по степени проявления самоопыляемости можно разделить на несколько групп. Наиболее ценными в селекционном отношении являются полностью самофертильные или самостерильные формы. В проведенных опытах количество самофертильных растений от числа самоопылённых составляло 14-18 % в зависимости от сорта. Около половины из них были частично фертильны, с уровнем завязываемости от 5 до 30 % цветков. Полностью самофертильных растений встречалось очень мало – всего 1,3 – 5,0 %. Было установлено, что по мере повышения самофертильности при инцухте возрастала фертильность при свободном опылении. Однако коэффициент корреляции ( $r$ ) между ними был низкий – порядка 0,16 – 0,37, что указывало на слабую эффективность возможных отборов таких форм [54,59,63]. Инцухт в сочетании с отбором на высокую самофертильность авторы использовали как средство выделения автотриппингующих растений.

Оказалось, что несовместимость у люцерны – весьма сложный и многоэтапный процесс, который осуществляется от момента прорастания пыльцы до формирования семян. Это свидетельствует о его полигенном контроле. Поэтому на первом этапе изучения несовместимости авторы [60] ставили задачу оценить исходный материал по признаку самофертильности, и, имея в виду его селекционную ценность, провести глубокий инцухт для вскрытия мутационного резерва популяций. На втором этапе они провели отбор форм с высоким процентом автотриппинга при высоком уровне самофертильности растений. В результате многолетних исследований было показано, что завязываемость бобиков при самоопылении составляла в среднем 60,2 %. В каждом из пяти поколений ( $I_1$  –  $I_5$ ) выделялись самофертильные и самостерильные растения. Количество са-

мофертильных растений в поколениях инцухта колебалось от 10,2 до 13,2, а самостерильных – от 20,2 до 23,3 %. Способность формировать бобы без механического триппинга (т.е. без проминания цветков) наблюдалась у 76,2 % растений, но при очень сильном варьировании – от 0,1 до 50,0 % на отдельных растениях (при средней завязываемости 6,2 % бобов от числа изолированных цветков). Эти данные подтверждали и уточняли результаты, полученные ранее другими исследователями.

У растений люцерны В.К. Шумный и его коллеги предложили различать два типа завязываемости бобиков под изоляторами при отсутствии механического триппинга: а) оплодотворение после самораскрывания цветков, т.е. в результате автотриппинга; б) оплодотворение в закрытом цветке, т.е. без автотриппинга. В обоих случаях наблюдался небольшой процент завязываемости бобов в каждом из поколений  $I_1 - I_5$  (около 10 %). При этом отмечалась тенденция к увеличению числа растений (от 1,9 % в  $I_1$  до 10,7 % в  $I_5$ ), завязавших бобы под изоляторами в закрытом цветке без автотриппинга. Обнаружение таких растений в популяции представляло особый интерес не только для селекции, но и для производства, ибо открывало возможность получения семян без вмешательства опылителей. Однако большая часть растений под изоляторами не имела завязи – в  $I_1$  их было 57,6, в  $I_2$  – 56,4, в  $I_3$  – 58,0, в  $I_4$  – 31,5, в  $I_5$  – 32,1, а в исходной популяции – 23,8 %.

Таким образом, был выявлен целый ряд важных моментов в биологии люцерны. В частности, в трёх первых поколениях инцухта ( $I_1 - I_3$ ) не было обнаружено растений, у которых самораскрывались бы все цветки, в  $I_4$  их было 6,3 %, а в  $I_5$  – уже 42 %. И наоборот, резко снижалось количество растений, которые бы совсем не самораскрывали цветки с 31,8 % в первом, до 6,3 % в четвертом и 0 % в пятом поколении инцухта. Оказалось, что автотриппинг проявляют как самофертильные, так и самостерильные растения. Но выделение форм с автотриппингом в процессе инцухта возможно только на основе самофертильных генотипов, поскольку пчёлы не посещают уже раскрытый цветок и он обречён на бесплодие, если будет «ждать» чужую пыльцу.

