Нежелательные морфологические признаки цветка в селекции облигатно самоопыляющихся сортов сои

С.В. Зеленцов,

доктор сельскохозяйственных наук

Е.В. Мошненко,

кандидат биологических наук

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

E-mail: soya@vniimk.ru

Для цитирования: Зеленцов С.В., Мошненко Е.В. Нежелательные морфологические признаки цветка в селекции облигатно самоопыляющихся сортов сои // Масличные культуры. – 2019. – Вып. 3 (179). – С. 40–47.

Ключевые слова: соя, морфология цветка сои, лепестки-вёсла, лепестки лодочки, клейстогамия, хазмогамия, автогамия, протрузия.

Культурная соя считается облигатно автогамным видом с клейстогамными цветками. Но многочисленные факты перекрёстного опыления позволяют усомниться в облигатной клейстогамности её цветков. Перекрёстное опыление у сои – селекционно нежелательный признак из-за риска снижения генетической чистоты сортов. Поэтому изучение причин и факторов перекрёстного опыления актуально. При изучении внутривидовой изменчивости элементов цветка сои были выявлены морфологические особенности строения лепестков венчика, увеличивающие вероятность хазмогамии и частоты перекрёстного опыления. Установлено, что автогамия у сои может обеспечиваться не только самоопылением в фазе бутона, но и полной сомкнутостью парных лепестков лодочки, обеспечивающих защиту рыльца пестика от посещения насекомыми-опылителями. Наиболее надёжная изоляции андроцея и гинецея от внешней среды определяется полной сомкнутостью лепестков лодочки и их линейными размерами, превышающими размеры завязи и тычиночной трубки. Выявлены и описаны селекционно-нежелательные морфологические особенности строения венчика цветка культурной сои, увеличивающие вероятность открытого цветения и доступности пыльца и рыльца пестика для насе-

комых-опылителей. При превышении длины тычиночной трубки и столбика завязи над линейными размерами лепестков лодочки формируется протрузионный тип открытого цветения, при котором пыльники и рыльце завязи выступают над лепестками. Доступность пыльников и рыльца пестика для насекомых-опылителей возрастает при частичном или полном раскрытии лепестков лодочки. Сделан вывод, что при селекции сои на облигатное самоопыление следует обращать внимание на исходный материал с признаками полной сомкнутости лепестков лодочки и их увеличенными линейными размерами относительно тычиночных трубок и столбиков завязи.

UDC 633.853.52:631.52

Unwanted morphological traits of soybean flower in breeding of obligatory self-pollinated soybean varieties.

S.V. Zelentsov, doctor of agriculture

E.V. Moshnenko, PhD in biology

V.S. Pustovoi All-Russian Research Institute of Oil Crops

17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

E-mail: soya@vniimk.ru

Key words: soybean, morphology of soybean flower, wing petals, keel petals, cleistogamy, chasmogamy, autogamy, protrusion.

Soybean is considered an obligate autogamous species with cleistogamous flowers. But numerous facts of cross-pollination make it possible to doubt the obligatory cleistogamy of its flowers. Cross-pollination in soybeans is an undesirable sign due to the risk of reducing the genetic purity of cultivars. Therefore, the study of the causes and factors of cross-pollination is relevant. When studying the intraspecific variability of the elements of the soybean flower, morphological features of the structure of the corolla petals were revealed, increasing the likelihood of chasmogamy and the frequency of cross-pollination. It has been established that soybean autogamy in soybean can be provided not only by self-pollination in the budding phase, but also by the full tightness of the pair of keel petals, which protect the stigma of the pistil from visiting by insect pollinators. The most reliable isolation of androecium and gynoecium from the external environment is determined by the complete closure of the boat's petals and their linear dimensions exceeding the size of the ovary and stamen tube. We identified breeding and undesirable morphological features of the corolla's structure of the cultivated soybean flower, increasing the likelihood of open flowering and the availability of pollen and stigma of the pestle for pollinating insects. If the length of the stamen tube and the ovary column exceeds the linear dimensions of the keel petals, a protrusive type of open flowering is formed, in which the anthers and

stigma of the ovary protrude above the petals. The availability of anthers and stigmas of the pestle for pollinating insects increases with the partial or full opening of the keel petals. It is concluded that during soybean breeding for obligate self-pollination researchers should pay attention to the parental material with signs of complete closure of the keel petals and their increased linear dimensions relative to the stamen tubes and ovary columns.

