

## ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

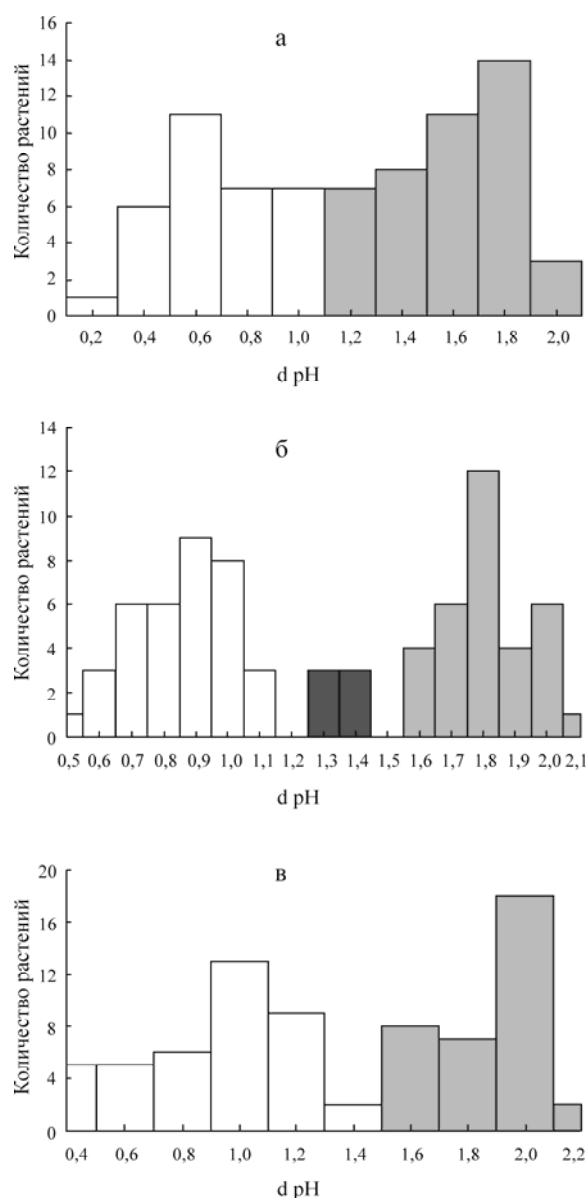
В.А. Пухальский

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, e-mail: pukhalsk@vigg.ru

Конец прошлого и начало нынешнего века ознаменовались крупными успехами селекционеров, работающих над созданием новых сортов и гибридов всех основных сельскохозяйственных культур. Несомненно, немалую роль в этом сыграли данные, полученные при разработке вопросов общей и частной генетики растений. В то же время основу селекционного процесса продолжают составлять положения, разработанные генетиками еще в начале XX века, о которых Н.И. Вавилов писал: «История селекции последних десятилетий наглядно показывает исключительную значимость в практике селекции основных генетических установлений, как понятие генотипа и фенотипа, т. е. различие наследственной и ненаследственной изменчивости, обоснованного исследованиями Иогансена понятия гомозиготности и гетерозиготности, доминирования и рецессивности признаков. Без этих понятий по существу трудно представить себе в наше время селекционную работу. Огромную роль сыграло установление менделевских закономерностей дискретной наследственности в явлениях гибридизации, ставших по существу отправным пунктом всей гибридизационной работы в применении как к растениям, размножающимся семенами, так и к животным» (Вавилов, 1987. С. 225–226). К этому следует добавить и получившее широкое распространение в процессе селекции создание гетерозисных гибридов различных сельскохозяйственных культур, отдаленную гибридизацию с целью интрогрессии хозяйственно ценных признаков от диких и/или реликтовых видов культурных растений, мутагенез, полиплоидию, а в самое последнее время методы получения трансгенных растений. Все это – разработки генетиков, без которых мы не имели бы про-

гресса селекции, который мы имеем. И все же мы должны признать, что, хотя многие пробелы в генетической теории селекции, на которые указывал еще Н.И. Вавилов (1987), преодолены, остается значительный ряд вопросов, требующих осмысления и своего разрешения. На некоторых из них мне хотелось бы остановиться в настоящей статье.

**Индивидуальный отбор у самоопылителей** практически является основным видом отбора. В результате его применения созданы и создаются сорта, выровненные по морфологическим и основным хозяйственно важным признакам (качество муки у пшеницы, длина волокна у льна, отсутствие алкалоидов у люпина и т. п.). Однако изучение сортов культур самоопылителей показывает, что многие (если не все!) из них представляют собой смесь биотипов (скорее, генотипов) с разной частотой растений, к ним относящихся. Например, показано, что распространенные сорта ячменя четко разделяются на биотипы (генотипы?) по способности подкислять среду в зависимости от присутствия ионов калия (рис. 1). Возможно, однако, что здесь имеет место пенетрантность. Во всяком случае, эти факты требуют серьезного обсуждения. Гетерогенность сортов ячменя была установлена и при изучении гордеиновых локусов. Так, А.А. Поморцевым и Е.В. Лялиной (2003) показано, что, по крайней мере, около 24 % сортов ячменя из 120, допущенных к возделыванию в России, являются гетерогенными по локусам гордеина (HRD). В нашей работе по созданию нематодоустойчивых линий ячменя был использован SSD-метод отбора (рис. 2) (Osipova *et al.*, 1997). При этом обращали внимание на выравнивание линий по признакам «устойчивость к поражению», «высота растений», «продуктив-