Большим достижением явилось также осознание этими исследователями факта, что если самораскрывающиеся формы выщепляются на основе автогамии, то можно ожидать совмещения признаков перекрёстного и самоопыления в одной и той же популяции. Если же автотриппингующие растения выделяются у самонесовместимых форм, то появляется реальная перспектива совмещения насекомоопыления и ветроопыления у люцерны. Однако возможное ветроопыление люцерны наталкивается на большие трудности, связанные со слабой летучестью пыльцы, её крупностью и липкостью. Всё это требует соответствующей длительной селекционной проработки материала.

В результате многолетней работы была выделена форма люцерны, у которой рост пыльцевых трубок и самооплодотворение осуществлялось внутри закрытого цветка [63]. На основе этого можно построить модель перехода культурной люцерны на типичное самоопыление, которое станет надёжным только при сочетании всех необходимых звеньев: системы несовместимости, способа опыления и структурных особенностей цветка.

Проведенный авторами [61,62] длительный инцухт (до  $I_{12}$ ) снизил генетическое разнообразие популяций и привел к гомозиготизации с ослаблением действия генов самонесовместимости. Однако даже в  $I_{12}$  не наблюдалась стабильность в проявлении автогамии. Глубокий инцухт (до  $I_{20}$ ) вызывал резкое повышение числа растений с нарушениями в фотосинтетическом аппарате и многими изменениями морфологических признаков.

В этом же направлении практически одновременно работали группы многих селекционеров-практиков: И.К. Ткаченко [11,19], Н.М. Терещенко [42,64], А.Ф. Бобер [65,66], А.И. Иванова, Н.И. Дзюбенко [67], К. Lesins [49] и др.

Все эти исследования убедительно показали, что инцухт является хорошим средством, дифференцирующим популяции по различным показателям, особенно при выделении автотриппингующих и самоопыляющихся растений. Было установлено, что, начиная с  $I_4 - I_5$ , можно проводить отбор от полностью стерильных до высокофертильных

форм. Среди них будут встречаться растения, способные завязывать бобики с семенами произвольно и в условиях изоляции, без допуска насекомых-опылителей, всегда обеспечивающих получение семян [62]. Такие формы при свободном переопылении в естественных условиях сохраняют свои свойства автотриппинга и самоопыления. Именно они могут служить исходным материалом для селекции растений с повышенной семенной продуктивностью.

Однако, не смотря на имеющийся в научном арсенале большой фактический материал и теоретические наработки, идея автогамии до сих пор разделяется и поддерживается не всеми исследователями. И это несмотря на то, что канадский профессор К. Lesins [49] опубликовал в журнале «Agrologist» сообщение о создании самоопыляемой линии люцерны (номер 201 – Ellerslie 1). К огромному сожалению, эта перспективная работа не получила впоследствии должного развития.

Как мы указывали в начале обзора, в эти же годы развивалось иное направление в решении семенной проблемы люцерны – приручение и разведение диких опылителей, подготовка домашних пчёл для работы на семенниках. По-видимому, более скоростная, менее затратная и сложная идея пчелоопыления оказалась более привлекательной для многих исследователей. Наверное, поэтому американские специалисты считают наиболее важными факторами при производстве семян люцерны защиту семенных участков от вредителей, наличие опылителей и своевременное орошение. Сорт как элемент семенной продуктивности рассматривается ими в самом конце перечня определяющих её факторов. Проведенный же анализ собственных и литературных данных убеждает нас как раз в обратном. Сорт со слабой репродуктивной способностью зачастую перечёркивает все старания хозяина, направленные на получение высокого урожая семян. И без создания современных сортов люцерны, обладающих способностью к самоопылению, вряд ли удастся решить задачи, стоящие в настоящее время перед сельхозпроизводителями.

