

И. С. ПОПОВА, В. К. ШУМНЫЙ

ТЕТРАПЛОИДНАЯ РОЖЬ: ЭНДОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПСЕВДОСОВМЕСТИМОСТИ

(Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск)

У тетрапloidной озимой ржи изучена феноменология эндогенной изменчивости псевдосовместимости (ПСС) – изменчивости ПСС между колосьями одного растения. Самоопыление выполнено в полевых условиях в окрестностях Усть-Каменогорска (Восточно-Казахстанская область). На растении изолировали не менее 5 колосьев. Введены понятия: категория эндогенной изменчивости (узкая, широкая), тип растения и структура популяции по эндогенной изменчивости. Выявлена тесная положительная связь между среднегодовыми значениями ПСС и указанными характеристиками эндогенной изменчивости, в особенности, с частотой растений первого и четвертого типов, то есть растений с узкой и широкой эндогенной изменчивостью, но с ПСС соответственно ниже и выше 10% уровня. Обсуждаются причины эндогенной изменчивости признака и целесообразность его изучения.

Генетически контролируемая самонесовместимость (СН) является одним из механизмов перекрестного опыления посевной ржи. Показано, что экспериментальное удвоение числа хромосом не разрушает самонесовместимость,

однако по сравнению с диплоидной, тетрапloidная рожь характеризуется относительно большей склонностью к модификационной изменчивости СН – к псевдосовместимости (ПСС) [1, 2].

Из данных литературы известно, что проявление псевдосовместимости находится в сложной зависимости от генофонда, генотипа и условий внешней среды. Принудительное самоопыление посевной ржи при определенных параметрах температуры и влажности воздуха, созданных в эксперименте [3, 4] или выполненное в определенных географических пунктах [5, 6], приводит к ослаблению реакции СН.

При едином генетическом контроле со стороны главных локусов СН, по уровню озерненности при самоопылении у ржи порою наблюдаются разительные различия между колосьями одного растения. Этот тип изменчивости назван эндогенной изменчивостью признака [7]. Эндогенную изменчивость определяют как норму реакции (Кренке, 1933; цит. по [8, 9-11] и как меру пластичности генотипа [12]. Полагают, что исследование закономерностей внутривидовой изменчивости признака следует начинать именно с изучения амплитуды его изменчивости в пределах одной особи [7, 13].

Интерес к эндогенной изменчивости возникает в связи с изучением вопросов наследуемости псевдосовместимости и создания исходного материала для сортов-синтетиков. Ниже описана феноменология этого типа изменчивости у тетрапloidной озимой ржи. В доступной литературе публикаций по этому вопросу не обнаружили.

Материал и методы

Объектом исследования были тетрапloidные формы озимой ржи, созданные совместно Институтом растениеводства и селекции СО РАСХН и Институтом цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН, г. Новосибирск. Работа выполнена на селекционно-генетической станции ИЦиГ в пригороде Усть-Каменогорска (Восточно-Казахстанская область).

Для стимуляции кущения и удобства изоляции применили ручной широкорядный посев. Использовали два типа изоляторов: отдельные колосья закрывали пергаментными изоляторами, растения – изоляторами из бязи. В вертикальном положении изолированные колосья поддерживались с помощью системы шпалер. Опоры для матерчатых изоляторов были сделаны по образцу из Украинского НИИ растениеводства, селекции и генетики им. В.Я. Юрьева (от

В.И. Худоерко). Рядом с растением втыкали стержень из проволоки-катанки, на который одевали специально изготовленное кольцо. Растение вместе с кольцом помещали в матерчатый изолятор, который сверху над кольцом, а снизу вместе со стеблями и стержнем стягивали шпагатом. По мере необходимости кольцо вместе с изолятором могло свободно передвигаться по стержню. Под один изолятор помещали все или некоторое число (но не менее пяти) колосьев растения. Подседы и слабые подгоны удаляли.