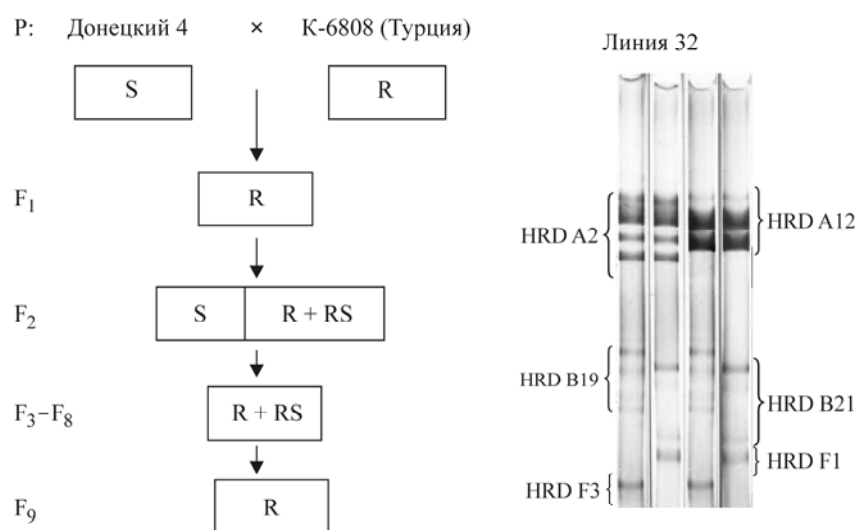
**Рис. 1.** Биотипы сортов ячменя по способности подкислять среду в присутствии ионов калия.  
а – Зазерский 85; б – МК5824; в – МК9316.

ная кустистость», «масса зерна с растения», «число зерен с растения», «масса 100 зерен» (табл. 1). К F<sub>9</sub> было отобрано 15 линий, не пораженных нематодами, которые были хорошо выравнены по основным морфологическим и хозяйственным признакам (табл. 2). Однако тестирование этих линий по *Hrd* генам показало, что все они гетерогенны, что хорошо видно на рис. 2, где представлена электрофореграмма линии 32. Иными словами, в процессе индивидуального отбора у самоопылителей достигается гомозиготность по ограничен-

ному числу генов, определяющих основные морфологические и хозяйственные признаки. Хорошо это или плохо? На этот вопрос в настоящее время нет однозначного ответа. С точки зрения семеноводства, это, по-видимому, плохо, так как в процессе размножения сортов при их пересеве изменяется соотношение определенных генотипов в сорте. Возможно, это часто и является причиной «вырождения» сортов самоопылителей. С другой стороны, гетерогенность по некоторым генам способствует устойчивости определенных генотипов растений к стрессовым факторам внешней среды. Если же говорить о «полной» гомозиготизации по всем генам, то здесь возможен только один путь: от гибрида через гаплоид к диплоидному сорту. Этот тезис хорошо иллюстрируют данные по сравнительному определению локусов гордеина у сортов Московский 3 (получен методом индивидуального отбора из гибридной комбинации Вуни × Топаз) и БИОС-1 (получен в результате удвоения хромосом у гаплоида, полученного с применением бульбозумного метода из гибридной комбинации Боратинский × линия 5343) (рис. 3).

**Явление гетерозиса** в настоящее время интенсивно используется селекционерами, работающими с различными видами растений. Удивительно, но генетики до сих пор не разработали удовлетворительную теорию этого явления. Совершенно прав Р. Френкель, говоря, что «... мы сталкиваемся с поразительным несоответствием между ограниченными представлениями о причинах и механизме гетерозиса, с одной стороны, и широким использованием гибридной мощности в сельскохозяйственной практике, – с другой» (1987. С. 15). Объяснения этого явления основываются на следующих гипотезах: – доминирование (Jones, 1917; Keeble, Pellew, 1910); – сверхдоминирование (East, 1936); – компенсационный комплекс генов (Струнников, 1983, 1986).

Однако ни одна из этих гипотез до сих пор не дала возможности разработать «хорошую» теорию и удовлетворительные методы тестирования линий, позволяющие при скрещивании получать гетерозисный эффект. Дискуссии в этом направлении продолжаются. Но до окончательного решения вопроса, по-видимому, еще далеко.



**Рис. 2.** Схема выделения гомозиготных по устойчивости к нематоду *H. filipjevi* линий ярового ячменя и электрофоретические спектры гордеинов линии 32. (Данные А.А. Поморцева).

**Таблица 1**

Характеристика линий ярового ячменя, устойчивых к *Heterodera filipjevi* (1993–1994)

№	Линия	Высота растения (см)	Продуктивная кустистость (шт.)	Масса зерна с растения (г)	Число зерен с растения (шт.)	Масса 100 зерен
1	14	80,0	3,8	1,85	33,1	5,6
2	16	60,0	3,5	2,62	62,4	4,2
3	32	85,0	2,7	2,14	41,1	5,2
4	33	90,0	3,5	2,5	43,9	5,7
5	72	95,0	1,5	2,8	50,0	3,6
6	77	94,0	3,5	2,55	42,5	6,0
7	89	70,0	3,2	1,95	44,3	4,4
8	100	88,0	1,5	0,92	48,8	4,9
9	121	85,0	2,1	1,65	44,6	3,7
10	135	85,0	1,2	1,85	42,0	4,4
11	180	75,0	3,0	1,86	36,5	5,1
12	188	80,0	1,5	1,20	25,0	4,8
13	192	75,0	1,2	1,14	25,3	4,8
14	210	70,0	2,2	2,92	57,3	2,1
15	216	80,0	3,3	2,20	42,3	5,2
Зазерский 85/st		68,0	2,6	1,79	41,9	4,3
НСР 05		2,45	0,22	0,14	2,67	0,17

