

Зеленцов С. В. Стрессовые условия внешней среды как причина генетических рекомбинаций у цветковых растений на примере видов сои культурной *Glycine max* (L.) Merr., сои уссурийской *G. soja* Sieb. et Zucc. и льна обыкновенного *Linum usitatissimum* L. / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, Л. В. Цаценко, В. С. Зеленцов // Научный диалог. – 2014. – № 1 (25) : Естественные науки. – С. 14–29.

УДК 631.5/9:576+575[633.853.52+633.854.54

Стрессовые условия внешней среды как причина генетических рекомбинаций у цветковых растений на примере видов сои культурной *Glycine max* (L.) Merr., сои уссурийской *G. soja* Sieb. et Zucc. и льна обыкновенного *Linum usitatissimum* L.

С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко, Л. В. Цаценко,
В. С. Зеленцов

Представлены результаты исследования причин формирования первичного признакового полиморфизма, необходимого для включения механизма естественного отбора в рамках признанных в настоящее время теорий эволюции цветковых растений. Актуальность исследования определяется необходимостью выявления стрессовых факторов, вызывающих у цветковых растений генетически детерминированный рекомбиногенез, а также причин и условий, в которых выявленные механизмы расширения внутривидового полиморфизма наиболее интенсивны. В статье изложены результаты шестилетних исследований генетического рекомбиногенеза у представителей двух таксономически удалённых друг от друга семейств Бобовые (*Fabaceae* Lindl.) и Льновые (*Linaceae* DC ex Perleb.). Наличие сходных механизмов действия фотопериодического стресса на репродуктивные органы видов сои культурной, сои уссурийской и льна обыкновенного с формированием гомологичных аномалий в морфологии цветка, андроеца и пыльцы позволяет

предположить определённую универсальность выявленных закономерностей стрессозависимого рекомбиногенеза для цветковых растений. Выявлена возможность расширения признакового полиморфизма у культурных растений, которая, наряду с внутривидовой гибридизацией, искусственным мутагенезом и биотехнологическими манипуляциями с геномами, позволяет увеличивать внутривидовую изменчивость с целью последующего использования рекомбинантов с ценными признаками в практической селекции.

Ключевые слова: соя культурная; соя уссурийская; лён обыкновенный; средовой стресс; фотопериод; генетические рекомбинации; репродуктивные органы; тераты андроцея.

Введение. Принято считать, что наиболее весомый вклад в формообразовательный процесс у цветковых растений внесли мутации и аллополиплоидия [Симпсон, 1946; Baker, 1970; Грант, 1991; Sharma, 1994]. Однако при этом количество известных случаев искусственного ресинтеза аллополиплоидов крайне ограничено и в большинстве случаев сопряжено с необходимостью искусственной полиплоидизации межвидовых и межродовых гибридов F_1 для преодоления стерильности. Спонтанные мутации, вызванные известными физическими и химическими мутагенными факторами, как правило, существенно снижают жизнеспособность организмов из-за различных повреждений ДНК. В то же время в пределах подавляющего большинства таксонов цветковых растений различных уровней наблюдается широчайший полиморфизм признаков, что свидетельствует о существовании иных естественных механизмов генетической дивергенции – как новых признаков, так и новых таксонов [Жуковский, 1965, 1972; Грант, 1991; Зеленцов, 2010; Зеленцов и др., 2010].

Из существующих на сегодняшний день теорий эволюции формообразование у цветковых растений наиболее убедительно объясняют синтетическая (СТЭ) и квантовая или сальтационная (КТЭ) теории эволюции. При этом во всех случаях предполагается первичное образование и накопление генетически детерминированных и жизнеспособных мутантных форм [Шмальгаузен, 1946; Грант, 1991]. Нами также разработана теория полиплоидной рекомбинации генома цветковых растений (ТПР), описывающая причины и механизмы

формирования внутривидового признакового полиморфизма за счёт спонтанной полиплоидизации и структурной рекомбинации генома на полиплоидном уровне. В рамках ТПР причиной структурного рекомбиногенеза гомологичных хромосом у автополиплоидов является их мультивалентная конъюгация и асимметричный кроссинговер, вызывающие генетически детерминированные изменения за счёт делеций, дубликаций и инверсий участков гомологичных хромосом микро- и макрогамет. Последующий реверсивный возврат рекомбинированных полиплоидов на исходный уровень пloidности восстанавливает фертильность генетических рекомбинантов и увеличивает признаковый полиморфизм исходной популяции [Зеленцов, 2002, 2010; Зеленцов и др., 2010].