Введение. Подавляющее большинство описаний морфологии цветка у культурной сои (*G. max* L.) на всём протяжении исследований этой культуры ограничивалось простой констатацией типичного для представителей сем. Бобовые мотылькового типа строения и указанием усреднённых линейных размеров элементов цветка. Традиционно отмечается, что типичный цветок сои включает чашечку с пятью сросшимися чашелистиками, пять свободных лепестков, двубратственный андроцей, состоящий из девяти сросшихся тычинок и одной свободной и верхней завязи из одного плодолистика. Видовая формула цветка культурной сои при этом имеет вид $\uparrow \text{♀Ca}_{(5)} \text{Co}_{(1,2,2)} \text{A}_{(9)} + 1\text{G}_1$ [1; 6; 7; 16; 20; 22].

Уже с XIX века в отношении отдельных лепестков мотылькового цветка у представителей сем. Бобовые, включая все виды рода Соя, используются собственные устоявшиеся наименования. Чаще всего в русскоязычной литературе самый крупный непарный лепесток называется «лепесток-парус»; боковые парные лепестки называются «лепестки-вёсла», срединная пара лепестков, покрывающая тычиночную трубку и завязь – «лепестки лодочки» [2; 6; 16]. В специализированной легуминистической литературе нередко используются русскоязычные аналоги английских терминов, такие как «лепесток-флаг», «лепестки-крылья» и «лепестки кия» соответственно [19; 20] (рис. 1).

Только изредка в посвящённых морфологии цветка сои работах отмечается, что при их формировании в неоптимальных экологических условиях линейные размеры элементов цветка могут заметно

изменяться [7; 8; 9]. Ещё реже встречается описание случаев формирования дополнительных лепестков парусов, вёсел или лодочек [7].

Рисунок 1 – Элементы венчика цветка культурной сои *G. max*. (ориг.)

По мнению большинства специалистов, изучавших различные аспекты морфологии сои, эта культура является автофертильным и облигатно автогамным (самоопыляющимся) видом растений с клейстогамными (закрытоцветущими) цветками [2; 32; 6; 14; 21; 24]. Тем не менее у многих сортов культурной сои отмечались неоднократные случаи перекрёстного опыления. Так, по сообщению К.К. Малыш и Т.П. Рязанцевой (1968), в условиях Амурской области частота перекрёстного опыления у сои варьировала в пределах 0,05–0,6 %. По данным Г.В. Джонсона и Р.Л. Бернарда (1970), частота перекрёстного опыления в среднем составляла 0,5–1,0 %. В исследованиях Е.Н. Трембака и О.М. Шабалты (2001) уровень переопыления у сои в отдельных случаях достигал 1–2 %. Самый высокий за всю историю наблюдений уровень перекрёстного опыления у сои (5,2 %), был выявлен Е.С. Черныш (1971) в Западной Грузии [5; 12; 17; 18].

Чаще всего причинами перекрёстного опыления у культурной сои в естественных условиях указываются: низкая относительная влажность и повышенные температуры воздуха в периоды бутонизации и цветения [15; 21; 23; 24], поздние сроки посева [11], наличие активно посещающих цветки сои насекомых-опылителей [12; 17].

Таким образом, целый ряд фактов хотя и незначительного, но многократно подтверждённого перекрёстного опыления у культурной сои позволяет усомниться в облигатной клейстогамности её цветков.