Таблица 2

## Образцы яровой мягкой пшеницы

Сорт, форма	Геном	2n	Происхождение	Автор
Canthatch TetraCanthatch	AABBDD AABB	42 28	Thatcher/Kenya Farmer из сорта Canthatch	Kerber, 1964
Prelude tetraPrelude	AABBDD AABB	42 28	Downy Gehum/Fraser из сорта Prelude	Kaltsikes <i>et al.</i> , 1969
Thatcher tetraThatcher	AABBDD AABB	42 28	Marquis/Iumillo//Marquis/Kanred из сорта Thatcher	Kaltsikes <i>et al.</i> , 1969
RL 5404	AABBD'D'*	42	T-Thatcher/ <i>Ae. tauschii</i>	Kerber, Tipples, 1969

\* D' – нативный геном вида-сородича.

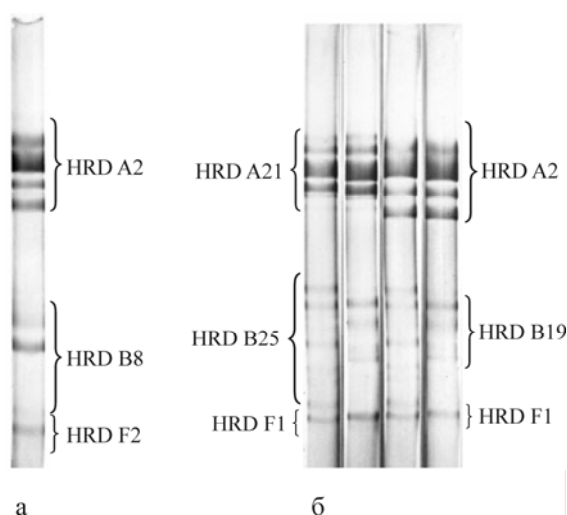


Рис. 3. Электрофоретические спектры гордеинов ярового ячменя сортов БИОС-1 (а) и Московский 3 (б). (По: Поморцев, Лялина, 2003).

**Биотехнология** в селекционном процессе занимает не столь «высокое» место, как это было бы желательно. Это, по-видимому, объясняется тем, что усилия и действия биотехнологов часто не имеют под собой хорошей генетической базы. В селекцентрах России (да и бывшего СССР) работы биотехнологических лабораторий очень слабо были связаны с селекционными лабораториями. Огромные усилия затрачивались и затрачиваются сейчас на получение соматоклональной изменчивости. Вскрыты такие основные механизмы, ее вызывающие, как изменение числа хромосом, изменение морфологии хромосом, генные мутации, соматический кроссинговер, репрессия генов, дерепрессия

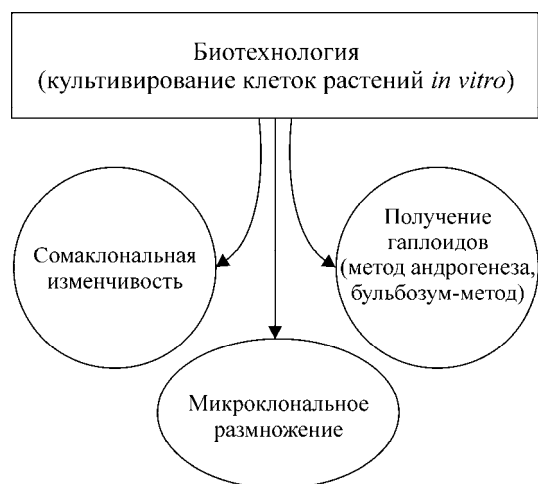


Рис. 4. Схема микроклонального размножения растений *in vitro*.

генов, изменение метилирования ДНК, транспозиции (Кунах, 2004). Все это интересно для познания процесса, но практический выход селекционно значимых форм ничтожен. И когда в научных статьях написано, что задачей ставилось получение солеустойчивых форм пшеницы при культивировании клеток на солесодержащей среде, на ум приходят мысли о ламаркистских взглядах авторов. Это же касается попыток создания этими методами форм, устойчивых к корневым гнилям и т. п. Слабо учитывается тезис, что размах соматоклональной изменчивости только в отдельных случаях выходит за пределы данного конкретного вида растений (Кунах, 2004). Вторым направлением

культивирования растений *in vitro* является микроклональное размножение (рис. 4). Здесь практический выход несомненен. Но всегда следует помнить опыт многих лабораторий, получавших сорта картофеля, свободные от вирусов, но зараженные вироидами. Наш опыт показывает, что наиболее действенным приложением усилий биотехнологов к селекционному процессу есть и будет получение дигаплоидов на основе гибридного материала селекционера (Пухальский и др., 1988; Неттевич и др., 1989). Совершенно ясно, что во всех трех направлениях работы необходима разработка правильного сочетания генетических положений со всем комплексом биотехнологических методов.

**Отдаленная гибридизация растений** прошла более чем вековой путь. Получено много результатов, интересных как с теоретической, так и с практической точки зрения. Это хорошо видно из последнего сборника, выпущенного Главным ботаническим садом РАН в 2003 г. (Отдаленная гибридизация ..., 2003), и тезисов докладов на 3-м съезде ВОГиС (Генетика в XXI веке ..., 2004). Однако из этих же сборников видно, что во многих работах преобладают элементы случайности. Дело в том, что настало время более пристального сравнительного изучения эволюционного становления геномов культурных и реликтовых видов сельскохозяйственных культур и их диких сородичей, а также эволюционной дифференциации гомеологичных хромосом у этих же групп видов. Последнее позволит понять причины компенсационных эффектов при хромосомных замещениях (Pukhalskiy *et al.*, 2001). В качестве иллюстрации полезности изучения влияния геномов можно привести наши данные и данные других исследователей по изучению генома D у мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Объектом наших исследований были тетраформы мягкой пшеницы (табл. 2).

