

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В КАЗАХСТАНЕ

Р.И. Берсимбаев, К.К. Шулембаева

НИИ проблем биологии и биотехнологии Казахского национального университета
им. аль-Фараби, Алматы, e-mail: Kulzia@kazsu.kz

Среди зерновых культур Казахстана пшеница занимает ведущее место. Она возделывается в различных природно-климатических зонах республики. Это требует усиления работы по созданию и внедрению в производство ее сортов, устойчивых к неблагоприятным условиям внешней среды и приспособленных к интенсивным технологиям возделывания. В настоящее время наряду с традиционными методами селекции на повышение устойчивости пшеницы к стрессовым факторам большие надежды возлагаются на хромосомную инженерию. Прикладное значение хромосомной инженерии состоит в возможности замещения отдельных пар хромосом мягкой пшеницы на хромосомы другого сорта этого же вида. В связи с этим значительно возрастает актуальность разработки генетических методов изучения комплекса хозяйственно важных признаков: продуктивности, качества зерна, устойчивости к болезням и вредителям и т. д. Методы хромосомной инженерии также позволяют устанавливать число генов, контролирующих тот или иной признак, определять их эффект и аллельные взаимоотношения, а также локализовать эти гены в определенных хромосомах.

В данной работе представлены результаты многолетних исследований по созданию серии моносомных линий на основе наиболее приспособленного к местным условиям сорта мягкой пшеницы Казахстанская 126; межсортовому изучению хромосом, а также локализации генов, контролирующих хозяйственно важные для селекции признаки пшеницы.

Создание серии моносомных линий сорта Казахстанская 126 (КазНИИЗ) проводили на основе набора моносомных линий сорта Chi-

nese Spring, полученных Сирсом (E.R. Sears [1]). Необходимость создания новой моносомной серии была обусловлена наличием ряда недостатков сорта Chinese Spring: полегаемости, осыпаемости, плохого качества зерна, поражаемости видами ржавчины. Скрещивание моносомных линий Chinese Spring с сортом Казахстанская 126 было начато в 1970 г. Все вовлеченные в гибридизацию растения моносомных линий Chinese Spring были идентифицированы цитологически. По сорту Казахстанская 127 (отцовская форма) были использованы элитные растения, проверенные на однотипность.

Создание серии моносомных линий и моносомный анализ признаков. Цитогенетические исследования, которые выполняются с помощью анеуплоидов мягкой пшеницы, включают две взаимообусловленные задачи: 1) создание новых серий анеуплоидов по наиболее ценным местным коммерческим сортам и выявление генетических, цитогенетических и цитологических особенностей; 2) создание замещенных линий, когда донорскими формами являются как сорта мягкой пшеницы, так и представители других близких родов (рожь, эгилопс).

Первым этапом в ходе данных исследований являлось создание моносомной серии по приспособленному к местным условиям сорту яровой мягкой пшеницы Казахстанская 126. Выбор сорта обусловлен тем, что он в 1970-е гг. возделывался на 80 % площадей, занятых в Казахстане яровой пшеницей. Сорт Казахстанская 126 является родоначальником ряда других районированных сортов региона: Казахстанской 3, Казахстанской 4, Эритроспермума 74 (КазНИИ зем-

леделия, Актюбинская опытная селекционная станция) и Интенсивной (КиргНИИ земледелия).

Растения F_1 гибридов от контрольного скрещивания были однотипными, относились, как и отцовский сорт, к разновидности *milturum*, инфлятного типа и имели остевидные придатки на верхушке колоса. При использовании растений моносомных линий Chinese Spring в качестве материнских форм отмечали различия, свойственные потомствам определенных линий.

Описание моно- и дисомных растений F_1 гибридов, полученных от скрещивания моносомной серии Chinese Spring с сортом Казахстанская 126, проводилось на основе анализа структуры 10–15 колосьев в полевых условиях и 4–5 колосьев в теплице. При выращивании в теплице размеры колосьев резко уменьшались, но межлинейные различия сохранялись, как и в полевых условиях. Остистые колосья имели моносомные растения F_1 гибридов от скрещивания моно4В и моно6В Chinese Spring с Казахской 126. Ости у этих гибридов развивались не только на боковых, но и на третьих цветках; их длина в середине колоса составляла 5–7 см. Дисомные растения этих гибридов были безостыми. В последующих беккроссах (BC_{1-10}) морфологически выявляли признаки, позволяющие отличить моносомные растения от их дисомных сибсов и исходного сорта. После BC_{10-11} по морфологии дисомные растения всех линий имели фенотип сорта Казахстанская 126.