По мнению одного из ведущих отечественных специалистов по самоопылению цветковых растений Е.И. Демьяновой, отнесение большинства самоопыляющихся растений к клейстогамному типу опыления не совсем неправомерно [4]. Основанием для такого вывода, по её мнению, является заметное отступление многих исследователей от классической формулировки термина «клеистогамия», данной её авторами М. Куном (1867) и Ч. Дарвином (1877), как самоопыление никогда не открывающихся и в той или иной степени редуцированных цветков (цит. по: [4]). При этом все автогамные (самоопыляющиеся) виды растений с открытыми цветками должны быть отнесены к хазмогамным, то есть к открытоцветущим [4]. Самоопыление хазмогамных цветков у таких видов, чаще всего, происходит ещё в фазе закрытого бутона, что для более поздних (XX век) исследователей и послужило формальным основанием для отнесения такого типа самоопыления к клейстогамному. Для обозначения явления самоопыления в бутонах, или в не полностью раскрывшихся хазмогамных цветках, А.Н. Пономарёвым и Е.И. Демьяновой был предложен термин «буточная автогамия» [4; 15].

Таким образом, к настоящему времени сложились две альтернативных концепции в трактовке типа самоопыления у сои.

Первая, наиболее распространённая концепция основана на том что тип цветка у сои изначально клейстогамный. А случаи перекрёстного опыления объясняются частичной редукцией элементов цветка в стрессовых условиях произрастания, в результате которой зрелая пыльца и рыльца пестиков сои становятся доступны насекомым-опылителям.

Согласно второй концепции, тип цветка сои хазмогамный, изначально предопределяющий возможность энтомофильного переопыления. Но в силу эволюционно сложившейся отсроченной хазмогамии самоопыление у сои, как правило, происходит до полного распускания цветка (буточная автогамия). И только в отдельных случаях, когда из-за частичной редукции лепестков пыльники и рыльце цветка становятся доступны насекомым-опылителям уже в стадии бутона или ускоренного раскрытия цветка одновременно с выходом зрелой пыльцы из вскрывшихся пыльников, возникает явление перекрёстного опыления.

Аналогичные факты перекрёстного опыления неоднократно выявлялись и у многих других видов самоопыляющихся цветковых растений из разных семейств. Для их объяснения специалисты университета Цинциннати, США, Т.М. Culley & М.Р. Klooster в 2007 г. даже предложили концепцию средозависимого цветкового диморфизма растений-самоопылителей на основе индуцированной клейстогамии [23].

Однако ни один из вышеизложенных типов самоопыления у сои, даже с учётом средозависимого цветкового диморфизма, не учитывает внутривидового полиморфизма по признакам выраженности и типам доступа к пыльце и рыльцу в цветке.

В целом же перекрёстное опыление у сои – признак нежелательный, за исключением частных случаев использования этого явления в практической селекции для получения спонтанных гибридов [3; 11; 17]. Негативным следствием повышенной частоты энтомофильного переопыления рядом расположенных посевов различных сортов сои может стать снижение их генетической чистоты. Поэтому изучение причин и факторов перекрёстного опыления сохраняет свою актуальность независимо от доминирования той или иной концепции самоопыления.

Теоретически, одним из способов минимизации энтомофильного переопыле-

ния у сои может стать селекция на увеличение степени бутонной автогамии или уменьшение доступности вскрывшихся пыльников и рыльца пестика для насекомых-опылителей.

Однако морфологические особенности цветков сои, способствующие или препятствующие формированию доступности андроцея и гинецея для насекомых-опылителей, изучены крайне слабо. Не ясно, какой из морфологических параметров цветка будет способствовать решению этой проблемы. Поэтому необходимы исследования, направленные на изучение морфологического полиморфизма элементов венчика цветка и их потенциального вклада в ограничение доступа насекомых к пыльникам и рыльцу.

Материалы и методы. Исследования проводили в 2017–2019 гг. на центральной базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар. Материалом для исследований внутривидовой изменчивости элементов цветка служили 216 сортообразцов питомника исходного материала различного широтного и географического происхождения и 40 сортообразцов питомника экологического сортоиспытания сортов сои отечественной и зарубежной селекции. У каждого исследуемого образца в период полного цветения ежегодно осматривали и описывали морфологическое строение цветков на 10 растениях в фазе полного раскрытия цветка. Детализацию особенностей строения элементов цветка у каждого изучаемого сортообразца осуществляли с использованием стереоскопического микроскопа МБС-2 при 8-кратном увеличении и методом макросъёмки при 4-кратном увеличении.