При этом был установлен факт повышения полевой устойчивости к мучнистой росе формы tetraCanthatch по сравнению с сортом Canthatch (табл. 3).

Было высказано предположение о наличии генов-супрессоров устойчивости к мучнистой росе в хромосомах генома D. Для проверки этой гипотезы были проведены серия скрещиваний и испытание устойчиво-

сти к мучнистой росе гибридов F<sub>1</sub> на фоне искусственного заражения в сравнении с сортами мягкой пшеницы и синтетической формой RL5404 (табл. 4). Была показана высокая устойчивость к мучнистой росе формы RL5404 (tetraCanthatch/*Aegilops tauschii* var. *straugulata*), балл поражения 1–2. Этот признак хорошо проявился в F<sub>1</sub> в комбинациях скрещивания RL5404 × Саратовская 29 и RL5404 × Московская 21 (балл поражения 1). Однако в комбинации скрещивания RL5404 × Canthatch устойчивость была значительно ниже (балл 3). Приведенные данные подтверждают наличие в геноме D сорта Canthatch генов-супрессоров устойчивости растений к мучнистой росе. Сорта же Саратовская 29 и Московская 21 таких генов в хромосомах генома D не имеют.

Таблица 3

Поражаемость\* форм яровой мягкой пшеницы мучнистой росой

Сорт, форма	Геном	Первый учет	Второй учет
Canthatch	AABBDD	3	9
tetraCanthatch	AABB	2	7
Prelude	AABBDD	7	9
tetraPrelude	AABB	3	9
Thatcher	AABBDD	5	9
tetraThatcher	AABB	3	7
RL 5404	AABBD'D'	1	1–2

\* Здесь и в табл. 4 дана по 10-балльной шкале.

Таблица 4

Поражаемость яровой мягкой пшеницы мучнистой росой на фоне искусственного заражения

Сорт, форма, гибрид	Геном	Балл
Canthatch	AABBDD	5
tetraCanthatch	AABB	4
RL5404	AABBD'D'	1–2
F <sub>1</sub> (RL5404 × Canthatch)	AABBDD'	3
F <sub>1</sub> (RL5404 × Саратовская 29)	AABBDD'	1
F <sub>1</sub> (RL5404 × Московская 21)	AABBDD'	1
Саратовская 29	AABBDD	5
Московская 21	AABBDD	5

Исходные три сорта мягкой пшеницы в полевых условиях сильно поражались мучнистой росой (балл 5). Само же создание (Kerber, 1969) линии RL5404 на основе скрещивания тетраформы сорта Canthatch (геном AABB) с *Ae. tauschii* (геном D'D') говорит о возможности выявления нового генома D', в хромосомах которого не только отсутствуют гены-супрессоры, но и находятся гены устойчивости к мучнистой росе. Это и объясняет тот факт, что гибриды F<sub>1</sub> комбинации RL5404 × Canthatch поражались меньше (балл 3), чем сам сорт.

В дальнейшем это положение о наличии генов-супрессоров получило подтверждение при анализе нами полевой устойчивости к мучнистой росе вида *T. kiharae* Dorof. et Migusch. (аллополиплоид *T. timopheevii* Zhuk./*Ae. tauschii*), геном A<sup>t</sup>A<sup>t</sup>GGD'D'. Вид *T. kiharae* в годы эпифитотий мучнистой росы поражен в условиях Московской области на 5–10 % при полной иммунности вида *T. timopheevii*. Это позволяет утверждать, что гены-супрессоры, привнесенные в его геном хромосомами генома D' (*Ae. tauschii*), супрессируют и гены геномов A<sup>t</sup> и G. Это объясняется случайным выбором японскими исследователями образца *Ae. tauschii*, несущего гены, супрессирующие гены *Pm* вида *T. timopheevii*. Идея о наличии генов-супрессоров в геноме D получила подтверждение в более поздних исследованиях, когда было показано и наличие на хромосомах генома D генов, супрессирующих гены *Sr* и *Lr*, свойственные видам *T. aestivum* (McIntosh, Dyck, 1975; Kerber, Green, 1980; Nelson, Singh, 1997), *T. durum* Desf. (Bai, Knott, 1992), а также гена, подавляющего гены *Pm17* и *Pm8* (Ren *et al.*, 1996, 1997). Этот ген был локализован на хромосоме 7D (Zeller, Hsam, 1996). Идентичных генов-супрессоров в других геномах пшениц (имеются в виду геномы A, B и G) до сих пор не обнаружено. Одновременно была выдвинута гипотеза (Bai, Knott, 1992) о селективном преимуществе форм, несущих гены-супрессоры в геноме D. Эта гипотеза требует детальной проверки. Как показали наши исследования, при подборе сортов *T. aestivum*, у которых в геноме D отсутствуют гены-супрессоры, для скрещивания с этим видом существует реальная возможность селекции высокопродуктивных

линий, устойчивых к мучнистой росе. При этом были осуществлены введение в геном *T. aestivum* генов устойчивости к мучнистой росе от *T. timopheevii* (если судить по результатам дифференциальной окраски хромосом, пришедших, по-видимому, из генома G) и замена хромосом генома D' *Ae. tauschii*, несущих гены-супрессоры устойчивости, на хромосомы, свободные от этих генов. Исследование межвидовых гибридов, полученных от скрещивания *T. aestivum* с видами *T. kiharae*, *T. timopheevii* и *T. militinae* Zhuk. et Migusch., показало, что частота замещения целых хромосом значительно выше, чем хромосомных перестроек. Всего было выявлено 69 замещений, включавших хромосомы генома G, 30 замещений хромосомами генома A<sup>t</sup> и только 18 замещений хромосомами генома D'. Замещения в основном происходят между хромосомами родственных геномов A<sup>t</sup> → A, G → B, D' → D и гомологами: 2D'/2D, 5D'/5D и т. п. Это свидетельствует о том, что манипуляции с хромосомами генома D' затруднены и, следовательно, существует необходимость значительного увеличения объемов экспериментов.