В 8 моносомных линиях (1А, 3А, 5А, 7А, 2В, 4В, 6В и 5D) сорта Казахстанская 126 были обнаружены различия по морфологии колоса между моносомными и дисомными растениями, что позволяло проводить визуальный отбор моносомных растений и уже отобранные по фенотипу моносомные растения проверять цитологически. Так, моносомники по хромосоме 3А отличаются от дисомного сибса треугольным, глубоким вырезом плеча, по 5А – спельтоидным, по 1А – скверхедным колосом, по 7А – узкоскошенным плечом, по 2В – широкой, плоской формой остей, по 4В – короткостебельностью. Это облегчает трудоемкий цитологический анализ при включении в гибридизацию моносомников и при создании замещенных линий.

Стабилизация мейоза у моносомных линий сорта Казахстанская 126. При создании моносомных линий и проведении хромосомной локализации хозяйственно важных признаков необходимое условие – цитологическая идентификация хромосом-унивалентов у потомков F_1 гибридов. Рядом авторов, работавших с разными сортами пшеницы, в процессе создания моносомных линий отмечена стабилизация мейоза по мере возрастания числа беккроссов [2, 3].

В М1 мейоза у моносомных гибридов F_1 моноChinese Spring × Казахстанская 126, как правило, образуются двадцать бивалентов и один унивалент ($20^{II}+1^I$). Иногда встречались клетки с конфигурацией – $19^{II}+3^I$ (0,26–7,63 % от числа изученных) и $18^{II}+5^I$ (0,38–5,15 %) с палочковидными бивалентами (0,07–2,09 %) и другими нарушениями (0,09–16,79 %). В процессе беккроссирования указанные нарушения проявлялись нерегулярно. В А1 и АII наблюдались мосты и редко в А1 – клетки с ацентрическим фрагментом. Наблюдалась прямая зависимость между частотой отстающих унивалентов и частотой образования микроядер в тетрадах.

Частота нарушений в мейозе у F_1 гибридов по геномам А и В примерно одинакова. Наибольшее число нарушений отмечено у моносомных линий по хромосомам генома D.

Большое значение для создания моносомных линий имеет установление момента стабилизации мейоза. В нашем опыте число отстающих унивалентов в А1 и АII, наличие микроядер в тетрадах сильно колебались у беккроссов разных поколений. Такие резкие колебания по числу клеток с нарушенной конъюгацией хромосом не позволяют использовать эти показатели как критерии стабилизации мейоза. Более надежным критерием стабилизации мейоза линий может служить снижение числа палочковидных бивалентов в М1 мейоза. Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что проведение 6–7 беккроссов недостаточно для получения гомозиготного материала по сорту Казахстанская 126. Стабилизация наступала только после 9–10 беккроссов.

Цитологическое изучение мейоза у гибридов должно своевременно учитывать возможную «смену унивалента» и последствия реципрокных транслокаций, которые могут

возникать в системе возвратных скрещиваний с сортами, имеющими различные карิโอ-типы [2]. В процессе цитологического анализа у большинства моносомных F_1 гибридов наблюдали в небольшой степени неполную конъюгацию хромосом (асинапсис) и образование от 3 до 5 унивалентов. Потомство гибридов с подобными нарушениями в мейозе исключалось из дальнейшего исследования. Соответствие унивалента теоретически предполагаемой хромосоме у моносомных линий сорта Казахстанская 126 неоднократно было проверено путем скрещивания их с дителосомными линиями Chinese Spring. В доступных литературных источниках мы не встречали подробного описания дителосомных линий сорта Chinese Spring. Это стало основанием составления нами определителя дителосомных по стандартному плечу линий данного сорта.