В рамках ТПР показано, что одним из вероятных естественных путей генетической эволюции на различных таксономических уровнях у высших растений могут быть рекомбинационные процессы, вызванные воздействием на гаметофит стрессовых условий внешней среды [Зеленцов, 2002, 2010; Зеленцов и др., 2010]. Это положение подтверждается целым рядом фактов. В частности, в высокогорных зонах на высотах 2250–3200 м отмечается увеличение частот неравных расхождений хромосом к полюсам в анафазе, нередко приводящее к анеупloidии. У многих видов растений в горных или пустынных условиях среды часто наблюдается двухядерность гамет, и, как следствие, увеличивается частота появления полиплоидных форм [Шмальгаузен, 1946; Соколовская и др., 1962; Zohary, 1970]. Образование автополиплоидных форм растений за счёт образования несокращённых (диплоидных) гамет в северных, пустынных или горных регионах, очевидно, связано с резкой сменой дневных и ночных температур, сухим воздухом и сильными морозами, или очень высокими температурами воздуха и почвы. Значительные перепады температур могут вызывать также и соматическую автополиплоидию [Шмальгаузен, 1946; Бреславец, 1963; Sharma, 1994]. В целом подобные рекомбинационные явления, возникающие в жёстких климатических условиях, могут служить основой формообразования в процессе эволюции горных растений

Косвенным подтверждением формообразующей роли стрессовых условий внешней среды является специфический характер географи-

ческого расположения очагов происхождения культурных растений [Вавилов, 1926; Жуковский, 1968; Зеленцов, 2007]. Эти очаги зачастую ограничены горными, пустынными или таёжными ландшафтами, климатические условия которых могли служить, с одной стороны естественными границами ареала, а с другой стороны – катализаторами формообразования. В связи с этим можно предположить, что произрастание культурных растений за пределами естественных очагов происхождения будет сопровождаться увеличением частоты спонтанных рекомбинационных процессов с последующим образованием широкого спектра форм растений с рекомбинированными признаками [Зеленцов, 2010; Зеленцов и др., 2010].

Безусловно, что не все образующиеся в стрессовых условиях рекомбинации у растений будут закрепляться в потомстве. Особенно это касается морфозов вегетативных частей – различных терат и модификаций побегов или листьев. Однако предполагается, что морфозы тканей репродуктивных органов могут быть индикатором повышенной вероятности генетических рекомбинаций непосредственно микро- и макрогамет, часть из которых вполне может послужить основой для образования в следующем поколении мутантных особей с генетически детерминированными рекомбинациями в геноме. В связи с этим целью настоящих исследований является выявление морфозов и терат у репродуктивных органов цветковых растений под влиянием стрессовых условий внешней среды.

Материал и методы. Исследования по изучению влияния стрессовых условий внешней среды проводили в 2006–2012 гг. во ВНИИ масличных культур им. В. С. Пустовойта (ВНИИМК), г. Краснодар, на нескольких сортах культурной сои (*Glycine max* (L.) Merrill) северного экотипа и на межеумочных (промежуточных между льном-долгунцом и льном-кудряшом) сортах масличного льна (*Linum usitatissimum* L.). Кроме этого, в некоторых экспериментах использовали дикорастущий вид сои – сою уссурийскую (*G. soya* Sieb. et Zucc.). Эколого-географические условия степной зоны Западного Предкавказья, куда территориально входит Краснодарский край и где расположен ВНИИМК, заметно отличаются от климатических условий центров происхождения культурной сои (Дальний Восток РФ и Северо-Западный Китай) и масличного льна (Центральная Азия) [Вавилов, 1926; Жуковский, 1968].

Выращивание сои и льна осуществляли по общепринятым методикам [Руководство ..., 1999; Возделывание льна ..., 2006]. С целью усиления давления среднего стресса на морфогенез растений использовали посеы сои и льна в поздние сроки (май – июнь), обеспечивающие развитие растений и закладку репродуктивных органов в неоптимальных температурных и фотопериодических условиях. Дополнительно использовали камеры искусственного климата, в которых формировали короткодневные экваториальные (12 ч) и длиннодневные северные (18 ч) фотопериодические условия. В фазы бутонизации и цветения отбирали бутоны и цветки на разных стадиях развития. Анализировали морфотипы цветков и их элементов, окрашивали ацетолакмоидом пыльники, в которых исследовали пыльцевые зёрна. В потомствах растений с выявленными морфозами репродуктивных органов исследовали стабильность митозов [Паушева, 1988; Мошненко и др., 2011].