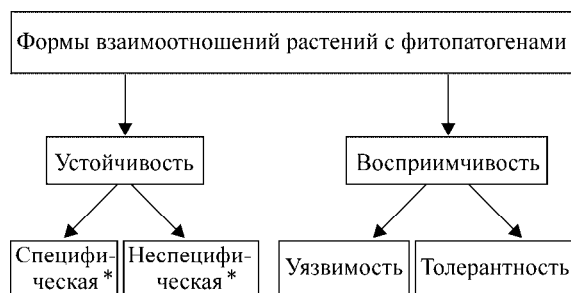
И еще одно наблюдение при манипуляциях с геномом D. Мы сопоставили дозу генома D в гибридах и процент содержания белка в эндосперме. Были получены следующие данные: AABB – 19,7 %; AABBDD – 16,2 %; AABBDDD – 9,4 %.

Это свидетельствует о следующем:

- для пшеницы свойственен определенный оптимум синтеза белков, который варьирует в определенном для данного вида диапазоне;
- идентично происходит процесс синтеза аминокислот в белке;
- при становлении новых видов в процессе аллополиплоидизации сохраняется одинаковый баланс содержания белка и аминокислот.

Поэтому проблема состоит в том, чтобы дать точное теоретическое обоснование целеобразных пределов повышения содержания белка или незаменимых аминокислот в зерне создаваемых сортов.

**Устойчивость растений к фитопатогенам** в настоящее время является актуальной проблемой при селекции интенсивных сор-

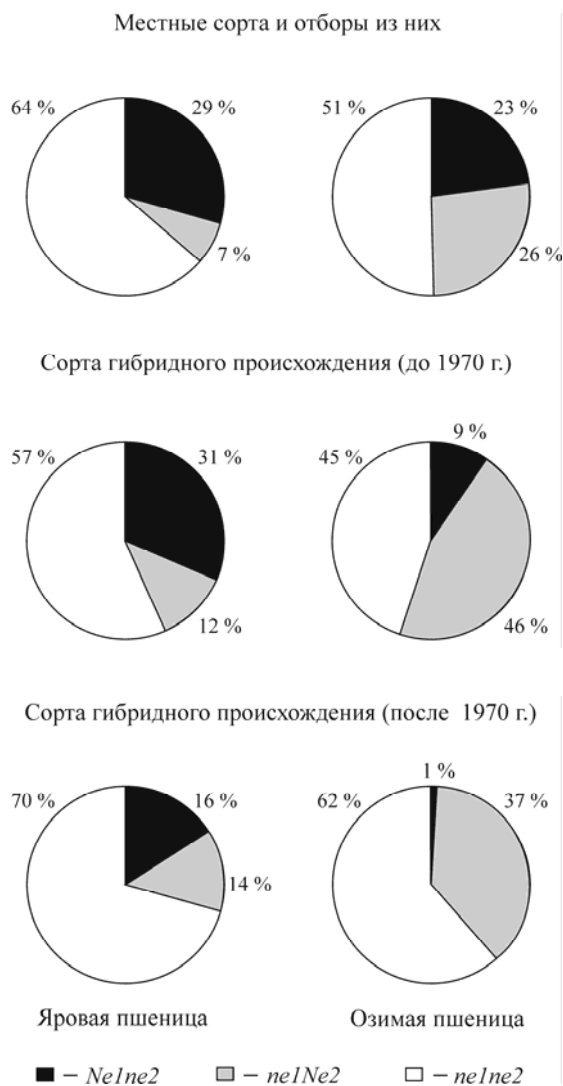


**Рис. 5.** Основные направления биотехнологических исследований.

\* Деление на специфическую и неспецифическую устойчивость весьма условно.

тов. Типы взаимодействия растений с фитопатогенами представлены на рис. 5. Казалось бы, все ясно. Однако проблематичными являются два положения. Первое: не является ли условным разделение Ван дер Планком устойчивости на специфическую и неспецифическую? Второе: почему получили преимущество при распространении из очагов первичного происхождения формы растений, не обладающие иммунитетом к фитопатогенам? Ответ на эти вопросы, несомненно, позволит оптимизировать теорию выбора исходного материала в селекционном процессе. И еще одно. Эйфория, связанная с возможностью получения трансгенных растений, устойчивых к фитопатогенам, свела практически на нет проблему приобретенного иммунитета в результате вакцинации растений.

