

THE GENES OF
SELF-INCOMPATIBILITY
CONTROL CROSS
POLLINATION
OF BLOSSOMING
PLANTS

S. I. MALETSKII

Majority of blossoming plants having hermaphrodite flowers with functional pollen and eggs are unable of self-fertilization. In pollen (pollen tubes) and pistil tissues self incompatibility genes that stop pollen tube growth and leads to their destruction.

Большая часть цветковых растений, формируя обоеполые цветки и имея функционально активную пыльцу и яйцеклетки, неспособна к самооплодотворению. В пыльце (пыльцевых трубках) и тканях пестика цветков активны гены самонесовместимости, продукты взаимодействия которых ведут к остановке роста пыльцевых трубок и их разрушению.

ГЕНЫ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ КОНТРОЛИРУЮТ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ПЕРЕКРЕСТНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

С. И. МАЛЕЦКИЙ

Новосибирский государственный аграрный университет

Большинство возделываемых человеком растений относится к покрытосемянным, так как семена у них возникают внутри плода, а семенные покровы развиваются из стенок семязпочки. Возникновение семенных покровов сыграло выдающуюся роль в эволюции растений: оно привело к возникновению цветков. Цветок — видоизмененный побег, приспособленный для образования мужских и женских гамет, внутри цветка протекает интимный процесс слияния двух типов гамет в зиготу, то есть в цветке зарождаются новые растения. Существует огромное разнообразие цветков в мире растений, которое можно увидеть знакомясь со строением цветков отдельной популяции: оказывается, что у одних растений закладываются и формируются только пестичные (женские) цветки, а у других — тычиночные (мужские). Такие популяции называют раздельнополюми, и среди известных всем растений к их числу относятся конопля, тополь, облепиха. Доля растительных видов, формирующих раздельнополюе популяции, невелика, если рассматривать флору умеренных широт. Подавляющая часть растений формирует совершенные (обоеполые) цветки, где одновременно есть и тычинки и пестик, но перекрестное оплодотворение у них осуществляется столь же успешно, как и у раздельнополюх растений.

После распускания цветков и растрескивания пыльников из них высыпается пыльца, легко переносимая по воздуху ветром или насекомыми. Если пыльцевое зерно попало на рыльце собственного пестика, проросло, сформировало трубку и пыльцевая трубка достигла зародышевого мешка семязпочки, произошло слияние спермиев пыльцевой трубки с яйцеклеткой и центральным ядром, то этот процесс называют самооплодотворением, а растения, у которых преобладает самооплодотворение, называют самоопылителями. Среди известных растений-самоопылителей — пшеница, ячмень, томаты.

Большинство растений неспособны к самооплодотворению. Пыльца, попав на рыльце собственного цветка или на рыльце цветков того же растения, прорастает, но вскоре останавливает рост, и пыльцевые трубки погибают, не достигнув зародышевого мешка. Растения, неспособные к самооплодотворению вследствие подавления роста собственных

пыльцевых трубок, называют самонесовместимыми. Ясно, что самонесовместимые растения окажутся бесплодными (бессемянными), если на их цветки не попадет пыльца с соседних (неродственных) растений.

Первое упоминание в литературе о самонесовместимости можно найти в трудах немецкого ботаника И. Кельрейтера, опубликовавшего в 1765 году сообщение о самонесовместимости у коровяка (*Verbascum phoeniceum*). Распространение самонесовместимости в мире растений и ее роль в регуляции перекрестного размножения в растительных популяциях были осознаны в нашем веке после переоткрытия законов Г. Менделя и рождения новой биологической дисциплины — генетики.