При анализе экспериментального материала учитывали число изолированных растений, колосьев, цветков и завязавшихся зерен. ПСС колоса определяли двояко: долей самофertильных цветков и числом завязавшихся зерновок; ПСС растения – только долей зерновок к числу цветков на изолированных колосьях.

Для каждого года приводим обобщенные данные, объединив выборки растений из разных тетрапloidных форм в одну популяцию тетрапloidной ржи.

Результаты и обсуждение

Эндогенная изменчивость ПСС ежегодно присутствовала в каждой из изученных популяций. Неизбежно возник вопрос о критериях ее оценки. При генетическом анализе самонесовместимости (СН) у ржи используют так называемую границу отсечения, в соответствии с которой растения родительского поколения разделяют «в отношении способности давать I_1 с двумя различными характеристиками распределений по самофertильности» [15]. Разные авторы в разные периоды изучения СН в качестве границы отсечения использовали 5-10-15-20 % и иной [11] уровень ПСС, хотя И.М. Суриков выразил, очевидно, общую точку зрения о некоторой условности этих границ.

Однако выраженность эндогенной изменчивости мы formalизовали именно в соответствии с границей отсечения: 20% – для колосьев и 10% – для растений. Выделили 2 категории эндогенной изменчивости: узкую – с колебаниями ПСС между колосьями одного растения от 0 до 20% включительно и широкую – с варьированием ПСС между колосьями от 0 и выше 20% уровня. В Усть-Каменогорске среднестатистический колос озимой тетрапloidной ржи содержал 64–66 цветков.

Следовательно, 20% озерненности при самоопылении соответствовали примерно 13 зерновок в колосе. Растения, у которых число зерновок в колосьях варьировалось от 0 до 13 (включительно) характеризовались узкой, а от 0 и более 13 зерновок – широкой эндогенной изменчивостью.

В соответствии с ПСС растения – до 10% или выше 10% уровня в пределах узкой эндогенной изменчивости выделили первый и второй типы растений; в пределах широкой эндогенной изменчивости – соответственно, третий и четвертый типы растений. Соотношение 4 типов растений обозначили как структуру популяции по эндогенной изменчивости ПСС. Можно было бы выделить пятый тип с изменчивостью псевдосовместимости между колосьями растения от 14 зерновок и выше, но, как показал опыт, такие растения, весьма интересные для анализа, в целом составили менее 1%. Возможны иные принципы и критерии оценки эндогенной изменчивости, но использование границы отсечения позволяет унифицировать процедуру классификации.

По годам уровень ПСС колебался в пределе 6,5–19% (табл. 1), что само по себе свидетельствовало о достаточно широкой амплитуде модификационной изменчивости самонесовместимости.

Многолетнее изучение ПСС показало (Попова, Шумный, в печати), что на выраженность годовых значений ПСС влияет диапазон условий внешней среды того географического пункта, в котором возделывается тетрапloidная озимая рожь. Но, как следует из данных табл. 1, последние определяют и структуру популяций по эндогенной изменчивости. Частоты второго и третьего типов растений варьировались от 0 до 10% и от 0 до 12,1% соответственно, то есть изменялись, фактически, в одних пределах. Главным определяющим структуры популяции по эндогенной изменчивости ПСС явилось соотношение растений первого и четвертого типов. Более высоким годовым значениям ПСС (например, в 1996 г.) соответствовала более высокая частота растений с широкой эндогенной изменчивостью признака ($r_s = 0,92$; $P_{0,95} = 0,56$ при $n = 13$), в особенности, частота растений четвертого типа. Допускаем, что первый и четвертый типы растений можно наделить свойствами криптоэлемента в понимании Агаева [14]. Выявленная особенность эндогенной изменчивости позволяет по среднегодовому уровню ПСС с достаточно высокой долей вероятности составить представление о структуре популяции по эндогенной изменчивости.