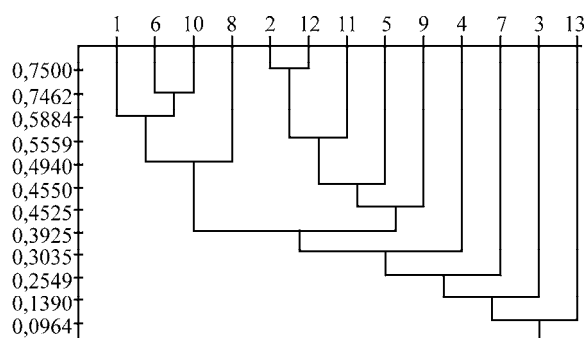
**Генетические маркеры.** К ним в настоящее время относятся: гены-маркеры, биохимические маркеры, молекулярные маркеры, *QTL*-маркеры, родословные. Все эти системы с разной степенью эффективности используются в различных исследованиях. Так, анализ частот генов гибридного некроза, полиморфных аллелей глиадиновых и гордеиновых локусов, а также анализ родословных были использованы в нашей лаборатории при мониторинге сортов пшеницы и ячменя России (Добровольская и др., 2004; Алтухов и др., 2005). Показано уменьшение генетического разнообразия сортов пшеницы в процессе селекции (рис. 6, 7), что в свою очередь привело к уменьшению такового и во всех регионах ее возделывания (рис. 8, 9). Это свидетельствует о генетической эрозии, конечным результатом которой



**Рис. 6.** Частоты генов гибридного некроза в сортах яровой и озимой мягкой пшеницы по периодам селекции.

является потеря значительного числа генов и/или их аллелей, ценность многих из которых нам станет ясной в будущем.

С использованием молекулярных маркеров (AFLP, RAPD, ISSR, SSR, cpSSR) нашей аспиранткой Н. Рыжовой (2004) было проведено изучение межвидовой и внутривидовой генетической дивергенции в роде *Capsicum*. Полученные данные в основном подтвердили имеющуюся ботаническую систематику рода. В то же время нами (Кудрявцев и др., 2003) получены данные, показывающие низкую ( $r = 0,25$ ) корреляцию генетической дивергенции (использовался RAPD анализ)



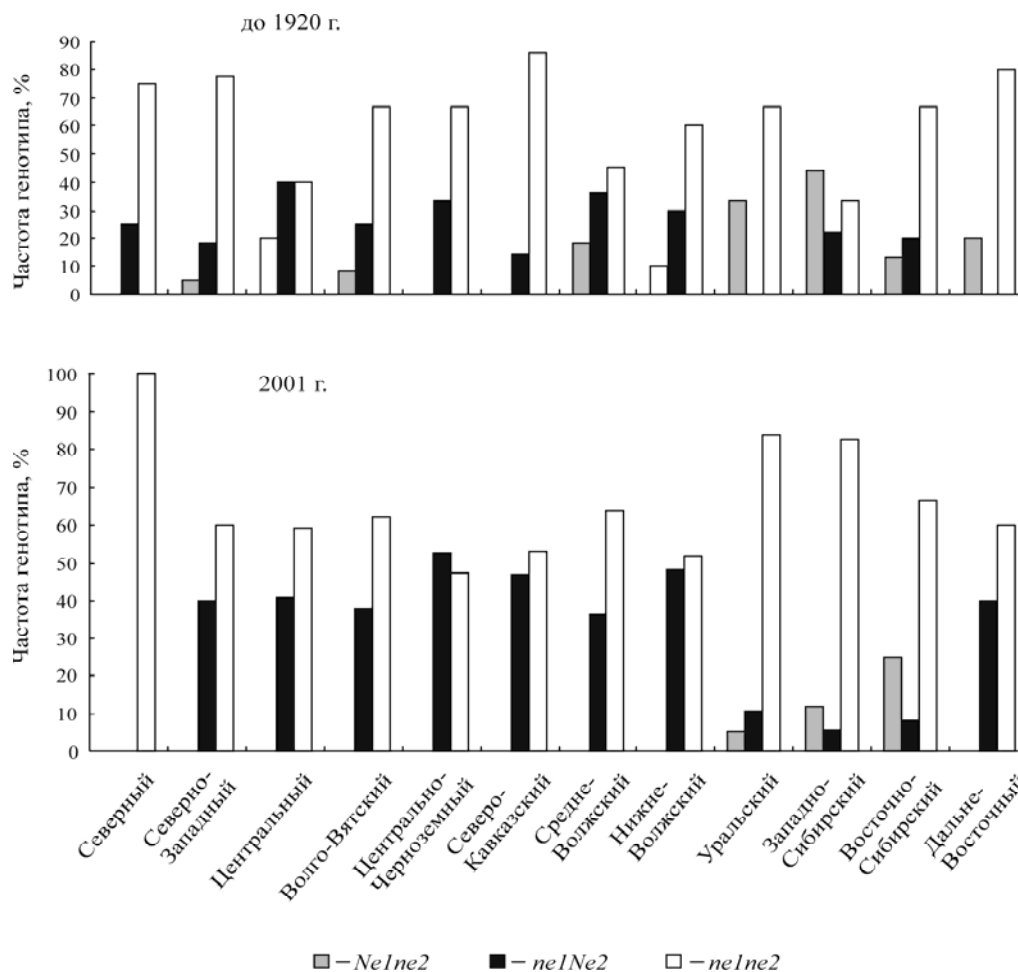
**Рис. 7.** Дендрограмма кластеризации коэффициентов родства 13 сортов озимой мягкой пшеницы, районированных в Центральном регионе России.

1 – Безенчукская 380; 2 – Заря; 3 – Звезда; 4 – Имени Рапорта; 5 – Инна; 6 – Мироновская 808; 7 – Московская 39; 8 – Московская 70; 9 – Московская низкостебельная; 10 – Немчиновская 52; 11 – Памяти Федина; 12 – Янтарная 50; 13 – Суздальская 2.