Методы обнаружения самонесовместимости у растений. Все цветковые растения с совершенными цветками удобно разделить на две группы: самосовместимые (СС) — это растения-самоопылители и некоторые перекрестно размножающиеся растения и самонесовместимые (СН), перекрестно размножающиеся растения. Чтобы определить, как размножаются растения, есть ли у растений конкретной популяции признак самонесовместимости, надо провести наблюдения по завязыванию семян при контролируемых опылениях (скрещиваниях).

| Тип скрещивания | Образование семян | |
|---|-------------------|------|
| | СН | СС |
| Размножение отдельного(ых) растения(й) под индивидуальным(и) изолятором(ами) или на изолированном участке | Нет | Есть |
| Свободное переопыление двух или большего числа растений на изолированном участке | Есть | Есть |
| Искусственное самоопыление отдельных цветков на растениях | Нет | Есть |

Ныне обнаружено более 10 тыс. самонесовместимых растительных видов. Дальнейшее их описание удобно провести по типу цветков.

ГЕТЕРОМОРФНАЯ НЕСОВМЕСТИМОСТЬ

Самонесовместимые растения делят на две большие группы, каждая из которых содержит десятки ботанических семейств: 1) растения с гомоморфной несовместимостью; 2) растения с гетероморфной несовместимостью. У растений с гомоморфной несовместимостью нет различий в строении цветков — в пределах вида или популяции все цветки

морфологически идентичны. У растений с гетероморфной несовместимостью в популяциях встречаются два-три морфотипа цветков. Например, при дистилии в популяциях представлены два типа растений с разным строением цветков, при тристилии — три типа. В популяциях дистильных видов часть растений формирует цветки с короткими столбиками пестиков и длинными тычинками, а вторая часть — цветки с длинными столбиками пестиков и короткими тычинками (рис. 1).

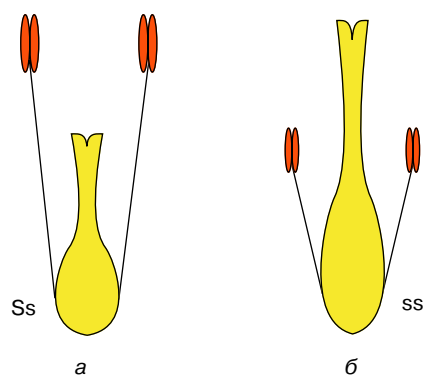


Рис. 1. Схематическое строение цветков у дистильных растений: а – короткостолбчатая форма с высокими тычинками (генотип Ss); б – длинностолбчатая форма с низкими тычинками (генотип ss).

Дистилия контролируется одним супергеном (суперген — блок сцепленных генов, передающийся потомству как одно целое): генотип растений с короткостолбчатыми цветками обозначают Ss, с длинностолбчатыми цветками — ss. Между цветками одного морфотипа самооплодотворение и перекрестное оплодотворение не осуществляются (так называемый иллегитимный вариант опыления), но оно возможно между растениями разных морфотипов (легитимный вариант опыления).

В название морфотипов (длинно-, короткостолбчатые цветки) включен признак — длина столбиков пестиков, тогда как реально гетеростилии сопутствует изменение не отдельного признака, а некоторой их совокупности: а) длина столбиков; б) размер клеток сосочков рыльца (у короткостолбчатых растений эти клетки мелкие, а у длинностолбчатых крупные); в) положение пыльника в венчике цветка относительно рыльца пестика (у длинностолбчатых тычинки располагаются ниже уровня поверхности рыльца, у короткостолбчатых — выше этого уровня); г) размер пыльцевых зерен (крупные пыльцевые зерна у короткостолбчатых цветков и мелкие пыльцевые зерна у длинностолбчатых); д) форма и структура экины (экина — внешняя оболочка пыльцевого зерна у цветковых растений); е) молекулярные (белковые) механизмы распознавания и

ингибции illegитимных вариантов опылений. Поэтому суперген S-s иногда записывают в более развернутом виде с указанием трех основных блоков генов, входящих в его структуру. Генотип растений с короткостолбчатыми цветками записывается GAP/gar, а генотип растений с длинностолбчатыми цветками – gar/gar (G – гинецей, A – андроцей, P – пыльца). Реализация illegитимных (несовместимых) вариантов опылений внутри популяции основана на молекулярных взаимодействиях (молекулярное распознавание) белков поверхности рыльца и пыльцевого зерна. Взаимодействие продуктов S-генов пыльцы и рыльца пестика тормозит прорастание и рост пыльцевых трубок: у самонесовместимых гетеростильных растений семена от самоопыления не завязываются, несмотря на то что цветки имеют нормально сформированные андроцей и гинецей.