Хромосомная локализация генов. При цитогенетических исследованиях выделяли моносомные ($2n = 41$) и дисомные растения ($2n = 42$). Цитологический анализ мейоза проводили на стадиях: метафазы I (MI), анафаз I (AI) и 2 (AII) и в тетрадах по общепринятой методике. Проверка соответствия унивалента моносомных растений определенной хромосоме осуществлялась путем скрещивания с дителосомными линиями Chinese Spring. Моносомный генетический анализ признаков и получение новой серии моносомных линий проводили согласно Сирсу [1]. Исследование морфологических признаков F_1 гибридов от скрещивания моносомных линий Chinese Spring с сортом Казахстанская 126 позволило установить отличительные особенности моносомиков и дисомиков по признакам, контролируемым рецессивными генами. Так, анализ остистости позволил подтвердить ранее полученные данные о том, что генами-ингибиторами остистости являются гены *Hd* и *B2* [1].

Окраска колоса. Моносомный анализ признака «окраска колоса» позволил локализовать контролирующие его доминантные гены *Rg1* и *Rg3* в хромосомах 1В и 6А сорта Казахстанская 126, причем экспрессивность гена *Rg1* больше, чем гена *Rg3*.

Высота растений. Моносомные растения F_2 гибридов от скрещивания моноChinese Spring с сортом Казахстанская 126 по хромосомам 7А, 3А, 4А, 4В, 2В и 2D оказались более низкорослыми, чем по хромосомам 1В и 6А. Аналогичные результаты были получены ранее рядом исследователей [4]. Среди шести выделенных нами хромосом, гены которых контролируют высоту растения у сорта Казахстанская 126, и четырнадцати хромосом образца к-45933 наибольшее влияние на выраженность признака оказывают хромосомы 7А и 1А. Сделано предположение, что в этих хромосомах находятся гены *Rht14* и *Rht15*.

Устойчивость растений пшеницы к бурой ржавчине. Устойчивость к бурой ржавчине оценивали по международной шкале [5]. Цитогенетические исследования, проведенные в последнее десятилетие с помощью анеуплоидии, позволили установить сложные взаимодействия генов и определить участие отдельных хромосом в реализации того или иного признака пшеницы. Некоторые успехи достигнуты и в изучении наследования устойчивости пшеницы к грибным заболеваниям [6–8]. На базе серии моносомных линий сорта Казахстанская 126 нами изучалась генетика устойчивости к бурой ржавчине.

Многолетние испытания образцов к-48198, к-45933, и-398835, и-245355 из коллекции ВИР показали их устойчивость к трем видам ржавчины (бурой, стеблевой и желтой). Устойчивость к бурой ржавчине образцов к-48198, к-45933 и сорта Кокбидай отмечена типом поражения – «0», образцов и-398835, к-245355 – «1» и восприимчивость сорта Казахстанская 126 – типом поражения «4». Изучение наследования устойчивости к бурой ржавчине этих образцов показало, что у индийского образца яровой мягкой пшеницы к-48198, обозначенного нами символом *Lr38**, этот признак контролируется одним доминантным геном. Моносомный анализ растений F_2 гибридов свидетельствует о локализации гена *Lr38** в хромосоме 1В образца к-48198. Ген, локализованный в хромосоме 1В, отличается от известных генов *Lr26* и

* Примечание редакции. Ранее другими авторами геном *Lr38* был обозначен ген, интрогрессированный из *Aegilops intermedium*.

Lr33, находящихся в той же хромосоме. Отличие гена *Lr38** от *Lr26* и *Lr33* выявлено по отсутствию у образца к-48198 белкового маркера гена *Lr26* [8]. Ген устойчивости к бурой ржавчине *Lr38** у этого образца высокоэффективен во всех фазах развития растения. Образец к-48198 и сорт Кокбидай обладают, кроме устойчивости, рядом других положительных признаков (короткостебельностью, продуктивностью, скороспелостью) и, следовательно, представляют собой ценный исходный материал для дальнейшего использования в селекционных программах. Моногенный характер наследования устойчивости к бурой ржавчине открывает широкую возможность для проведения межсортового замещения хромосом.