Таблица 1. Динамика эндогенной изменчивости псевдосовместимости (ПСС)
в популяциях тетрапloidной озимой ржи

Год	*ПСС в среднем за год, %	Изучено растений, шт.	Структура популяций по эндогенной изменчивости – частота четырех типов растений, %				Соотношение растений с узкой и широкой эндогенной изменчивостью ПСС	
			Узкая эндогенная изменчивость		Широкая эндогенная изменчивость			
			Тип 1: ПСС ≤ 10%	Тип 2: ПСС > 10%	Тип 3: ПСС ≤ 10%	Тип 4: ПСС > 10%		
1978	10,0**	273	55,7	2,9	5,9	35,5	1,4/ 1	
1980	<u>6,5</u>	465	71,8	3,9	4,5	<u>19,8</u>	<u>3,1/ 1</u>	
1981	15,7	133	42,1	1,5	2,2	54,1	0,8/ 1	
1986	14,2	127	22,8	0	0	77,2	0,2/ 1	
1988	11,7	297	35,0	0,3	11,1	53,5	0,5/ 1	
1989	10,9	185	57,8	3,8	9,2	29,2	1,6/ 1	
1991	8,2	360	69,7	3,0	7,2	20,0	2,7/ 1	
1992	8,0	265	58,1	3,4	12,1	26,4	1,6/ 1	
1993	7,6	320	65,6	7,5	6,6	20,3	2,7/ 1	
1994	9,0	170	63,5	3,5	7,6	25,3	2,0/ 1	
1996	<u>19,0</u>	89	13,5	4,5	2,2	<u>79,8</u>	<u>0,2/ 1</u>	
1997	9,9	116	52,6	3,4	5,2	38,8	1,3/ 1	
1998	12,0	40	35,0	10,0	7,5	47,5	0,8/ 1	

* Обобщение по всему экспериментальному материалу, в том числе и указанному в таблице. ** ПСС только данной выборки растений.

Из данных табл. 1 следует, что, зная среднегодовой уровень ПСС, можно с достаточно высокой долей вероятности составить представление о структуре популяции по эндогенной изменчивости.

Понятно, что изменчивость ПСС между колосьями растения может быть обусловлена влиянием стохастических процессов, в том числе в период цветения раскустившегося растения. Даже ветры, обычные в июне для окрестностей Усть-Каменогорска, могут влиять на режим гейтеногамии. На растениях, полностью или частично закрытых изолятором, не представляется возможным определить динамику колошения изолированных колосьев и поэтому в одном из экспериментов – в 1992/1993 г, изолируя отдельные колосья, мы на пергаментных изоляторах отмечали дату изоляции. Изолятор ставился при выходе колоса из обертки флагового листа. Для того

чтобы продлить срок цветения, в 1992 году рожь выселяли дважды – 25 августа и 7 сентября.

По данным Восточно-Казахстанской с/х опытной станции на Опытном поле близ Усть-Каменогорска в первой, второй и третьей декадах июня «нормальной» считается средняя температура воздуха в 16,4, 18,0 19,0°C. Средняя температура воздуха в первой, второй и третьей декадах июня в 1993 году составила соответственно 16,8, 16,0 и 21,0° при среднемесячном ее значении в 17,9. Иными словами, средние температуры декад были близки «норме». Соответственно и уровень ПСС в 1993 году оказался относительно низким (6,5%; табл. 1), с узким лимитом изменчивости (3,4–9,8%) по датам изоляции колосьев (табл. 2). Наблюдалось лишь некоторое повышение ПСС в конце июня – одновременно с повышением средней температуры воздуха в третьей декаде.