Гетероморфия обнаружена в 24 семействах, в 155 родах, из которых 91 род принадлежит к семейству мареновых (Rubiaceae), бурачниковых (Borraginaceae), свинчаткоцветковых (Plumbaginaceae), примуловых (Primulaceae). Среди сельскохозяйственных видов к числу гетеростильных относится гречиха (*Fagopyrum esculentum*).

ГОМОМОРФНАЯ НЕСОВМЕСТИМОСТЬ

Гетероморфия цветков – очень эффективная иллюстрация способа регуляции перекрестного опыления и оплодотворения в популяциях растений.

Популярность гетероморфии обязана и вниманию, какое уделяли этому явлению исследователи. Так, Ч. Дарвин в 1877 году опубликовал книгу “Различные формы цветов у растений одного и того же вида”, посвященную проблеме гетероморфии цветков. Неизвестны примеры, чтобы столь же знаменитые авторы посвящали свои труды аналогичной по сути проблеме – гомоморфной несовместимости, хотя ее распространенность в мире растений многократно превышает распространенность гетероморфии. Особенно бедна литература на русском языке по внутривидовой гомоморфной несовместимости: впервые информация о генетике несовместимости у растений была изложена в обзоре В.А. Рыбина [3]. Публикации по экспериментальному изучению несовместимости у растений в СССР относятся лишь к 60-м годам, но число публикаций в отечественной литературе по этой фундаментальной проблеме мало [4, 5].

По характеру экспрессии различают два типа гомоморфной несовместимости: гаметофитный и спорофитный – в зависимости от того, пыльца (гаметофит) или материнское растение (спорофит) детерминирует реакцию несовместимости между пыльцевым зерном (пыльцевой трубкой) и поверхностью рыльца столбика или другими тканями пестика цветка. В табл. 1 перечислены ботанические семейства и роды, куда входят и многие виды культурных растений, обладающие гомоморфной несовместимостью, и указано основное число генов, детерминирующих этот признак.

Таблица 1. Важнейшие роды культурных растений, у которых описана гомоморфная самонесовместимость

| Семейство | Род |
|---|--|
| Однолокусная гаметофитная система несовместимости | |
| Solanaceae (пасленовые) | Nicotiana, Petunia, Solanum, Lycopersicon, Physalis |
| Rosaceae (розоцветные) | Malus, Prunus, Pyrus, Cerasus |
| Leguminosae (мотыльковые) | Trifolium, Medicago, Lotus, Prosopis |
| Scrophulariaceae (норичниковые) | Antirrhinum, Nemesia |
| Onagraceae (ослиниковые) | Oenothera |
| Liliaceae (лилейные) | Lilium |
| Commelinaceae (коммелиновые) | Tradescantia |
| 2–4-локусная гаметофитная система несовместимости | |
| Chenopodiaceae (маревые) | Beta |
| Ranunculaceae (лютиковые) | Ranunculus |
| Rhoedales (макоцветные) | Papaver |
| Gramineae (злаковые) | Secale, Festuca, Dactylis, Hordeum, Lolium, Phalaris |
| Спорофитная система несовместимости | |
| Cruciferae (крестоцветные) | Brassica, Raphanus, Eruca, Cardamine, Iberis |
| Compositae (сложноцветные) | Crepis, Parthenium, Cosmos |
| Convolvulaceae (вьюнковые) | Ipomoea |
| Corylaceae (лещинные) | Corylus |

Приведем особенности экспрессии и характер наследования реакции несовместимости (реакции распознавания) между пыльцевым зерном (пыльцевой трубкой) и тканью пестика у растений с гомоморфной несовместимостью.