Результаты и обсуждение. В силу малых (до 8–10 мм) размеров раскрывшегося цветка культурной сои внутривидовой полиморфизм его элементов изучен недостаточно. В специализированной литературе, за редким исключением, почти полностью отсутствуют сведения о генотипическом диапазоне изменчивости эле-

ментов цветка сои [10; 13]. При этом визуальный анализ даже при первичном осмотре позволяет выявить межсортовые морфологические различия в размерах и пропорциях практически всех элементов цветка, начиная с лепестка-паруса (рис. 2).

Рисунок 2 – Внутривидовая изменчивость размеров и формы лепестка-паруса у культурной сои (ориг.)

У большинства сортообразцов лепесток-парус чаще всего отличается своими размерами и пропорциями (см. рис. 2а–2в). В ряде случаев отмечаются различия в размерах срединной выемки в верхней части паруса (рис. 2а, 2в, 2г). У подавляющего большинства сортообразцов лепесток-парус имеет выпуклую форму. Однако у отдельных генотипов встречается вогнутая (рис. 2г) или обратно загнутая по краям форма лепестка-паруса (рис. 2б).

Наиболее вариативная морфологическая изменчивость отмечается у парных лепестков-вёсел и лепестков лодочки (рис. 3 и 4).

Рисунок 3 – Внутривидовая изменчивость размеров и формы парных лепестков-вёсел у культурной сои (ориг.)

Размеры лепестков-вёсел варьируют от маленьких (рис. 3а) до больших (рис. 3в), степень изогнутости – от почти прямых (рис. 3г) до изогнутых (рис. 3д). По положению – от почти прижатых к лепесткам лодочки (рис. 3а) до широко расставленных (рис. 3в). У отдельных сортообразцов парные лепестки-вёсла могут быть асимметричны друг другу (см. рис. 2д).

Наименьшие размеры (3–5 мм) в цветке культурной сои, как правило, имеют парные лепестки лодочки (рис. 4).

Рисунок 4 – Примеры полной сомкнутости (а) и различной степени разомкнутости (б–г) парных лепестков лодочки у культурной сои (ориг.)

Чаще всего оба этих лепестка плотно сомкнуты, формируя закрытую камеру для тычиночной трубки и пестика (рис. 4а). У некоторых сортообразцов наблюдается неполная сомкнутость лепестков лодочки, чаще всего в верхней (рис. 4б), реже – в средней части. У отдельных генотипов наблюдается полная разомкнутость лепестков лодочки (рис. 4в), вплоть до раскрытия завязи и тычиночной трубки (рис. 4г).

Вполне очевидно, что частичная или полная разомкнутость лепестков лодочки увеличивает вероятность доступа насекомых-самоопылителей к пыльце и рыльцу пестика цветка. Следовательно, автогамия у сои должна обеспечиваться не только самоопылением ещё в фазе бутона, но и полной сомкнутостью парных лепестков лодочки, обеспечивающих защиту рыльца пестика от посещения насекомыми-опылителями. При этом степень изоляции андрогцея и гинецея от внешней среды оп-

ределяется не только сомкнутостью лепестков лодочки, но и их линейными размерами, которые должны превышать размеры завязи и тычиночной трубки.

Если в фазе выхода зрелой пыльцы из пыльников размеры лепестков лодочки окажутся меньше длины тычиночной трубки, то возникнет явление протрузии – выступание пыльников над этими лепестками. В результате пыльца становится доступной для насекомых-опылителей (рис. 5).

Рисунок 5 – Частичное (а) и полное (б) выступание пыльников со зрелой пылью над лепестками лодочки (ориг.)

В наших исследованиях выступание пыльников над лепестками лодочки чаще всего отмечалось у очень ранних сортов сои северного экотипа, выведенных в длиннодневных условиях. Не исключено, что такое явление у сои может зависеть от фотопериодической чувствительности и степени адаптивности генотипов к складывающимся в период цветения длинам дня. Поэтому во избежание увеличения частоты перекрёстного опыления вследствие протрузии пыльников нежелательно размещать семенные посевы сои в более короткодневных, относительно широты выведения сорта, условиях.