Таблица 2. Псевдосовместимость (ПСС) тетрапloidной озимой ржи
в зависимости от даты изоляции колосьев в июне 1993 г.; г. Усть-Каменогорск

Дата	Изолировано колосьев, шт.	ПСС, %	Цветков в колосе, в среднем	Дата	Изолировано колосьев, шт.	ПСС, %	Цветков в колосе, в среднем
11-14	73	5,9	69,1	20	29	5,4	68,1
15	32	6,7	71,6	21	28	7,1	69
16	19	2,5	70,0	22	38	7,7	70,2
17	33	5,7	67,8	23	12	7,1	72,0
18	20	8,6	70,6	24	23	8,6	65,4
19	37	8,8	68,4	25	24	9,4	68,2
–	–	–	–	Всего	368	7,0	69,1

Тем интереснее оказались результаты самоопыления отдельных хорошо раскустившихся растений (табл. 3). Ни у растений с узкой (№ 250/1; 250/4; 306/1; 316/1), ни у растений с широкой эндогенной изменчивостью не проявилось четкой связи между датой изоляции и числом зерновок в колосе. Растение 250/4 оказалось самонесовместимым (в пределах изолированных колосьев), то есть относилось к числу так называемых растений-«упрямцев»; у растения 306/1 в колосьях завязалось всего 0–8 зерновок, а у растений № 294, 320/1 и 320/2 в разные дни июня число зерновок варьировало от 5 до 31. Широкая эндогенная изменчивость была отмечена и между колосьями, изолированными в одно и то же время. Так, у растения № 294 в колосьях, изолированных 11 июня, завязалось 7, 12 и 31 зерновка; у растения № 306/3 на колосьях, изолированных 17 июня, завязалось 1, 2, 18, 19 зерновок, а у рас-

тения № 320/2 – 6, 22, 29 зерновок при изоляции 24 июня.

Принято считать, что интервалы факторов окружающей среды, которые допускают реализацию «нормы», для каждого растения индивидуальны. Если же температура воздуха в июне 1993 года была близка «нормальной», чем объяснить формирование растений с широкой эндогенной изменчивостью? По мнению И.М. Сурикова [15] возможный период влияния факторов среды на самонесовместимость ржи посевной следует отнести на период опыление – рост пыльцевых трубок – оплодотворение. Условия прохождения растениями вегетативных стадий не оказывают влияние на выраженную ПСС. А. А. Краснюк [16] предполагал, что не только определенный режим температуры и влажности воздуха в период колошения и цветения ржи, но и недостаток влаги в предпосевной и посевной периоды явля-

Таблица 3. Псевдосовместимость (число зерновок в колосе) колосьев, изолированных в разные дни июня в 1993 г; г. Усть-Каменогорск

Дата	Растения №№								
	250/1	250/4	294	299/3	306/1	306/3	316/1	320/1	320/2
11	2; 7; 13	0; 0; 0	7; 12; 31	0; 2; 3; 5	1; 2	0; 3; 5; 10; 14; 17	9; 2	5; 7	—
15	4; 8	—	22; 29	—	0; 8	0; 1; 3	—	—	30
16	5	0; 0; 0	—	—	—	—	—	—	—
17	—	0; 0; 0	18; 26	—	0; 1; 2	1; 2; 18; 19	—	—	—
18	0	—	29	11	—	8	—	—	—
19	4; 8	0	17	4; 14	—	3; 13	1	19	31
20	—	0; 0	—	5; 8; 12.	5	—	0; 2; 3	17	—
21	—	—	—	4	3; 4; 5	—	0	15; 19; 23	—
22	—	0	—	—	1; 4	1	1; 3	—	—
23	—	—	—	3	0,	0; 0; 2	—	—	5; 23
24	4	—	—	—	1; 1	—	—	14; 15	6; 22; 29
25	2	—	—	4	5	2	0; 8	—	24
Изучено колосьев	11	13	9	13	17	21	11	9	8
Цветков	704	804	624	984	1260	1432	752	628	550
ПСС, %	8,1	0	30,6	7,6	3,4	8,5	3,9	21,3	30,9

ются «главными губительными факторами в плодоношении», в том числе и при самоопылении (с. 19).