Гаметофитный тип несовместимости. Концепция гаметофитной несовместимости у растений была первоначально выдвинута Истом и Мангельсдорфом в 1925 году при изучении генетического контроля несовместимости на табаке *Nicotiana sanderae*. Были сформулированы следующие принципы функционирования системы несовместимости: а) в пыльцевом зерне и ткани пестика активны одни и те же факторы (гены), контролирующие синтез распознающих друг друга субстанций; б) экспрессия генов несовместимости осуществляется независимо в гаплоидной пыльцевой трубке и диплоидной ткани пестика; в) результирующее опыление возможно, если аллели несовместимости в пыльцевой трубке и ткани пестика различны, если же они одинаковы, то рост пыльцевой трубки ингибируется независимо от того, получено ли пыльцевое зерно с цветка собственного растения или любого другого, несущего тот же самый аллель несовместимости; г) в популяциях все растения гетерозиготны по аллелям несовместимости; д) факторы (гены), ответственные за самонесовместимость и внутривидовую перекрестную несовместимость, одни и те же; е) гены несовместимости представлены сериями множественных аллелей, и каждый аллель получает свой порядковый номер по мере их открытия. Лocus несовместимости (locus – место локализации определенного гена в хромосоме) был обозначен буквой S (self-incompatibility), а его аллели – буквой S с индексами: S_1, S_2, S_3 и т. д.

Исходя из изложенных принципов функционирования само- и внутривидовой несовместимости очевидно, что если скрестить два растения, у которых все четыре аллеля различны (например, $S_1S_2 \times S_3S_4$), то в потомстве получим четыре интерфертильные¹, но интрастерильные² группы, то есть перекрестное оплодотворение внутри каждой из групп невозможно, но возможны скрещивания с растениями трех других групп. Действительно, в потомстве от скрещивания $\text{♀}S_1S_2 \times \text{♂}S_3S_4$ получаем четыре группы потомков: $S_1S_3, S_1S_4, S_2S_3, S_2S_4$. Если же у скрещиваемых растений есть один общий аллель (аллели – различные состояния отдельного гена, вызывающие фенотипические различия и локализованные на гомологичных участках гомологичных хромосом), то в потомстве получаются

¹ Интерфертильность – совместимый вариант опылений между растениями различных S-генотипов, например при переопылении растений генотипов $\text{♀}S_1S_2 \times \text{♂}S_3S_4$.

² Интрастерильность – несовместимый вариант опылений двух или большего числа растений в популяции, имеющих идентичный S-генотип, например нескрещиваемость растений одного генотипа – S_1S_2 .

две интрастерильные и интерфертильные группы. Например, скрещивание $\text{♀}S_1S_2 \times \text{♂}S_1S_3$ дает потомство S_1S_3, S_2S_3 , так как пыльцевые трубки с аллелем S_1 не участвуют в образовании зигот (несовместимы, рис. 2).