Результаты и обсуждение. При оптимальных сроках посева (начало мая) в высокотемпературных и короткодневных фотопериодических условиях юга России (45° сев. широты) на растениях длиннодневных генотипов сои культурной северного экотипа (выведенных на 53–55° сев. широты) эпизодически обнаруживали частичную мультипликацию элементов цветка. Наиболее часто выявляли цветки с удвоенным количеством лепестков венчика типа «парус» (рис. 1–2а). При этом те же сорта сои в более высоких широтах ($\approx 50^\circ$) и в длиннодневных условиях камеры искусственного климата практически не формировали полумахровые цветки.

Другие длиннодневные сорта сои северного экотипа в аналогичных условиях, наоборот, характеризовались частичной или полной редукцией отдельных элементов цветка. Такие явления преимущественно отмечали при поздних (июнь-июль) сроках посева на фоне постепенно сокращающейся длины дня (рис. 2б). Как правило, полной или частичной редукции подвергались парные лепестки типа «лодочка», реже – лепестки типа «вёсла». В некоторых случаях одна из этих пар лепестков могла полностью элиминировать.

Визуальный анализ морфологического строения венчика цветка сои уссурийской *G. soya* позволил установить, что выявленная зависимость морфогенеза элементов венчика цветка у культурной сои *G. max* прослеживается и у этого вида сои (рис. 3).

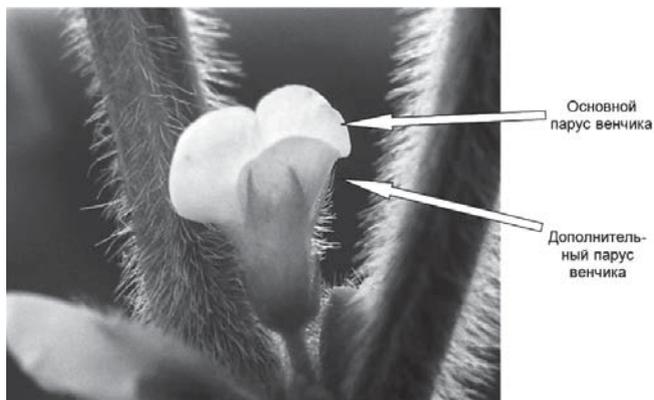


Рис. 1. Цветок сои с удвоенным парусом венчика цветка, Краснодар, 45° сев. широты, сорт Лира

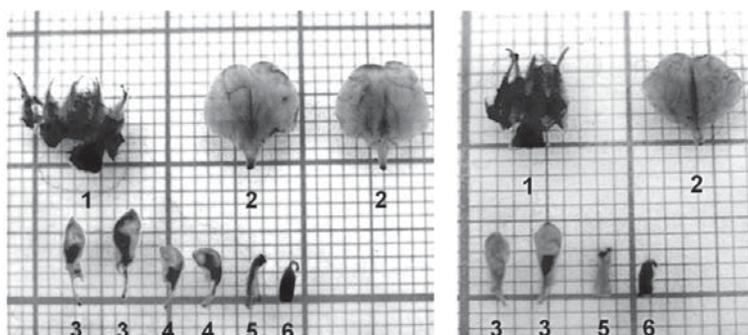


Рис. 2. Мультипликация лепестков паруса (а) и редукция лепестков лодочки (б) цветка у длиннодневного сорта сои Лира на фоне укороченных фотопериодов, Краснодар, июльский срок посева

(здесь и далее окраска элементов цветка ацетолакмидом)

1 – вскрытая сросшаяся чашечка; 2 – лепесток «парус»; 3 – лепестки «вёсла»; 4 – лепестки «лодочки»; 5 – тычиночная трубка; 6 – пестик

Так, цветки сои уссурийской, в естественных условиях произрастающей в окрестностях г. Благовещенска на широте 53°, при оптимальных, весенних сроках посева на широте 45° оказались склонны к частичной мультипликации лепестков (рис. 3а), а при поздних июньских и июльских сроках посева и формировании цветков на фоне 14–13-часовой длины дня в августе – к их редукции (рис. 3б).