Помимо протрузионного, у культурной сои в условиях Краснодарского края периодически встречается ещё один тип хазмогамии в виде полного или частичного раскрытия лепестков лодочки и появ-

ления свободного доступа к пыльникам и рыльцу пестика (рис. 6).

Рисунок 6 – Частичное (а) и полное (б и в) раскрытие лепестков лодочки и формирование свободного доступа к пыльникам и рыльцу пестика (ориг.)

У отдельных сортообразцов сои, преимущественно западноевропейской, канадской и украинской селекции, в условиях Краснодарского края могут формироваться цветки, у которых лепестки лодочки частично (рис. 6а) или полностью (рис. 6б и 6в) разомкнуты, а сами лепестки широко отставлены друг от друга (рис. 6 в). Такой тип хазмогамии у сои следует считать самым нежелательным, поскольку в результате полного раскрытия цветка тычиночная трубка со вскрытыми пыльниками и готовым к опылению рыльцем пестика оказываются свободно доступными для насекомых – переносчиков пыльцы.

Выводы. Выявлены и описаны селекционно-нежелательные морфологические особенности строения венчика цветка культурной сои, увеличивающие вероятность открытого цветения и доступности пыльцы и рыльца пестика для насекомых-опылителей.

При превышении длины тычиночной трубки и столбика завязи над линейными размерами лепестков лодочки формируется протрузионный тип открытого цветения, при котором пыльники и рыльце завязи выступают над лепестками.

Доступность пыльников и рыльца пестика для насекомых-опылителей возрастает при частичном или полном раскрытии лепестков лодочки.

Таким образом, при селекции сои на облигатное самоопыление следует обращать внимание на исходный материал с признаками полной сомкнутости лепестков лодочки и их увеличенными, относительно тычиночных трубок и столбиков завязи, линейными размерами.