сортов *T. durum* с дивергенцией, вычисленной на основе родословных.

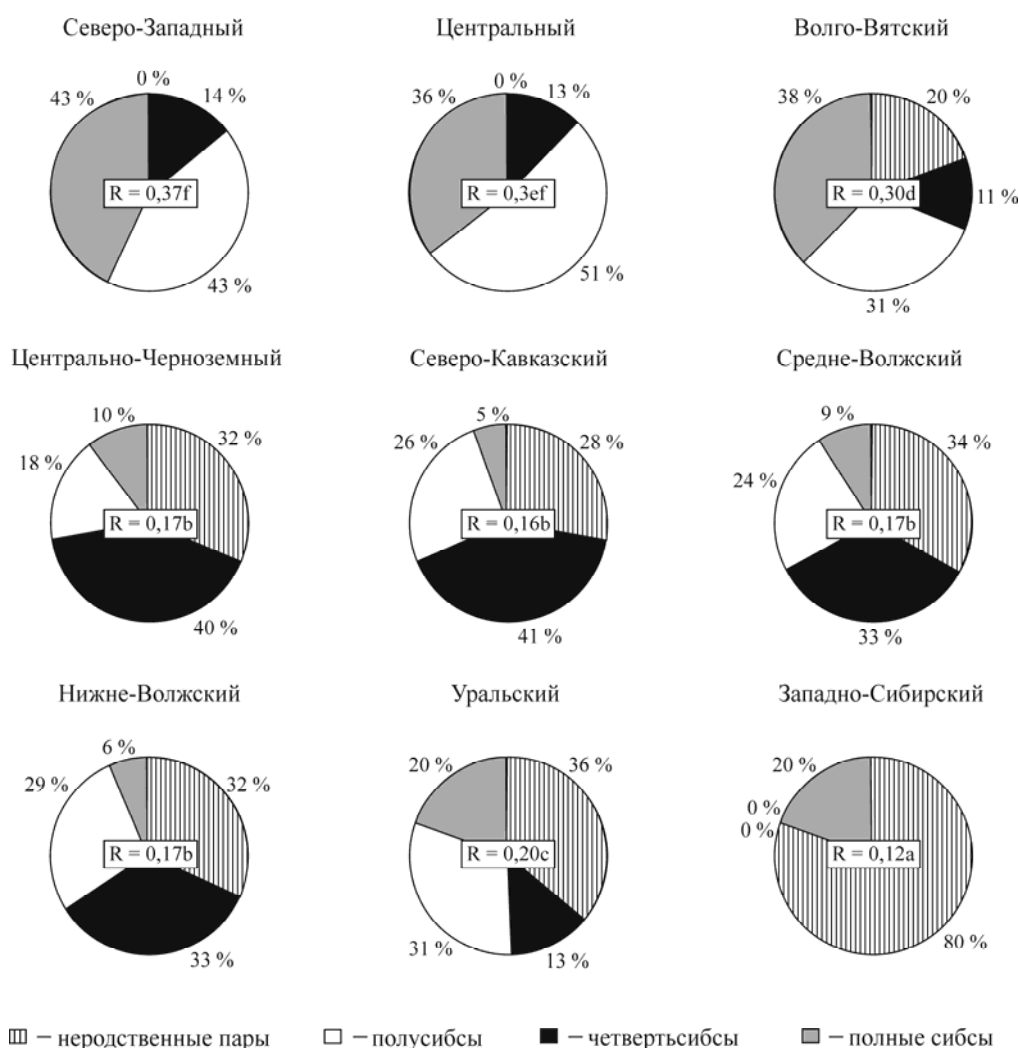
Особое место среди молекулярных маркеров занимают *QTL*-аллели. Они представляют огромный интерес для проблем селекции как кластеры генов, детерминирующие количественные признаки. Однако настораживают данные о сложном взаимодействии этих аллелей между собой. Так, показано (Колесникова, 2001), что в одном генотипе могут существовать следующие генетические эффекты *QTL*-локусов: доминирование, сверхдоминирование, отсутствие доминирования, аддитивные эффекты.

И остается неясным, каковы подходы к использованию столь желательных с селекционной точки зрения аллелей. Эта проблема, по-видимому, может быть решена при подключении к данным исследованиям специалистов по генетике количественных при-



**Рис. 8.** Частоты генотипов гибридного некроза по регионам России.





**Рис. 9.** Генетическое разнообразие допущенных к использованию сортов мягкой озимой пшеницы по регионам выращивания.

знаков. В целом необходима хорошая теория использования генетических маркеров в селекционном процессе. И наконец, оценка проблем, связанных с **генетической инженерией растений**. Это в целом – будущее XXI в. Однако здесь много неясного и трудного для разработки действенной генетической теории селекции. С чем уже сейчас можно согласиться и что ясно? Использование методов генетической инженерии позволяет:

- создать модели для познания действия и взаимодействия генов и генных систем;
- улучшить и увеличить объемы продукции;
- сократить сроки селекции;
- получить новые лекарственные препараты и т. п.

Однако на фоне определенной эйфории от перспектив, которые сулит генетическая инженерия, мы не должны забывать и о возможных отрицательных последствиях создания и включения в коммерческий оборот трансгенных форм растений. В первую очередь, это риск для здоровья человека, экосистем, исторически сложившейся культурной и дикой флоры.

Нужны весомые экспериментальные данные, на основе которых и может быть окончательно разработана действенная теория использования трансгенных растений в селекционном процессе. Таковы в целом проблемы, решение которых, несомненно, обогатит генетическую теорию селекции, приблизив ее к задачам современной селекции растений.