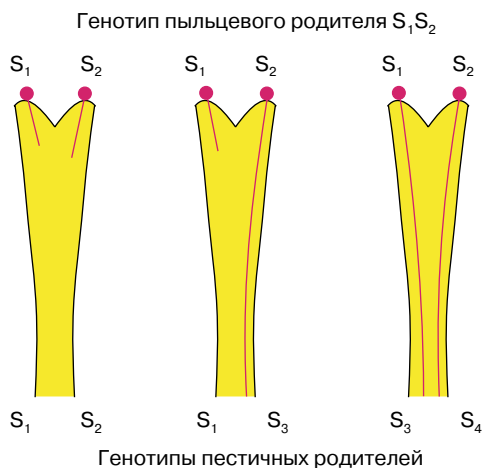


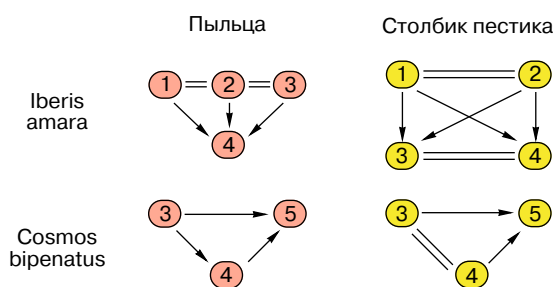
Рис. 2. Рост пыльцевых трубок при опылении трех растений генотипов S_1S_2, S_1S_3 и S_3S_4 пыльцой растения генотипа S_1S_2 (гаметофитный тип несовместимости).

При гаметофитной однолокусной несовместимости типа *Nicotiana* в популяциях поддерживается огромное разнообразие аллелей, неизвестное прежде для других признаков, изучаемых методами экспериментальной генетики. Число S-аллелей, равное 45, описано в популяции энотеры (*Oenothera organensis*) численностью всего 500 особей. Возможное число аллелей у клеверов *Trifolium pratense* и *T. repens* близко к 400. Минимальное число S-аллелей в популяции не может быть менее трех. В этом случае эффективность перекрестного опыления будет очень невысокой. Например, при равной частоте трех аллелей в популяции доля совместимых вариантов переноса пыльцы не будет превышать 1/3.

Однолокусная мультиаллельная несовместимость гаметофитного типа встречается не только у *Nicotiana sanderae*, но и у других представителей семейства пасленовых (*Solanaceae*). Кроме пасленовых аналогичный тип несовместимости описан и для видов семейства *Rosaceae*, куда относятся многие садовые растения (яблоня, груша, слива, черешня). Самонесовместимость плодовых деревьев, размножаемых вегетативно, делает необходимой закладку многосортных садов, так как высадка на большой площади деревьев одного сорта (одного клона) исключает возможность результирующего перекрестного опыления и делает такие сады бесплодными.

Спорофитный контроль несовместимости. При спорофитном контроле реакция несовместимости определяется не генотипом пыльцевого зерна

(гаметофита), а генотипом самого растения. Это означает, что S-аллели экспрессируются в диплоидных тканях и затем их продукты попадают в гаплоидные гаметофиты. Предполагается, что S-аллели экспрессируются в тапетальных клетках¹, выстилающих пыльник и питающих микроспоры. Спорофитной системе контроля само- и перекрестной несовместимости, так же как и гаметофитной, присущ множественный аллелизм. Экспрессия S-аллелей в диплоидных клетках тапетума создает условия для взаимодействия продуктов активности двух аллелей, то есть между ними возникают отношения доминирования (доминантность – проявление у гетерозиготы A_1A_2 только одного из аллелей, например A_1) или кодоминирования (кодоминантность – проявление у гетерозиготы A_1A_2 признаков обоих аллелей). Например, запись $S_1 > S_2 > S_3 > S_4$ означает ряд доминирования. Доминирование возможно как в пыльцевом зерне, так и в тканях пестика. Если же аллели имеют независимое проявление (кодоминирование), между ними ставят знак равенства. Например, запись $S_1 = S_2$ означает, что аллели S_1 и S_2 имеют независимый характер проявления, то есть оба продукта представлены в отдельном пыльцевом зерне (или ткани пестика). Межаллельные отношения в пыльце и столбике *Iberis amara* и *Cosmos bipenatus* показаны ниже.



Спорофитный тип несовместимости характерен для растений семейства крестоцветных (Cruciferae) и сложноцветных (Compositae). Отсюда следует, что у таких важнейших сельскохозяйственных растений, как капуста, редис, репа, подсолнечник, перекрестное опыление контролируется S-генами со спорофитным типом действия.

Хотя сама реакция между пыльцевым зерном и пестиком при гомоморфии контролируется одним или несколькими генами, но, как и при описании гетероморфии, можно выделить комплексы признаков, характеризующие эти системы контроля перекрестного опыления у гомоморфных самонесовместимых растений (табл. 2).