Наша исследовательская группа, занимающаяся селекцией люцерны, видит возможный путь для решения семенной проблемы этой культуры в создании самофертильных линий, которые имели бы высокую семенную фертильность, и в то же время цветки, сохраняющие аллогамный тип опыления. То есть в течение определенного периода они могли не раскрываться и только после недельного своего жизненного цикла в результате самораскрывания или самооплодотворения в нераскрытом состоянии образовывать бобы. Такая популяция выгодно использовала бы все возможности аллогамии с помощью насекомых (при их наличии), а при их отсутствии ее семенная продуктивность поддерживалась бы за счет высокой фертильности при самоопылении. Чередование аллогамии с частичным инцухтом позволило бы сохранить в течение большого числа поколений основные селекционируемые признаки сорта – урожай кормовой массы и семян, устойчивость к болезням и вредителям, интенсивность отрастания и др. [51,62]. Именно в комплексной системе рекуррентной селекции, осуществляемой нами, находят наиболее благоприятные возможности для реализации разнообразные идеи получения самоопыляемой люцерны и других перекрестников.

#### Список литературы

1. Гребенников В.С. Наглядно об экологии опыления // Пчеловодство. –1983. – № 9. – С. 16 - 17.
2. Зинченко Б.С., Дробец П.Т. Многолетние бобовые травы. – Киев: Урожай, 1985. – С. 5 – 49.
3. Малышев С.И. Дикие опылители на службе человека. – М.-Л.: Наука, 1963. – 79 с.
4. Мариковская Т.П. Пчелиные – опылители сельскохозяйственных культур. – Алма-Ата: Кайнар, 1982. – 112 с.

5. Мариковская Т.П., Щербакова Т.И. Дикие пчелы в искусственных гнездах // Пчеловодство. – 1983. - № 3. – С. 28.
6. Песенко Ю.А. Люцерновая пчела-листорез и её развитие для опыления люцерны. – Л.: Наука, 1982. – 136 с.
7. Рохман А.Н. Вопросы доместикации пчелиных // Пчеловодство. – 1983. - № 7. – С. 31 – 32.
8. Ткаченко И.К. Выведение высокоурожайных, устойчивых к вредителям и болезням с высокой семенной продуктивностью сортов люцерны. – Т. 1. – Тема 7. – Раздел 1. – Годовой отчет научно исследовательской работы Полтавской опытной станции. – Руководитель И.К. Ткаченко. Проблема 0203. – Полтава, 1972. – С. 273 – 285.
9. Ткаченко И.К., Помогайбо В.М. Природне самозапилення люцерни // Вісник с.-г. науки. – 1975. - № 10. – С. 100 – 101.
10. Ткаченко И.К. Шляхи поліпшення насінної продуктивності люцерни // Вісник с.-г. науки. – 1976. - № 10. – С. 40 – 42.