Эксперименты по самоопылению диплоидной ржи были выполнены им в Саратове, а в засушливых условиях Саратовской области, как известно, существенное влияние на урожайность зерновых оказывают осенне-зимние запасы влаги. Однако точка зрения А. А. Краснюка, в сущности, совпадает с данными Ф. М. Куперман [17]. В отклоняющихся от нормы температурном и световом режимах наибольшей изменчивостью обладают второй, пятый и седьмой этапы органогенеза. На втором этапе органогенеза формируется основа вегетативной сферы растений и именно в этот период закладывается физиологическая неоднородность побегов однолетнего злака. В публикациях развиваются положения о том, что апикальная меристема травянистых растений подвержена сильному влиянию условий внешней среды, что куст травянистого растения является гетерогенной структурой и степень разнообразия побегов определяется местом и временем заложения, формирования и их функционирования в общей системе растения. Важную роль играют механизмы транспорта пластических веществ и проведения биоэлектрических импульсов. Каждому растению присущ свой диапазон возможного морфофизиологического разнообразия побегов [8; 18-21]. Если ПСС определяется (в том числе) действием комплекса

генов-модификаторов [11; 15], то с неизбежностью следует, что их экспрессия в разных генеративных побегах растения ржи неодинакова и одной из причин этого явления может быть неравномерное распределение энергетических ресурсов между побегами растения [8]. Полагаем, что основа эндогенной изменчивости ПСС формируется уже на первых этапах органогенеза и в оценке влияния условий внешней среды на СН справедливы обе точки зрения: А. А. Краснюка и И. М. Сурикова.

«Нормальные» погодные условия в июне 1993 года обеспечили относительно низкий уровень ПСС, а преобладанию растений с узкой эндогенной изменчивостью могли способствовать благоприятные условия кущения в 1992 году. Осень 1992 года была затяжной, влажной и сравнительно теплой. В большую часть сезона температура воздуха на 2-3° была выше ее среднестатистических значений. Снежный покров установился позже обычного на 19 дней (2 декабря).

Тем не менее, и при относительно низком значении ПСС в 1992/1993 г. были выявлены растения с широкой эндогенной изменчивостью ПСС. Вероятно тогда, когда условия вегетации близки к исторически типичным для вида, у тетрапloidной ржи наблюдается достаточно жесткая самонесовместимость, преобладают растения с узкой эндогенной изменчивостью и четче проявляется генотипическая компонента признака. В ситуации, когда условия внешней среды стимулируют ПСС,

они одновременно являются фоном, на котором проявляется степень упорядоченности морфофизиологических процессов в конкретной тетраплоидной популяции. Очевидно, в тетраплоидных популяциях всегда присутствует то или иное количество растений с широкой эндогенной изменчивостью ПСС. Сохраняясь в поколениях, они реализуются при подходящих факторах внешней среды. В принципе, это стратегия физиолого-биохимических адаптивных реакций.

Псевдосовместимость проявляется в эксперименте. Признак спрятан в «недрах» популяции и не является напрямую объектом действия естественного отбора, если только не затрагивается «попутным транспортом». Ранее было высказано предположение о том, что модификации по генам, контролирующим систему размножения растений, играют не прямую приспособительную, а более важную роль, являясь факторами генотипической перестройки популяции. Возможно, растения с лабильной системой СН – это мобилизационный резерв вида [5].