¹ Тапетум – выстилающий слой клеток в пыльниках цветка, питающий пыльцевые зерна в процессе их формирования.

Структура S-локуса и мутации самофертильности.

Рассмотрим структуру S-локуса у пасленовых, связав ее с феноменологией реакции несовместимости, а также с данными генетического анализа о строении локуса несовместимости. При попадании пыльцы на рыльце собственного цветка у пасленовых происходит гидратация пыльцевых зерен за счет выделений рыльца. Гидратированные пыльцевые зерна нормально прорастают, и пыльцевая трубка растет в межклеточном пространстве столбика. Вскоре после начала роста стенки пыльцевой трубки начинают утончаться и в кончике трубки появляются многочисленные частицы размером около 2 мкм. Трубка разбухает и лопается, дальнейший ее рост становится невозможным. Реакция несовместимости в полости столбика у растений с гаметофитным типом несовместимости, когда происходит разрушение пыльцевой трубки, напоминает картину вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Известно, что клетки синергид² выделяют вещество(а), взаимодействие которого(ых) с пыльцевой трубкой разрушает ее. Предполагается, что в реакции несовместимости принимает участие вещество-посредник из синергид или аналогичный продукт синтезируется непосредственно в столбике.

Из данных генанализа следует, что субстрат несовместимости синтезируется как в пыльцевой трубке, так и в ткани столбика. Реакция несовместимости не наступает до тех пор, пока в пыльцевой трубке не произойдет второе митотическое деление, приводящее к формированию клеток спермиев.

Экспериментально установлено, что S-локус имеет сложную структуру, составленную не менее чем из трех сегментов (схема 1), из которых один сегмент специфический и два неспецифических. Один из неспецифических сегментов активен в пыльце, а второй – в ткани столбика. Найдено, что продукты S-генов – гликопротеины (сложные молекулы, составленные из молекул белка и высокомолекулярных углеводов). Мономеры гликопротеинов образуются как в столбике цветка еще до начала роста пыльцевых трубок, так и в кончике проросших пыльцевых трубок. Мономеры (субъединицы, из которых составлены белки-олигомеры: димеры, тримеры и т.п.) нефункциональны. Если же в растущей пыльцевой трубке встречаются идентичные мономеры из пыльцы и столбика, то образуются функциональные молекулы димеров (белков-олигомеров, составленных из двух мономеров), которые крепятся к поверхности ее апекса. Возникающие димеры по своей природе должны быть идентичны молекулам-посредникам из синергид, вызывающих растворение наружной оболочки пыльцевой трубки и изливание содержимого трубки в зародышевый мешок при оплодотворении.

² Синергиды – два ядра зародышевого мешка покрытосемянных растений, расположенные в его микропиллярной части и участвующие в двойном оплодотворении.

Таблица 2. Морфологические и физиологические особенности, отличающие споро- и гаметофитную мультиаллельные системы несовместимости

| Признак | Тип несовместимости | |
|--|------------------------------|-------------------------|
| | гаметофитная | спорофитная |
| Пыльцевые зерна | Двухядерные | Трехъядерные |
| Дыхание | Слабое | Сильное |
| Жизнеспособность | Длительная | Короткая |
| Рост in vitro | Легкий | Трудный |
| Сосочки рыльца | Влажные с “рваной кутикулой” | Сухие с целой кутикулой |
| Место ингибции пыльцевых трубок | В столбике | На поверхности рыльца |
| Место локализации каллозы в несовместимой пыльце | Интина | Экзина |