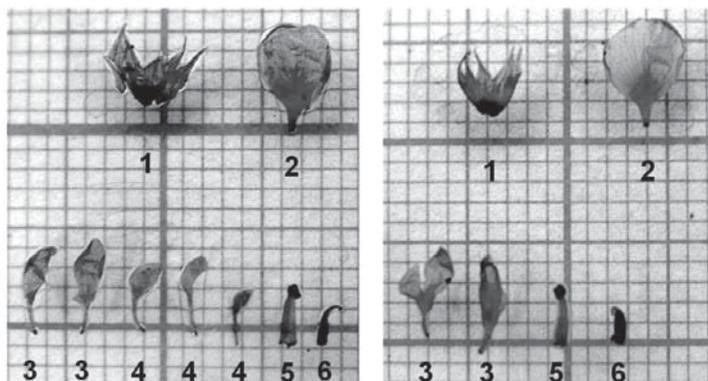


Рис. 3. Мультипликация (а) и редукция (б) лепестков лодочки в цветке уссурийской сои *G. soja* на фоне укороченных фотопериодов, Краснодар, дикорастущая соя уссурийская *G. soja*
 1 – вскрытая сросшаяся чашечка; 2 – лепесток «парус»; 3 – лепестки «вёсла»; 4 – лепестки «лодочки»; 5 – тычиночная трубка; 6 – пестик

Неоптимальные условия внешней среды также могут приводить к отклонениям в строении репродуктивных органов от видовой нормы. В частности, при летних сроках посева масличных форм льна обыкновенного у части растений изначально пятимерные цветки с видовой формулой цветка $S_5C_5A_5G_{(2)}$ частично редуцировались до четырёх чашелистиков, лепестков и тычинок, либо количество элементов всех или некоторых частей цветка льна увеличивалось до 6–7 (рис. 4).



Рис. 4. Мультипликация и редукция частей цветка масличного льна на фоне укороченных фотопериодов, Краснодар, сорт льна ВНИИМК 620
 а – 5-мерная видовая норма для цветка льна;
 б – рекомбинантный цветок, редуцированный до 4 лепестков и тычинок;
 в – полумахровый (7-лепестковый) рекомбинантный цветок

В целом наши наблюдения показали, что выращивание видов сои культурной и сои уссурийской, а также льна обыкновенного в условиях фотопериодов, заметно отличающихся от оптимальных для изучаемых сортов, провоцирует образование тератологических изменений в строении цветков в виде редукции или мультипликации всех или отдельных частей цветка, в частности лепестков венчика.

Анатомо-морфологические исследования цветков сортов сои показали, что формам сои северного экотипа, адаптированным к более высоким ($50\text{--}55^\circ$ широтам и длине дня $16,5\text{--}17,5$ ч, в условиях укороченных южных фотопериодов ($15,0\text{--}15,5$ ч) свойственно образование терат андроеца. Наиболее часто у таких сортов обнаруживали неразвитые стерильные или полустерильные микроспорангии (пыльники), сохраняющие типичные для вида 4 пыльцевых гнезда. Кроме этого, у части цветков сортов северного экотипа летних сроков посева на

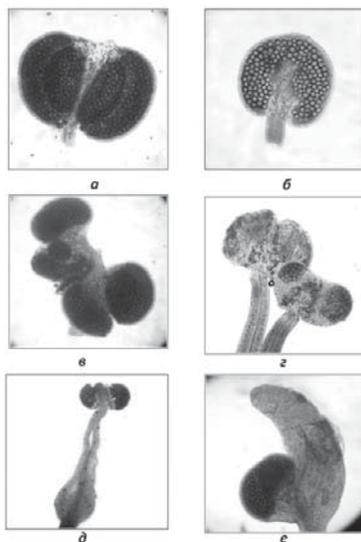


Рис. 5. Аномалии развития андроеца у культурной сои
a – типичный 4-гнездный пыльник (видовая норма); *б* – редукция гнезд пыльника до 1–2; *в* – мультипликация гнезд пыльника; *г* – раздвоение свободной (10-ой) тычиночной нити с образованием дополнительной (11-ой) тычинки;
д – утолщение и продольное расщепление тычиночной нити;
е – формирование дополнительного пыльцевого гнезда на боковой поверхности утолщённой тычиночной нити

фоне укороченных (12,5–13 ч) фотопериодов обнаруживали развитие терат андроцея иного типа – редукций, мультипликаций и метаморфизма элементов андроцея (рис. 5).