Список литературы

1. Андреева И.И., Родман Л.С. Ботаника. – М.: Колос, 2005. – С. 438.
2. Бабиц А.О. Сучасне виробництво і використання сої. – Київ: Урожай, 1993. – С. 47.
3. Ващенко А.П., Мудрик Н.В., Фисенко П.П., Дега Л.А., Чайка Н.В., Капустин Ю.С. Соя на Дальнем Востоке. – Владивосток: Дальнаука, 2010. – С. 51.
4. Демьянова Е.И. К пониманию термина «клеистогамия» // Вестник Пермского университета. – 2005. – Вып. 6. – С. 7–10.
5. Джонсон Г.В., Бернард Р.Л. Генетика и селекция сои // В кн.: Соя / Под ред. В.Б. Енkena. – М.: Колос, 1970. – С. 11–98.
6. Енкен В.Б. Соя. – М.: Гос. изд. с.-х. литры, 1959. – С. 96.
7. Зеленцов В.С. Изучение репродуктивных процессов в цветке сои для повышения результативности скрещивания в селекционной практике: дис. ... канд. биол. наук / Виктор Сергеевич Зеленцов. – Краснодар: Кубанский гос. аграрный. ун-т, 2011. – 162 с.
8. Зеленцов С.В., Ахмади М.Р. Исследование причин образования аномально развитых бобов сои на севере Ирана // МФТИ, Электронный журнал «Исследовано в России», 2002. – Т. 55. – С. 602–608. – URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2002/055pdf>. (дата обращения: 30.06.2019).
9. Зеленцов В.С., Цаценко Л.В., Мошненко Е.В. Фотопериодическая зависимость гинцея у разных генотипов сои // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2010. – Вып. 2 (144–145). – С. 61–70.
10. Каталог мировой коллекции ВИР. Соя. / Под ред. М.А. Вишняковой. – СПб., ГНУ ГНЦ РФ ВИР, 2008. – Вып. 782. – 55 с.
11. Кочегура А.В., Трембак Е.Н. О спонтанном перекрёстном опылении у сои // Селекция и семеноводство. – 1997. – № 4. – С. 19–21.
12. Малыш К.К., Рязанцева Т.Т. Некоторые вопросы биологии цветения сои, связанные с методикой гибридизации // Труды Амурск. с.-х. оп. станции. – 1968. – Т. 2. – Вып. 1. – С. 38–48.
13. Международный классификатор СЭВ рода *Glycine* Willd. / Сост.: Л.Г. Щелко, Т.С. Седов, В.А. Корнейчук [и др.]. – Л., 1990. – 49 с.
14. Перестова Т.А. Морфология и анатомия // В кн.: Соя / Под ред. Ю.П. Мякушко и В.Ф. Баранова. – М.: Колос, 1984. – С. 27.
15. Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Опыление // В кн.: Жизнь растений / Под ред. акад. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1980. – Т. 5. – Ч. 1. – С. 55–77.
16. Скворцов Б.В. Дикая и культурная соя Восточной Азии (краткий ботанический очерк). – Харбин, Китай: Изд-во общества изучения Маньчжурского края, 1927. – 44 с.
17. Трембак Е.Н., Шабалта О.М. Изучение опылителей сои с целью их использования в селекционной работе // Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2001. – Вып. 124. – С. 89–94.
18. Черныш Е.С. Естественная гибридизация сои как один из факторов формообразования сои в Западной Грузии // В сб.: Биология, селекция и возделывание сои. – Благовещенск, 1971. – С. 33–37.
19. Яковлев Г.П. Семейство Бобовые (*Fabaceae* или *Leguminosae*) // В кн.: Жизнь растений / Под ред. акад. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1981. – Т. 5. – Ч. 2. – С. 193.
20. Яковлев Г.П. Бобовые земного шара. – Л.: Наука, 1991. – С. 27–29.
21. Benitez E.R., Khan N.A., Matsumura H., Abe J., Takahashi R. Varietal differences and morphology of cleistogamy in soybean // Crop science. – 2010. – Vol. 50 (1). – P 185–190.
22. Buzzell R.I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent day length conditions // Canadian J. Genet. Cytol. – 1971. – Vol. 13. – P. 703–707.
23. Culley, T.M., Klooster M.R. The cleistogamous breeding system: A review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms // Bot. Rev. – 2007. – Vol. 73. – P. 1–30.

24. Takahashi R., Kurosaki H., Yumoto S., Han O. K., Abe J. Genetic and linkage analysis of cleistogamy in soybean // *Journal of Heredity*. – 2001 – P. 89–92.

References

1. Andreeva I.I., Rodman L.S. *Botanika*. – M.: Kolos, 2005. – S. 438.

2. Babich A.O. *Suchasne virobnitstvo i vikoristannya soi*. – Kіiv: Urozhay, 1993. – S. 47.

3. Vashchenko A.P., Mudrik N.V., Fisenko P.P., Dega L.A., Chayka N.V., Kapustin Yu.S. *Soya na Dal'nem Vostoke*. – Vladivostok: Dal'nauka, 2010. – S. 51.

4. Dem'yanova E.I. K ponimaniyu termina «kleistogamiya» // *Vestnik Permskogo universiteta*. – 2005. – Vyp. 6. – S. 7–10.

5. Dzhonson G.V., Bernard R.L. *Genetika i selektsiya soi* // V kn.: *Soya / Pod red. V.B. Enkena*. – M.: Kolos, 1970. – S. 11–98.

6. Enken V.B. *Soya*. – M.: Gos. izd. s.-kh. lit-ry, 1959. – S. 96.

7. Zelentsov V.S. *Izuchenie reproduktivnykh protsessov v tsvetke soi dlya povysheniya rezul'tativnosti skreshchivaniya v selektsionnoy praktike: dis. ... kand. biol. nauk / Viktor Sergeevich Zelentsov*. – Krasnodar: Kubanskiy gos. agrarnyy. un-t, 2011. – 162 s.