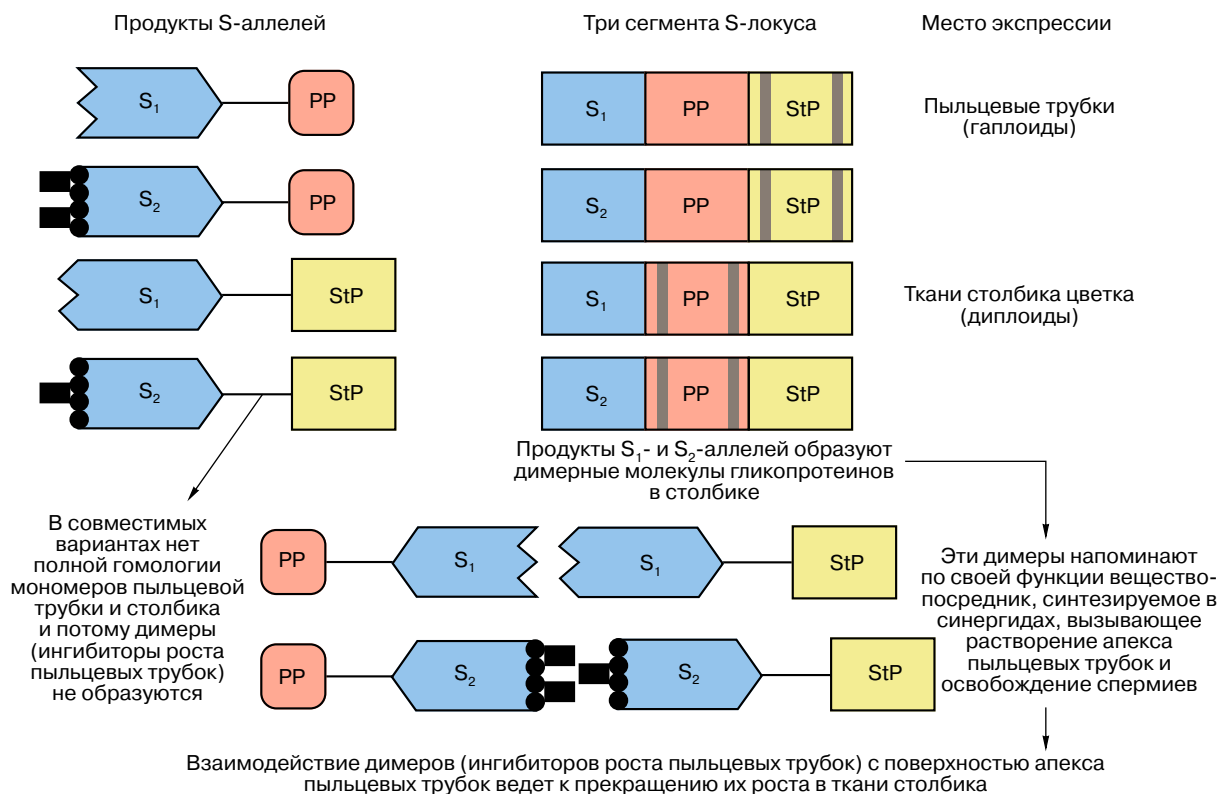


Схема 1. Модель образования продуктов S-генов в ткани столбика цветка у гетерозиготы S₁S₂, приводящих к разрушению пыльцевых трубок и нарушению процесса самооплодотворения у пасленовых при гаметофитном контроле несовместимости. S₁ и S₂ – сегменты специфичности локуса несовместимости; PP (pollen part) – сегмент локуса, активный в пыльцевой трубке; StP (style part) – сегмент локуса, активный в столбике пестика.

Трехсегментная структура S-локуса была впервые предложена Д. Льюисом в 1964 году и подытожила данные многолетних исследований о специфичности проявления самофертильных радиомутантов [2]. Самофертильными называют мутации S-генов, приводящие к утрате реакции несовместимости, так что у самофертильных (самосовместимых) растений семена от самоопыления завязываются столь же ус-

пешно, как и от совместимого перекрестного опыления. Независимо от того, в каком из сегментов S-локуса произошла мутация, носители таких мутаций становятся самофертильными – не наблюдается торможения роста пыльцевых трубок в столбике пестика. Пыльцевые трубки с мутацией в пыльцевом сегменте ведут себя так, как будто они несут другой (третий) – совместимый аллель. Однако в

отличие от растений — носителей новых аллелей растения с мутацией в пыльцевой части S-локуса самосовместимы (самосовместимость — способность растений к самооплодотворению). Растения с мутацией в пестичном сегменте S-локуса также самофертильны, но пыльца таких растений неотличима от пыльцы растений, не затронутых мутацией.