Устойчивость к бурой ржавчине мексиканского образца к-45933 контролируется двумя возрастными генами: *LrG1* и *LrM*. С помощью моносомного анализа были выявлены две «критические» хромосомы 5A и 2B. Избыток устойчивых растений у моносомных гибридов по 2B хромосоме объясняется действием гена *LrM* [9]. Этот ген, по данным авторов, аллелен гену *Lr23*. Новый высокоэффективный доминантный ген, обозначенный нами временным символом *LrG1*, локализован в хромосоме 5A. Данный ген отличается от известных генов устойчивости [9, 10]. Понижающий устойчивость к бурой ржавчине ген обнаружен в хромосоме 4D. Для выяснения экспрессии генов, локализованных в хромосомах 5A и 2B, анализировали семьи F₃ гибридов. Результаты их исследования показали высокую эффективность гена, локализованного в хромосоме 5A. Количество растений по 5A хромосоме с типом реакции «0» составило 78,45 %, что намного выше показателя второй критической хромосомы 2B, где растения с типом реакции «0» составили 29,19 %.

Устойчивость к бурой ржавчине образца и-398835 контролируется двумя независимыми генами, один из которых доминантный, а другой – рецессивный. Новый высокоэффективный ген *LrK*, локализованный в хромосоме 5A образца и-398835, отличается от известных в настоящее время эффективных генов *Lr12*, *Lr13*, *Lr22a* и *Lr22b*. Кроме главных генов устойчивости к бурой ржавчине, также было отмечено влияние генов-

модификаторов. Так, гены-модификаторы, локализованные в хромосомах 4A и 3B образцов к-48198 и к-45933, усиливают устойчивость к бурой ржавчине. Гены в хромосоме 3B образца и-398835, наоборот, понижают ее. Устойчивость образца к-45355 контролируется моногенно и ген, ее обуславливающий, локализован в хромосоме 5A.

Образец озимой мягкой пшеницы 964 обладает комплексной устойчивостью к ржавчинным и головневым грибам. В фазе всходов образец 964 показал высокую устойчивость (0 баллов), а во взрослой стадии в полевых условиях уровень устойчивости снижался до 2–3 баллов. Ген, контролирующей устойчивость этого образца в ювенильной стадии, локализован в хромосоме 1B, а ген, снижающий ее, – в 3B хромосоме. Доминантный ген, контролирующей устойчивость образца 964, обозначен нами временным символом *LrZ*.

Гибридный некроз. Моносомный анализ F₁ и F₂ гибридов в комбинациях от скрещивания 19 моносомных линий Казахстанская 126 с образцом к-45933 позволил локализовать доминантный ген *Ne2* в хромосоме 6D образца к-45933, а доминантный ген *Ne1* – в хромосоме 2B сорта Казахстанская 126. Выщепление в разных потомствах F₂ гибридов нормальных и некрозных растений у дисомиков ряда линий свидетельствует, что сорт Казахстанская 126 гетерогенен по аллелям гена *Ne1Ne1*. В дальнейшем отобранные в потомстве самоопыленных моносомных растений дисомные потомства с генотипом *ne1ne1 ne2ne2* могут быть использованы для воссоздания полной серии моносомных линий сорта Казахстанская 126 без доминантного гена *Ne1Ne1*.

Образец к-45933 представляет большую селекционную ценность как носитель признаков короткостебельности, устойчивости к ржавчине. Мы рекомендуем включить его в селекционный процесс в качестве донора этих признаков, но это возможно после замены доминантного гена *Ne2* на его рецессивную аллель. Для этого мы планируем работу по замещению хромосомы 6D сорта Казахстанская 126.

Тип развития (яровость–озимость). Идентификацию генов, контролирующих яровой тип развития (*Vrn*) у мягкой пшеницы, проводили с помощью изогенных линий

Triple Dirk. Семена этих линий любезно переданы нам д.б.н. Н.П. Гончаровым (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск). В результате изучения генетического контроля ярового типа развития новых сортообразцов определены их генотипы по генам *Vrn*. Полученные нами краснозерные аналоги сорта Казахстанская 4 – сорта Надежда и Мирас имеют генотип *Vrn1Vrn1vrn2vrn2 Vrn3Vrn3*, замещенный аналог образца к-48198 – *Vrn1Vrn1vrn2vrn2vrn3vrn3*. Они рекомендуются для южных и юго-восточных регионов Казахстана. Изогенная-86, Изогенная-96, Интенсивная с генотипом *Vrn1Vrn1 Vrn2Vrn2 Vrn3Vrn3* могут успешно выращиваться во всех областях Казахстана, форма Карашаш и образец к-45933 с генотипом *Vrn1Vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3* пригодны для северных областей Республики.