11. Селекция и семеноводство люцерны и других трав / Ткаченко И.К., Сурков Н.А., Чернявских В.И., Ионов К.А., Думачева Е.В. – Белгород: Крестьянское дело, 2005. – 392 с.
12. Физиология плодообразования люцерны / Волюнец А.П., Прохорчик Р.А., Пшеничная Л.А. – Минск: Наука и техника, 1989. -246 с.
13. Шедивый И. Некоторые особенности семеноводства люцерны в ЧССР // Межд. с.-х. журнал. – 1972. - № 1. – С. 64 – 67.
14. Елиновска А., Рене Б. Влияние экологических факторов на жизнеспособность пыльцы люцерны // Биология. – 1973. - № 11. – С. 55.
15. Орел Л.И., Огородников В.Ф., Семенова Е.В. Влияние эмбриологических особенностей люцерны, клевера и бобов на их семенную продуктивность // Генетические методы селекции кормовых трав. – Вильнюс, 1987. – С. 34 – 35.
16. Пестова Т.М. Цитоэмбриологические особенности люцерны синегибридной // Цитология и генетика. – 1982. - № 3. – С. 26 – 30.
17. Пестова Т.М. О некоторых особенностях прорастания старовозрастной пыльцы люцерны // V Съезд генетиков и селекционеров Украины. – Киев, 1986. – Ч. 1. – С. 141.
18. Ткаченко И.К. Селекция люцерны на повышение семенной продуктивности // Селекция и семеноводство кормовых культур. – М., 1981. – Вып. 25. – С. 193 – 196.
19. Ткаченко И.К., Головин В.П., Кальченко Н.М., Ильина М.Г. Особенности цветения, плодообразования и изменение фертильности пыльцы у разных форм люцерны // Генет.-физиол. природа опыления у растений. – Киев: Наук. Думка, 1978. – С. 154 – 156.
20. Dwyer R., Allman S. Further observation on pollination and seed setting in Lucerne // Agr. Gazette of New South Wales. – 1932. – N 43. – P. 79. Копержинский В.В. Биология цветения и образования семян и питания генеративных органов люцерны. Автореф. дис... доктора с.-х. наук (ВИК). – Москва, 1956. – 37 с.
21. Knowles R.P. The role of insects, weather conditions and plant character in seed setting of alfalfa // Sci. Agr. – 1943. – N 24. – P. 29 – 50.
22. Lesins K. Investigation into seed setting of Lucerne at Ultuna, Sweden 1945 – 1949 // Ann. Rov. Agr. Coll. Sweden. – 1950. – N 17. – P. 441.
23. Копержинский В.В. Биология цветения и образования семян и питания генеративных органов люцерны. Автореф. дис... канд. с.-х. наук. – Балашиха, 1948. – 14 с.
24. Tysdal H.M. Is tripping necessary for seed setting in alfalfa // J. Am. Soc. Agron. – 1940. – 32, N 8. – P. 570 – 585.
25. Busbice T.H., Wilsie C.P. Heritable of tripping in alfalfa and its possible relation to seed setting // Crop. Sci. – 1966. – 6, N 5. – P. 377 – 378.