8. Zelentsov S.V., Akhmedi M.R. *Issledovanie prichin obrazovaniya anomal'no razvitykh bobov soi na severe Irana* // *MFTI, Elektronnyy zhurnal «Issledovano v Rossii»*, 2002. – T. 55. – S. 602–608. – URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2002/055pdf>. (data obrashcheniya: 30.06.2019).

9. Zelentsov V.S., Tsatsenko L.V., Moshnenko E.V. *Fotoperiodicheskaya zavisimost' ginetsey u raznykh genotipov soi* // *Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK*. – 2010. – Vyp. 2 (144–145). – S. 61–70.

10. *Katalog mirovoy kolleksii VIR. Soya*. / Pod red. M.A. Vishnyakovoy. – SPb., GNU GNTs RF VIR, 2008. – Vyp. 782. – 55 s.

11. Kochegura A.V., Trembak E.N. O spontannom perekrestnom opylenii u soi // *Selektsiya i semenovodstvo*. – 1997. – № 4. – S. 19–21.

12. Malyshev K.K., Ryazantseva T.T. *Nekotorye voprosy biologii tsveteniya soi, svyazannye s metodikoy gibridizatsii* // *Trudy Amursk. s.-kh. op. stantsii*. – 1968. – T. 2. – Vyp. 1. – S. 38–48.

13. *Mezhdunarodnyy klassifikator SEV roda Glycine Willd.* / Sost.: L.G. Shchelko, T.S. Sedov, V.A. Korneychuk [i dr.]. – L., 1990. – 49 s.

14. Perestova T.A. *Morfologiya i anatomiya* // V kn.: *Soya / Pod red. Yu.P. Myakushko i V.F. Baranova*. – M.: Kolos, 1984. – S. 27.

15. Ponomarev A.N., Dem'yanova E.I. *Opylenie* // V kn.: *Zhizn' rasteniy / Pod red. akad. A.L. Takhtadzhiana*. – M.: Prosveshchenie, 1980. – T. 5. – Ch. 1. – S. 55–77.

16. Skvortsov B.V. *Dikaya i kul'turnaya soya Vostochnoy Azii (kratkiy botanicheskiy ocherk)*. – Kharbin, Kitay: Izd-vo obshchestva izucheniya Man'chzhurskogo kraya, 1927. – 44 s.

17. Trembak E.N., Shabalta O.M. *Izuchenie opyliteley soi s tsel'yu ikh ispol'zovaniya v selektsionnoy rabote* // *Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK*. – 2001. – Vyp. 124. – S. 89–94.

18. Chernysh E.S. *Estestvennaya gibridizatsiya soi kak odin iz faktorov formoobrazovaniya soi v Zapadnoy Gruzii* // V sb.: *Biologiya, selektsiya i vozdeystviye soi*. – Blagoveshchensk, 1971. – S. 33–37.

19. Yakovlev G.P. *Semeystvo Bobovye (Fabaceae ili Leguminosae)* // V kn.: *Zhizn' rasteniy / Pod red. akad. A.L. Takhtadzhiana*. – M.: Prosveshchenie, 1981. – T. 5. – Ch. 2. – S. 193.

20. Yakovlev G.P. *Bobovye zemnogo shara*. – L.: Nauka, 1991. – S. 27–29.

21. Benitez E.R., Khan N.A., Matsumura H., Abe J., Takahashi R. *Varietal differences and morphology of cleistogamy in soybean* // *Crop science*. – 2010. – Vol. 50 (1). – P. 185–190.

22. Buzzell R.I. *Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent day length conditions* // *Canadian J. Genet. Cytol.* – 1971. – Vol. 13. – P. 703–707.

23. Culley, T.M., Klooster M.R. *The cleistogamous breeding system: A review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms* // *Bot. Rev.* – 2007. – Vol. 73. – P. 1–30.

24. Takahashi R., Kurosaki H., Yumoto S., Han O. K., Abe J. Genetic and linkage analysis of cleistogamy in soybean // *Journal of Heredity*. – 2001 – P. 89–92.

Получено: 21.07.2019 Принято: 16.09.2019

Received: 21.07.2019 Accepted: 16.09.2019