Аналогичное влияние неоптимальных (укороченных) фотопериодов на морфогенез андроцея отмечено и у дикорастущего вида сои. В частности, у исследуемого длиннодневного сортообразца сои уссурийской на широте 45° в цветках также обнаружены тераты пыльников редукционного и мультипликационного типов.

Морфологические изменения пыльников у льна под влиянием неоптимальных фотопериодов проявились, прежде всего, в снижении фертильности пыльцы, сегментарной стерильности отдельных гнёзд пыльников, а также в тератах тычиночных нитей (рис. 6).

В целом весь выявленный спектр морфологических аномалий тычиночных нитей и пыльников у двух видов сои и льна имеет рекомбинационную природу и свидетельствует о высокой чувствительности генеративной сферы этих видов растений к неоптимальным (укороченный фотопериод) условиям среды.

Палинологический анализ пыльцы у длиннодневных сортов сои культурной, высеянных в поздние летние сроки на фоне постоянно сокращающейся продолжительности дня, позволил обнаружить те-

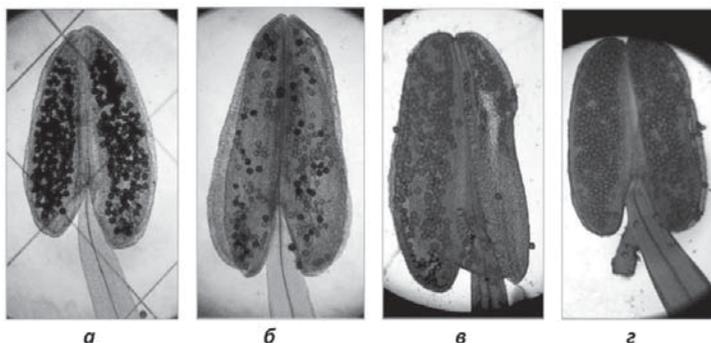


Рис. 6. Аномалии развития андроцея у льна обыкновенного.
а – нормально развитый при оптимальных фотопериодах пыльник с фертильной (тёмноокрашенной) пыльцой;
б–г – пыльники, сформировавшиеся при укороченных фотопериодах:
б – пыльник с частично стерильной (светлоокрашенной) пыльцой;
в – сегментарная терата гнёзд пыльника; *г* – терата тычиночной нити

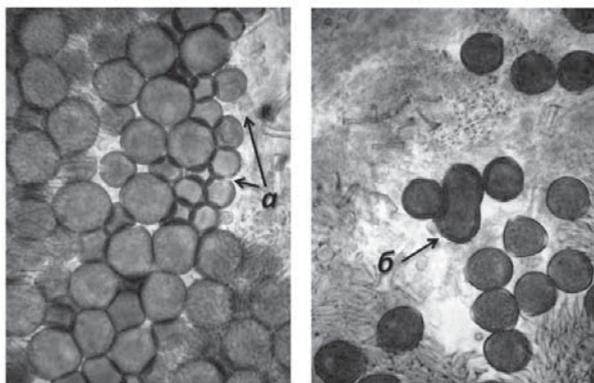


Рис. 7. Различные аномалии пыльцевых зёрен в пределах одного пыльника у сорта сои северного экотипа в условиях укороченных фотопериодов
а – аномально мелкие безапертурные пыльцевые зёрна; **б** – аномальное пыльцевое зерно, предположительно состоящее из двух слившихся микроспор

раты пыльцевых зёрен. Визуальный анализ морфологии пыльцы у сои показал, что в таких условиях среды в пыльниках формировалось большое количество аномальных пыльцевых зёрен, что указывает на модифицирующее влияние фотопериодического стресса и на микрогаметогенез (рис. 7).

В широтных условиях Краснодара в пыльниках цветков длиннодневных сортов сои северного экотипа, помимо типичных 3-апертурных пыльцевых зёрен диаметром 26–30 мкм, обнаруживали аномалии в виде двойных и тройных пыльцевых зёрен, аномально мелкие безапертурные, или аномально крупные, и даже гигантские пыльцевые зёрна размерами до 100–120 мкм с количеством апертур на их поверхности от 1 до 6.

На основе морфологических исследований пыльцы было выявлено несколько типов терат пыльцевых зёрен (рис. 8).