26. Tellhelm E. Untersuchungen über die Ertragsleistung und Qualitätseigenschaften von Luzernesorten // *Theoret. Appl. Genet.* – 1980. – 38, N 5. – S. 204 – 212.
27. Алманиязов А.А. Стерильность у люцерны // *Селекция и семеноводство многолетних трав.* – Ташкент: Госиздат, 1948. – С. 73 – 75.
28. Цебрят Я. Цитоэмбриологические исследования причин низкой плодовитости гибридной люцерны // *Р.ж. «Биология».* – 1973. – № 11. – С. 55.
29. Яценко В.А. Изучение самосовместимости у люцерны посевной // *Сб. тр. аспирантов и молодых научн. сотр. ВИР – Л.,* 1970. – Вып. 16. – С. 71 – 82.
30. Busbice T.H. et al. Evaluation of the effectiveness of polycross and self-progeny test in increasing the yield of alfalfa synthetic varieties // *Crop. Sci.* – 1974. – 14, N 1. – P. 8 – 11.
31. Davis W.K., Oppel N.W. Male sterility – a step toward hybrid alfalfa // *Crop. Sci.* – 1966. – N 18. – P. 4 – 19.
32. Steuckardt R., Dietrich I. Die Bedeutung der Selbstfertilität für den Samenertrag und die Zuchtung der Luzerne, sowie der Einfluss der insuchtdepression auf die Ermittlung der Kombinationseignung in Nachkommenschaftsprüfungen // *Z. Fr. Pflanz.* – 1968. – 60, N 2. – S. 175 – 192.
33. Wilsie C.P., Skory J. Self-fertility of erect and pasture tube alfalfa clones as related to the vigour and fertility of their inbred and autecrossed progenies // *J. Amer. Soc. Agr.* – 1946. – N 40. – P. 788 – 794.
34. Aycock M.K., Wilsie C.P. Inbreeding *M. sativa* L. by submitting. 2. Agronomic traits // *Crop. Sci.* – 1968. – 8, N 4. – P. 481 – 485.
35. Синская Е.Н. Люцерна – *Medicago sativa* L. // *Культурная флора СССР.* – М.-Л.: Сельхозгиз, 1950. – Т. 13. – 570 с.
36. Чекалин Н.М. Реакция на самоопыление некоторых сортообразцов люцерны из мировой коллекции // *Селекция и семеноводство.* – 1971. – Вып. 17. – С. 129 – 134.
37. Cooper D.C., Brink R.A. Partial self-incompatibility and the Collapse of fertile ovules as factors affecting seed formation in alfalfa // *J. Agric. Res.* – 1940. – N 40. – P. 34 – 43.
38. Wilsie C.P. Self-fertility and forage yield of alfalfa selection and their progeny // *Agron. J.* – 1951. – N 43. – P. 555 – 560.
39. Sinska J. Vplyv insuchtú a selekcie na fertilitu Lucerny // *Vedescke prace vycukumnehe ustavu rastlinnes vyroby v piestanoch.* – Krmoviny, 1979. – N 16. – S. 40 – 51.
40. Melton B. Comparative seed and forage yield in crosses of selected alfalfa clones as compared to polycross progeny // *Crop. Sci.* – 1969. – N 7. – P. 253 – 255.
41. Бобер А.Ф. Исследования по разработке методики селекции синтетических сортов люцерны с частичной автогамией // *Генетико-селекционные аспекты систем размножения энтомофильных видов растений. Матер. совещания.* – Душанбе, 1987. – С. 118 – 125.
42. Терещенко Н.М., Лутонина М.Н. Новый сорт люцерны Радуга // *Научно-техн. бюл. ВСГИ.* – Одесса, 1981. – Вып. 2/40. – С. 28 - 33.
43. Stebbins G.L. Self-fertilisation and population variability in their-higher plants // *Amer. Naturalist.* – 1957. – N 41. – P. 337.
44. Baker H.G. The evolution functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. 1. The Plumbagina-ceae // *Evolution.* – 1966. – N 20. – P. 349.
45. Growe L.K. The evolution of autbreeding in plants. 1. The Angiosperms // *Heredity.* – 1964. – N 19. – P 435.
46. Lewis D. Genetics and plant breeding // *Brookhawn Sym. Biol.* – 1956. – N 9. – P. 89.
47. Lewis D., Crowe L.K. Unilateral in compatibility in flowering plants // *Heredity.* – 1958. – N 12. – P. 233.