Возникает вопрос, полезен ли анализ эндогенной изменчивости? Понятно, что методика само-

опыления определяется задачей эксперимента. Для сравнительной оценки тетраплоидных популяций по ПСС можно ограничиться самоопылением одного – двух колосьев на растении при статистически достаточной выборке последних. С другой стороны, изоляция возможно большего числа колосьев в пределах растения желательнее в работе по созданию и поддержанию линий. Для диплоидной ржи показано, что при увеличении числа колосьев одного растения, закрытых изолятором, в популяции происходит снижение частоты самостерильных растений и повышается уровень ПСС [11, 22, 23]. У тетраплоидной ржи нами наблюдалась аналогичная ситуация (табл. 4). Результаты понятны, если учесть, что у ржи посевной при морфологической однородности и пыльцевые зерна, и доли рыльца пестика физиологически неодинаковы. Известно, что чем шире физиологическая изменчивость пыльцевых зерен, тем шире диапазон цветков, которые они могут оплодотворить [Львова, 1950, цит. по 23], а увеличение числа колосьев под одним изолятором повышает и вероятность, и эффективность гейтеноидии.

Таблица 4. Псевдосовместимость (ПСС) растений в зависимости от числа колосьев, помещенных под один изолятор; сорт Защита, 1989 г., Усть-Каменогорск

Число колосьев в изоляторе	Изучено растений, штук	Изолировано цветков, штук	ПСС, %
3-5	29	7772	6,8
6-9	105	54 202	8,1
> 9	65	50 912	9,0
Всего	199	112 886	8,4

6,8–9,0: $F_{05} = 44,2$. Различие между двумя значениями ПСС существенно.

Авторы отмечают [11], что изменчивость между колосьями одного растения «это модификационная изменчивость в пределах нормы реакции и она подчас оказывается весьма значительной: 0-17,9; 0-29,5; 0-47,9; 0-63,6%» и «данные по варьированию автофERTильности в пределах растения заставляют относиться с осторожностью к оценке тех растений, у которых был изолирован всего один колос» (с. 138). Следовательно, анализ эндогенной изменчивости снижает риск ошибочного суждения относительно склонности растения к ПСС.

Полагаем, что хорошим ориентиром при выборе желательных растений может служить выявленная в эксперименте интересная особенность

растений четвертого типа. Мы обратили внимание на то, что при колосе с самым высоким числом зерен, как правило, имелась своеобразная «группа поддержки», то есть колосья также с относительно большим числом зерновок, но все же более низким, чем у главенствующего колоса (табл. 3). Заметим, что чем ниже ПСС популяции, тем с большим вниманием следует относиться к случаям высокого уровня ПСС.

Изучение эндогенной изменчивости признаков расширяет спектр методов статистического анализа экспериментальных данных, например, определение генотипической составляющей в общей фенотипической изменчивости признака без смены поколений [8, 18, 25, 26].