Реакция несовместимости у растений со спорофитным контролем. Трехсегментная структура S-локуса, вероятно, присуща и растениям со спорофитным контролем несовместимости, у которых реакция несовместимости протекает на поверхности рыльца. Белки тапетума, вкрапленные в тектум (слой, разделяющий интину и экзину) пыльцевого зерна у крестоцветных, прикрепляются к поверхности пыльцы с помощью липопротеинов, образующих липкий слой вокруг пыльцевого зерна. Этот слой получил обозначение в английской литературе “tryphine” (“трифина”), а в немецкой литературе — “pollenkitt” (“полленкитт”). Белки трифины играют важную роль в прикреплении (приклеивании) пыльцы к рыльцу пестика, участвуя тем самым в реакции распознавания между белками пыльцевого зерна и тканью рыльца пестика, препятствуя прорастанию собственной пыльцы или пыльцы с растений идентичных S-генотипов.

Самонесовместимость и селекция растений. Самонесовместимость широко используется в селекции, так как садоводы давно заметили, что если высадить в саду деревья только одного сорта (яблоня, груша, слива), то такие сады оказываются бесплодными. Каждый сорт — это один клон (один генотип), так как размножение сортов плодовых растений осуществляется вегетативно, путем прививки. Чтобы сад был плодоносящим, надо, чтобы в саду одновременно росли два или большее число сортов. Эта идея была использована в конце 40-х годов при получении гибридных сортов у овощных растений (различных видов капусты). Для получения растений, гомозиготных по генам несовместимости, используют приемы, позволяющие преодолеть реакцию несовместимости и получить потомство от самооплодотворения (опыление незрелых цветков, температурная обработка цветков). При одновременном выращивании двух линий капусты, гомози-

готных по различным генам несовместимости, образуется 100% гибридов.

Таким образом, самонесовместимость, контролируя перекрестное опыление у растений, препятствует гомозиготизации генов и предотвращает негативные последствия, возникающие в потомствах родственных скрещиваний. Она сохраняет в растительных популяциях высокий уровень гетерозиготности генов, поддерживая на определенном уровне эффект гетерозиса (гибридную мощность), позволяя растениям лучше адаптироваться к разнообразным условиям среды. Гены самонесовместимости используются при получении гибридных сортов. Информация о распространении конкретных генов (аллелей) самонесовместимости нужна при закладке садовых плантаций.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Дарвин Ч.* Различные формы цветов у растений одного и того же вида. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 7. С. 31–254.
2. *Малецкий С.И.* О происхождении гаметофитных генов у самонесовместимых видов растений // Генетика. 1969. Т. 5. № 1. С. 159–167.
3. *Рыбин В.А.* Самостерильность и самофертильность как фактор селекции // Теоретические основы селекции растений. М.; Л.: Гос. изд-во совхоз. и колхоз. лит., 1935. Т. 3. С. 463–494.
4. *Суриков И.М.* Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений / Успехи современной генетики. М.: Наука, 1972. Т. 4. С. 119–169.
5. *Суриков И.М.* Несовместимость и эмбриональная стерильность растений. М.: Агропромиздат, 1991. 220 с.

* * *

Станислав Игнатьевич Малецкий, доктор биологических наук, профессор, специалист в области генетики растений, работает в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения Российской Академии наук. Автор более 120 научных работ, среди которых несколько монографий, написанных лично или в соавторстве с учениками и коллегами.