При палинологическом анализе пыльцы цветков льна, сформировавшихся в условиях неоптимальных фотопериодов при летних сроках посева, также обнаруживали аномалии в виде увеличенной апертурности пыльцевых зёрен и их стерильности (рис. 9).

Визуальный анализ топографии распределения пыльцы в пыльниках цветков сои и льна показал, что практически все типы аномалий

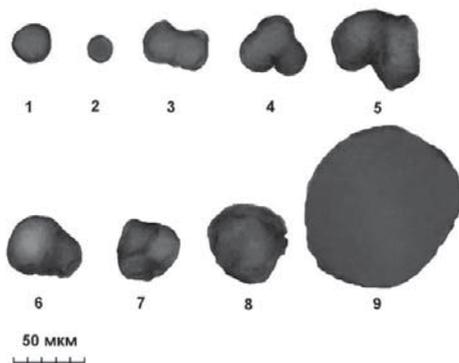


Рис. 8. Типы аномалий пыльцевых зёрен, формирующихся в цветках длиннодневных растений сои в условиях укороченных фотопериодов

- 1 – типичное гаплоидное пыльцевое зерно;
- 2 – anomalно малое пыльцевое зерно;
- 3–8 – anomalно крупные пыльцевые зёрна;
- 9 – гигантское пыльцевое зерно

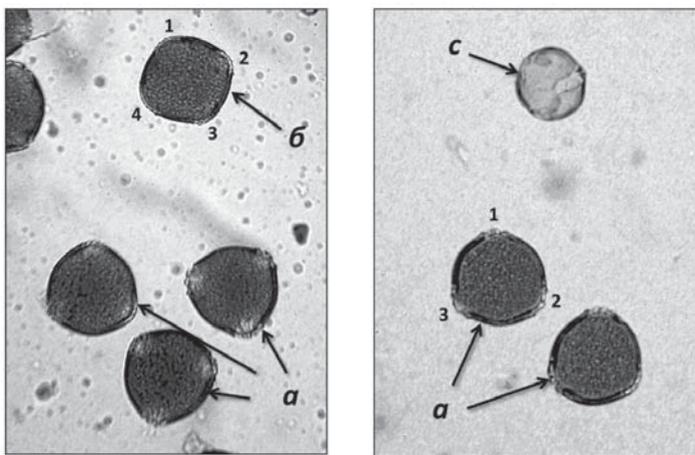


Рис. 9. Аномалии пыльцевых зёрен у льна обыкновенного, сформировавшиеся в условиях укороченных фотопериодов

- 1–3 и 1–4 – нумерация апертур в пыльцевом зерне
- a* – нормально развитые 3-апертурные пыльцевые зёрна;
- б* – anomalно 4-апертурное пыльцевое зерно;
- c* – anomalно стерильное пыльцевое зерно

локализовались во внутренних частях пыльцевых гнёзд, примыкающих к связнику (продолжению тычиночной нити внутри пыльника). При этом нормально развитые пыльцевые зёрна преимущественно формировались в периферийной части микроспорангиев.

В целом выращивание сои и льна на фоне излишне коротких для нормального микрогаметогенеза фотопериодов вызывает аномалии развития пыльцевых зёрен и, как следствие, является основной причиной повышенной стерильности растений.

Цитогенетический анализ потомств растений с выявленными аномалиями развития репродуктивных органов показал увеличенное в несколько раз количество нарушений митоза при делении клеток соматических тканей. Как правило, эти нарушения выражались в отставаниях отдельных хромосом в метафазе и анафазе митоза и образовании хроматидных мостов (рис. 10).

Аналогичные аномалии отмечали в митозе потомств льна с нарушениями морфогенеза репродуктивных органов. Во всех случаях причиной подобных аномалий являлось негативное влияние короткодневного стресса в период формирования репродуктивных органов. Вследствие выявленных нарушений микрогаметогенеза и вполне очевидных аналогичных аномалий при макрогаметогенезе в геномах сои и льна увеличивается вероятность появления генных мутаций в виде делеций, дубликаций и инверсий отдельных участков хромосом.