Для ответа на поставленный вопрос небезынтересным будет, очевидно, анализ корреляции функционально значимых признаков растений не только с уровнем ПСС, но и с двумя типами ее изменчивости – в пределах и между растениями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Lundqvist A. Self-incompatibility in rye. II. Genetic control in the tetraploid rye // Hereditas. 1957. Bd. N 43. S. 467-511.
2. Федоров В.С., Смирнов В.Г., Соснихина С.П. АвтофERTильность диплоидной и тетраплоидной ржи // Цитология и генетика. 1971. Т. 5, № 1. С. 3-9.
3. Wricke G. Pseudo-Selbstkompatibilitat beim Roggen und ihre Ausnutzung in der Züchtung // Z. Planzenzucht. 1978. Bd 81, N 2. S.140-148.
4. Grau I. Zuchterische Konsequenzen einer einfachen Methode zur Auslösung von Pseudoselbstkompatibilität bei Winterroggen // Tagungsber. Acad. Landwirtschaftswiss. DDR. 1985. № 237. S. 69-72.
5. Шумный В.К. Генетический контроль систем размножения у растений // Итоги науки и техники. Общая генетика. Т. 3. М.: ВИНИТИ, 1978. С. 74-91.
6. Джаббаров И.Ш., Попова И.С. Псевдосамосовместимость яровой ржи в трех пунктах Таджикистана // Генетика хозяйственно-ценных признаков высших растений. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1990. С. 241-252.
7. Mamaev C.A. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.
8. Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 226 с.
9. Меттлер Л., Грэгг Т. Генетика популяций и эволюция. М.: Мир, 1972. 323 с.
10. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с.
11. Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Генетика ржи. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 261 с.
12. Bredshaw A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants // Advanced in genetic, Academ. Press: N.Y., Landon, 1965. V. 13. P. 115-157.
13. Ушаков Б.П. Статистическая обработка экспериментальных данных и их интерпретация с позиции популяционной биологии // Ж. общ. биол. 1978. Т. 39, № 4. С. 602-611.
14. Агаев М.Г. Криптоэлементы как универсальные единицы структуры популяций растений // Популяции растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. С. 202-213.
15. Суриков И.М. Несовместимость и эмбриональная стерильность растений. М.: Агропромиздат, 1991. 222 с.
16. Краснюк А.А. Узкородственное разведение у ржи. М.: Изд-во ТСХА им. В. И. Ленина, 1936. 52 с.
17. Кутерман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высшая школа, 1973. 255 с.
18. Синнот Э. Морфогенез растений. М.: ИЛ., 1963. 600 с.
19. Юсуфов А.Г. Гомеостаз и регуляция у растений (к вопросу об эволюции онтогенеза) // Ж. общ. биол. 1978. Т. 39, № 5. С. 657-670.
20. Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
21. Батыгин Н.Ф. Онтогенез высших растений. М.: Агропромиздат, 1986. 99 с.
22. Бондарь В.Т. Особенности поведения самоопыленных линий озимой ржи // Селекция и семеноводство. Киев: Наукова думка, 1971. Вып. 19. С. 22-26.
23. Кобылянский В.Д. Рожь. Генетические основы селекции. М.: Колос, 1982. 270 с.
24. Овчинников Н.Н., Шиханова Н.М. Закономерности онтогенеза однолетних злаковых культур. М.: Наука, 1964.
25. Драгавцев В.А. О возможности элиминации межиндивидуальной средовой компоненты дисперсии при оценке коэффициента повторяемости у растений // Генетика. 1969. Т. 5, № 2. С. 30-35.
26. Scheiner S.M., Goodnight C.J. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in population of the grass *Dactylis glomerata* // Evolution. 1984. V. 38, N 4. P. 845-855.

Резюмю

Тетраплоидты кара бидай өсімдігінің масақтары аралығында әндогенді өзгергіштігінің феноменологиясы зерттелген. Өздігінен тозандандыру, Өскемен аймағының егістік жағдайында жүргізілген. Әрбір өсімдіктен 5 масақка дейін өкшашуланған.

Түсініктер енгізілген: әндогенді өзгергіштіктің категориясы, өсімдіктің типі және әндогенді өзгергіштік бойынша популяциялардың құрылымы.

Жалғансәйкестіліктің жылдық орташа мәні мен әндогенді өзгергіштіктің көрсетілген сипаттамалары, өсіреле, жалғансәйкестілігінің кең және тар көлемдегі әндогенді өзгергіштік көрсететін, алайда жалғансәйкестілігі 10% жоғары және төмен өсімдіктер, яғни бірінші және төртінші тип өсімдіктерінің жиілігі арасында тығыз, он байланыс анықталған.

Жалғансәйкестіліктің әндогенді өзгергіштігінің себептері мен оны зерттеудің тиімділігі талқыланған.

Summary

Was researched of endogenous pseudocompatibility (PSC) variability – PSC variability between one plants tetraploid winter rye ears. Selfing were done in the field near Ust-Kamenogorsk. At last 5 ears were isolated on one plant. Were introduced some notions: category of endogenous variability, plants types and population structure according to endogenous variability. Was discovered close correlation between population PSC meaning and stated endogenous variability description, especially frequency of plants of first and fourth types (i. e. plants with lower and more than 10% PSC and narrow and broad endogenous PSC variability). Reasons of endogenous variability and expediency of its researching are being discussed.