48. Whitehouse H.L.K. Multiple allomorph incompatibility of pollen and style in the evolution of the angiosperms // *Ann. Bot. N.S.* 1950. N 14.
49. Lesins K. Self-pollinating alfalfa Allerslie 1 // *Agrologist.* – 1977. – 6, N 2. – P. 26.
50. Квасова Э.В., Шумный В.К. Полиморфизм популяции люцерны по признаку систем размножения // *Известия Сибир. отд. АН СССР. Серия биол. наук.* – 1983. - № 15/3. – С. 94 – 100.
51. Коваленко В.И., Ибрагимова С.С., Шумный В.К., Лаптева П.С., Лаптев А.В. Триппинг и эволюция систем размножения видов рода *Medicago* L. // *Сельскохозяйств. биология.* – 1987. - № 8. – С. 35 – 40.
52. Малецкий С.И. О происхождении гаметофитных генов у самосовместимых видов растений // *Генетика.* – 1969. – Т. 5. - № 1. – С. 159 – 167.
53. Суриков И.М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений // *Успехи современной генетики.* – 1972. – Вып. 4. – С. 38 – 42.
54. Шумный В.К., Квасова Э.В., Коваленко В.И. Полиморфизм по способам размножения в популяциях самонесовместимых видов растений // *Итоги научных работ.* – Новосибирск, 1973. – С. 38 – 43.
55. Шумный В.К., Коваленко В.И., Квасова Э.В., Колосова Л.Д. Некоторые генетические и селекционные аспекты систем размножения у растений // *Генетика.* – 1978. – Т. 12, № 1. – С. 150 – 151.
56. Яценко Н.Н. Схема систем размножения и эффективность репродуктивной функции у некоторых многолетних цветочных растений // *III Съезд ВОГиС.* – Л., 1977. – Ч. 1. – С. 617 – 618.
57. Ока Н.Д., Morishima H. Variations in the breeding systems of a wild vice *Oriza peruviana* // *Evolution.* – 21, N 2. – P. 249 – 258.
58. Пшеницин Л.А. Анализ перехода самонесовместимости к самосовместимости и обратно под влиянием условий среды у растений // *IV съезд ВОГиС.* – Кишинев, 1982. – С. 124 – 125.
59. Квасова Э.В., Шумный В.К., Невеженко Г.И. Структура популяций люцерны по признаку самофертильности // *Сельскохозяйств. биология.* – 1971. – Т.6. – Вып. 4. – С. 65 – 69.
60. Квасова Э.В., Шумный В.К. Цито-эмбриологические исследования механизма несовместимости у люцерны // *Вопросы теоретической и практической генетики.* – Новосибирск, 1974. – С. 37 – 47.
61. Квасова Э.В., Шумный В.К. Инбридинг у люцерны // *Известия Сибир. отд. АН СССР. Серия биол. наук.* – 1981. - № 15. – С. 28 – 34.
62. Квасова Э.В., Шумный В.К. Перспективы использования автогамии в селекции люцерны на повышенную семенную продуктивность // *Генет. методы в селекции кормовых трав.* – Вильнюс, 1987. – С. 15 – 16.
63. Терещенко Н.М. Автотриппинг и самофертильность в селекции люцерны // *Репродуктивный процесс и урожайность полевых культур.* – Одесса, 1981. – С. 67 – 70.
64. Шумный В.К., Квасова Э.В. Изменение самофертильности клонов люцерны в разных условиях выращивания // *Известия Сибир. отделения АН СССР.* – 1971. - № 10. – 1971. - № 10. – С. 60 – 63.
65. Бобер А.Ф., Мирюта О.К., Башкирова Н.В. Методы и результаты работы по созданию автогамной люцерны // *Индустриальная технология выращивания высоких урожаев кормовых культур.* – Киев, 1983. – С. 113 – 115.
66. Бобер А.Ф., Башкирова Н.В. К вопросу о генетической природе самосовместимости люцерны // *Сб. научн. тр. по прикл. бот., генетике и селекции ВИР.* – Ленинград, 1986. – С. 11 – 15.
67. Иванов А.И., Дзюбенко Н.И. Селекционно-генетическое использование самофертильности и автотриппинга в селекции на повышенную семенную продуктивность // *Сб. научн. тр. по прикл. бот., ген. и селек. ВИР* – 1983. – Вып. 80 – С. 64 – 74.



**PROBLEMS AND THE TASKS OF AUTOGAMY IN LUCERNE****Tkachenko I.K.<sup>1)</sup>, Dumacheva E.V.<sup>2)</sup>, Babenkov V.L.<sup>3)</sup>, Voronkina T.I.<sup>4)</sup>**

<sup>1), 2), 4)</sup> Belgorod State University, 85 Pobeda Str., Belgorod, 308015  
tkachenko@bsu.edu.ru; dumacheva@bsu.edu.ru;

<sup>3)</sup> Belgorod State Agricultural Academy, 309103 Belgorod, Maysky, Vavilova, 24.

Survey is dedicated to the most important general biological problem of reproductive development and obtaining of the seeds of lucerne and other entomophilous agricultural cultures. Primary attention is given to hypotheses and to approaches to the problem of self-fertilization of plants based on the example of lucerne. The possible methods of solution of this important theoretical and practical problem are indicated.

Key words:: selection, genetics, autogamy, perennial grasses, lucerne, the problem