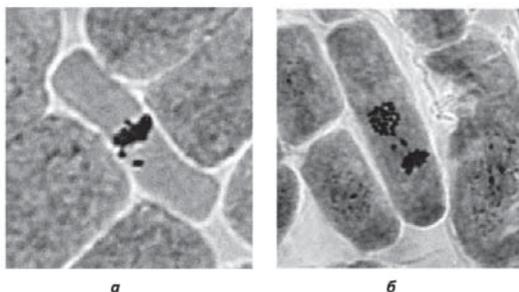


Рис. 10. Аномалии митоза в соматических тканях потомств растений сои с морфозами и тератами частей цветков и пыльцы
а – аномальная метафаза с отставаниями хромосом и хроматидными мостами;
б – аномальная асинхронная анафаза с отставаниями отдельных хромосом

Хромосомы с генными мутациями, особенно в зонах, прилегающих к центромерам, хуже воспринимают биохимические команды полюсов митотического или мейотического веретена при очередном делении клетки, что визуальнo выражается в обособлении таких хромосом на метафазных и анафазных пластинках (рис. 10). В ряде случаев такие мутации не позволяют сохранить полную гомологичность хромосом при их дубликации в митозе. При их расхождении к полюсам веретена на стадии анафазы нередко возникает неполное разделение материнской и дочерней хромосом и происходит образование хорошо различимых хроматидных мостов между ними. В большинстве подобных случаев разделившиеся дочерние клетки получают отличающиеся от материнской клетки геномы. Аномалии деления клеток при формировании микро- и макрогамет закономерно приведут к появлению генетически рекомбинированных особей.

Таким образом, в результате вызванных средовым стрессом аномалий развития репродуктивной сферы растений в промышленных посевах сои и льна ежегодно образуется часть фертильных особей с генетически детерминированными фенотипическими и физиологическими отличиями от исходных форм. Наши предыдущие исследования показали, что их количество, как правило, незначительно, зависит от сложившихся условий среды в период формирования репродуктивных органов и не превышает долей процента. Тем не менее ежегодное образование генетических рекомбинантов постепенно приводит к их постепенному накоплению в исходной популяции [Мошненко и др., 2011].

Современные технологии поддерживающего семеноводства сортов сельскохозяйственных культур предусматривают регулярные сортовые прочистки, при которых все фенотипически отличающиеся формы растений удаляются из посева. Таким способом обеспечивается поддержание генетической и сортовой чистоты посевов. Тем не менее стрессовые условия внешней среды остаются одной из причин генетических рекомбинаций растений. Поэтому отсутствие регулярных мероприятий по поддержанию сортовой чистоты у культурных растений вполне может приводить к накоплению рекомбинантных форм и способствовать расширению внутривидового полиморфизма по целому ряду признаков. С другой стороны, средозависимый

рекомбиногенез геномов культурных растений предоставляет дополнительную возможность для отборов рекомбинантных форм с полезными признаками и включения их в селекционный процесс. Вполне очевидно, что в естественных фитоценозах при формировании репродуктивных органов в стрессовых условиях накопление генетического полиморфизма дикорастущих видов растений должно происходить непрерывно.

Выводы. Проведённые на сое культурной и дикорастущей сое усурийской, а также на льне обыкновенном исследования свидетельствуют о рекомбиногенном влиянии средовых стрессов на репродуктивную сферу растений.

В результате воздействия неоптимальных фотопериодов в фазы формирования репродуктивных органов обнаружены аномалии развития частей цветков у сои и льна в виде редукций и мультипликаций их частей, а также тератологические изменения андроеца и пыльцевых зёрен.

Выявленные рекомбинации репродуктивной сферы растений могут являться индикатором развития хромосомных аномалий, часть из которых может привести к спонтанному появлению в потомстве генетически рекомбинированных особей.

Вызванное средовыми стрессами появление в популяциях сои и льна фертильных форм с генетически детерминированными рекомбинациями может быть одним из эволюционных факторов естественного накопления внутривидового полиморфизма.

Литература

1. *Бреславец Л. П.* Полиплоидия в природе и опыте / Л. П. Бреславец. – Москва : АН СССР, 1963. – 364 с.
2. *Вавилов Н. И.* Центры происхождения культурных растений / Н. И. Вавилов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – Ленинград, 1926. – Т. XVI. – № 2. – С. 248.
3. *Возделывание льна масличного* / С. Л. Горлов [и др.] – Краснодар : [Б. и.], 2006. – 19 с.
4. *Грант В.* Эволюционный процесс : критический обзор эволюционной теории / В. Грант. – Москва : Мир, 1991. – 488 с.
5. *Жуковский П. М.* Новые очаги происхождения и генцентры культурных растений и узкоэндемичные микроцентры родственных видов

/ П. М. Жуковский. – Ботанический журнал, 1968. – Том 53. – № 4. – С. 430–460.