## Литература

- Алтухов Ю.П., Пухальский В.А., Политов Д.В., Поморцев А.А., Калабушкин Б.А., Упельник В.П. Динамика популяционных генофондов растений // Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука, 2005. С. 295–413.
- Вавилов Н.И. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных // Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости М.: Наука, 1987. С. 224–246.
- Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития. (3-й съезд ВОГиС. Москва 6–12 июня 2004 г.). Москва, 2004. Т. 1. 520 с.; Т. 2. 512 с.
- Добротворская Т.В., Мартынов С.П., Пухальский В.А. Тенденции изменения генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы, реализованных на территории России в 1929–2003 гг. // Генетика. 2004. Т. 40, № 11. С. 1509–1522.
- Колесникова М.А. Использование молекулярных маркеров для картирования генов устойчивости (QTL) к ложной мучнистой росе у жемчужного проса: Автореф. дис. ... канд. наук. М., 2001. 20 с.
- Кудрявцев А.М., Мартынов С.П., Броджио М., Пухальский В.А. Оценка возможности использования RAPD-анализа для выявления филогенетических связей между сортами яровой твердой пшеницы (*T. durum* Desf.) // Генетика. 2003. Т. 39, № 9. С. 1237–1245.
- Кунах В.А. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова в соматональной изменчивости растений // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития. М., 2004. Т. 1. С. 73.
- Неттевич Э.Д., Молчанова Л.М., Пухальский В.А., Смолин В.П., Денисова Л.В., Внучкова В.А. Гаплоидия как метод создания исходного материала в селекции // Вестник с.-х. науки. 1989. № 7. С. 93–99.
- Отдаленная гибридизация. Современное состояние и перспективы развития. М.: МСХА, 2003. 332 с.
- Поморцев А.А., Лялина Е.В. Идентификация и оценка сортовой чистоты семян ячменя методом электрофоретического анализа запасных белков зерна. М.: МСХА, 2003. 85 с.
- Пухальский В.А., Чистякова В.Н., Астащенко А.М., Денисова Л.В. Эффективность метода BULBOSUM в селекции ярового ячменя // Тез. Междунар. конференции «Биология культивируемых клеток и биотехнология». Новосибирск, 1988.
- Рыжова Н.Н. Молекулярное маркирование генома перца: Автореф. дис. ... канд. наук. М., 2004. 24 с.
- Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса: ее научное и практическое значение // Вестник с.-х. науки. 1983. № 3. С. 34–40.
- Струнников В.А. Генетические основы гетерозиса и комбинационной способности у тутового шелкопряда // Генетика. 1986. Т. 22, № 2. С. 229–243.
- Френкель Р. Предисловие к английскому изданию // Гетерозис. М.: Агропромиздат, 1987. С. 15–16.
- Bai D., Knott D.R. Suppression of rust resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by D-genome chromosomes // Genome. 1992. V. 35. P. 276–282.
- East E.M. Heterosis // Genetics. 1936. V. 21. P. 173–181.
- Jones D.F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis // Genetics. 1917. V. 2. P. 466–479.
- Kaltsikes P.J., Evans L.E., Larter E.N. Morphological and meiotic characteristics of the extracted AABB tetraploid component of three varieties of common wheat // Can. J. Genet. Cytol. 1969. V. 11. P. 65–71.
- Keeble J., Pellew C. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*) // J. Genet. 1910. V. 1. P. 47–56.
- Kerber E.R. Wheat: Reconstitution of the tetraploid component (AABB) of hexaploids // Science. 1964. V. 143. P. 253–255.
- Kerber E.R., Green G.J. Suppression of stem rust resistance in the hexaploid wheat cv. Canthatch by chromosome 7DL // Can. J. Bot. 1980. V. 58. P. 1347–1350.
- Kerber E.R., Tipples K.H. Effects of the D genome on milling and baking properties of wheat // Can. J. Plant Sci. 1969. V. 49. P. 255–263.
- McIntosh R.A., Dyck P.L. Cytogenetical studies in wheat VII. Gene *Lr23* for reaction to *Puccinia recondita* in Gabo and related cultivars // Australian J. of Biol. Sci. 1975. V. 28. P. 201–211.
- Nelson J.C., Singh R.P., Autrique J.E., Sorrels M.E. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat // Crop Science. 1997. V. 37. P. 1928–1935.
- Osipova E.V., Rudenko M.I., Balaknina V.P., Pukhalskiy V.A. The selection of homozygous lines of barley resistant to *Heterodera filipjevi* based on the nematode resistant Turkish к-6808 cultivar // Russ. J. of Nematology. 1997. V. 5, N 1. P. 23–26.
- Pukhalskiy V.A., Badaeva E.D., Prokofieva Z.D., Obolenkova L.A., Bilinskaya E.N. Investigation of substitution lines as a tool for evaluation of genetic relationships of individual chromosomes in two evolutionary lineages of wheat // EWAC Newsletter. 2001. P. 159–161.

- Ren S.X., McIntosh R.A., Lu Z.J. Genetic suppression of the cereal rye-derived gene *Pm 8* in wheat // *Euphytica*. 1997. V. 93. P. 353–360.
- Ren S.X., McIntosh R.A., Sharp P.J., The T.T. A storage protein marker associated with the suppressor of *Pm 8* for powdery mildew resistance in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 93. P. 1054–1060.
- Zeller F.J., Hsam S.L.K. Chromosomal location of a gene suppressing powdery mildew resistance genes *Pm8* and *Pm17* in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 93. P. 38–40.