6. Жуковский П. М. Пути эволюции культурных растений на основе генетических и ботанических закономерностей / П. М. Жуковский // Генетика. – 1965. – № 1. – С. 41–49.

7. Жуковский П. М. Эволюционные аспекты полиплоидии растений / П. М. Жуковский // Полиплоидия и селекция ; Науч. совет по проблемам генетики и селекции АН СССР [и др. ; редкол.: Н. В. Турбин (отв. ред.) и др.] / Науч. совет по проблемам генетики и селекции АН СССР. – Минск : Наука и техника. – 1972. – С. 9–18.

8. Зеленцов С. В. Использование полиплоидной рекомбинации генома в увеличении полиморфизма у сои / С. В. Зеленцов // Доклады РАСХН. – 2002. – № 3. – С. 3–5.

9. Зеленцов С. В. Развитие учения о центрах формообразования культурных растений на примере сои *Glycine max* (L.) Merrill / С. В. Зеленцов // Масличные Культуры. – 2007. – Вып. 2 (137). – С. 68–77.

10. Зеленцов С. В. Спонтанная полиплоидная рекомбинация генома культурной сои *Glycine max* (L.) Merrill как пример формообразовательных процессов в эволюции цветковых растений / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко // Эволюция жизни на Земле : материалы IV международного симпозиума, 10–12 ноября 2010 г. / [редкол. : В. М. Подобина (отв. ред.) и др.]. – Томск : ТМЛ-Пресс, 2010. – С. 139–141.

11. Зеленцов С. В. Эволюционная роль полиплоидной рекомбинации генома цветковых растений / С. В. Зеленцов // Эволюция жизни на Земле : материалы IV международного симпозиума, 10–12 ноября 2010 г. / [редкол. : В. М. Подобина (отв. ред.) и др.]. – Томск : ТМЛ-Пресс, 2010. – С. 137–139.

12. Мошненко Е. В. Стерильность сои : типы, морфология, цитогенетика, роль в формообразовании вида, применение в селекции / Е. В. Мошненко, С. В. Зеленцов. – Saarbrücken : Germany, LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co., KG, 2011. – 105 с.

13. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – Москва : Агропромиздат, 1988. – 271 с.

14. *Руководство* по адаптивной технологии возделывания сои в Краснодарском крае / В. П. Бражник [и др.] – Краснодар : [Б. и.], 1999. – 20 с.

15. Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции / Д. Г. Симпсон. – Москва : Гос. изд. иностр. лит-ры, 1948. – 360 с.

16. Соколовская А. П. О закономерностях географического распространения полиплоидных видов растений / А. П. Соколовская, О. С. Стрелкова

// Полиплоидия у растений / Тр. совещ. по полиплоидии растений 25–28 июня 1958 г. – Москва : АН СССР. – 1962. – С. 83–89.

17. *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора) / И. И. Шмальгаузен. – Москва–Ленинград : 1946. – 296 с.

18. *Baker H. G.* Taxonomy and the biological species concept in cultivated plants / H. G. Baker // Genetic resources in plants / ed. by O. H. Frankel and E. Benett. – Oxford : GB, 1970. – P. 49–68.

19. *Sharma S. R.* Principles and practice of plant breeding / S. R. Sharma. – New Delhi : India, 1994. – 599 p.

20. *Zohary D.* Centers of diversity and centers of origin / D. Zohary // Genetic resources in plants / ed. by O. H. Frankel and E. Benett. – Oxford : GB, 1970. – P. 33–42.

© **Зеленцов Сергей Викторович (2014)**, доктор сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией генетики и иммунитета сои, Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта (Краснодар), vniimk-soy@yandex.ru.

© **Мошненко Елена Валентиновна (2014)**, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории генетики и иммунитета сои, Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта (Краснодар), vniimk-soy@yandex.ru.

© **Цаценко Людмила Владимировна (2014)**, доктор биологических наук, профессор кафедры генетики, селекции и семеноводства, Кубанский государственный аграрный университет (Краснодар), lvt-lemna@yandex.ru.

© **Зеленцов Виктор Сергеевич (2014)**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории селекции льна масличного, Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта (Краснодар), zelentsov.vs@mail.ru.