Созданный нами аналог сорта Казахстанская 4 по признаку «опушение листа» отличается более коротким вегетационным периодом (45,5 дня от всходов до колошения) по сравнению с контролем (53,5 дня). Генетическое изучение у него типа и скорости развития позволило определить генотип аналога как *Vrn1Vrn1 vrn2vrn2 vrn3vrn3*.

Результаты изучения сорта Казахстанская 126 по генам, контролирующим яровость, согласуются с данными О.И. Майстренко [11].

Межсортовое замещение хромосом. Задачей данного этапа работы было создание замещенного аналога сильной пшеницы Казахстанская 4 с опушенными листьями. Опушение листа молодых растений пшеницы – хорошо наблюдаемый маркерный признак. Считаем, что оно выполняет защитную роль, снижая повреждаемость всходов пшеницы шведской мухой, а на стадии трубкование–колошение – пьвицей, которая выедает паренхиму листьев, не трогая при этом их эпидермиса. Пьявица особенно вредоносна на юге и юго-востоке Казахстана. В отдельные годы она поражает посевы, что ведет к снижению урожайности у пшеницы до 25 % [12]. Методы борьбы с насекомыми и вредителями сельскохозяйственных культур растений, связанные с обработкой различными инсектицидами, во-первых, загрязняют окружающую среду, во-вторых, уничтожают не только вредителей, но и полезных насекомых, в третьих, проведение таких мероприятий на обширных посевах обходится

дорого. Некоторые исследователи неповреждаемость сортов яровой мягкой пшеницы связывают с опушенностью их листовой пластинки. В связи с этим создание замещенных аналогов районированных сортов пшеницы, обладающих интенсивным опушением листа, является актуальным. Ген *Hl*, определяющий густое опушение листовой пластинки, локализован в β -плече хромосомы 4А сорта Саратовская 29 [13] и является удачным маркерным признаком для хромосомной инженерии. Моносомная линия сорта Казахстанская 4 по хромосоме 4А была создана на основе таковой сорта Казахстанская 126. Это позволило осуществить целенаправленное замещение хромосомы 4А сорта Казахстанская 4 соответствующей хромосомой сорта-донора Саратовской 29. Введение хромосомы донора в генотип реципиента осуществлялось путем шестикратного беккроссирования сортом Казахстанская 4 моносомных гибридных растений, полученных от скрещивания моно4А Казахстанская 4 на Саратовскую 29. В каждом поколении беккроссов отбирали для скрещивания растения, максимально приближающиеся по фенотипу к Казахстанской 4. Завершающим этапом было самоопыление моносомных растений ВС₆ и отбор в потомстве дисомиков, гомозиготных по гену *HlHl* растений. В селекционных посевах замещенный аналог сорта Казахстанская 4 характеризовался устойчивостью к повреждению пьвицей и коротким вегетационным периодом по сравнению с сортом-реципиентом.

Получение морфологически маркированных изогенных линий. Для облегчения трудоемких цитологических анализов при замещении хромосом нами проводится программа создания изогенных линий пшеницы сорта Казахстанская 126, морфологически маркированных определенными признаками для последующего введения гена-маркера в соответствующие моносомные линии данного сорта. Введение гена-маркера в реципиентную моносомную линию сорта Казахстанская 126 осуществлялось по десяти линиям. В настоящее время создание моносомных маркированных линий доведено до 4–6 беккроссов. Заметим, что моносомная серия сорта Казахстанская 126 является одной из восьми полных моносомных серий, созданных исследователями бывшего СССР на местном

сортименте [14]. Причем она одна из двух серий, полученных на районированных за Уралом сортах мягкой яровой пшеницы.

Получение чужеродно замещенных линий пшеницы. Одним из перспективных направлений является использование чужеродной генетической изменчивости родственных видов [15–17]. Для получения устойчивых к бурой ржавчине форм мягкой пшеницы сорт Казахстанская 3 был скрещен с *T. timopheevii*. В последующем было проведено трехкратное насыщающее скрещивание. Параллельно проводили многократный индивидуальный отбор устойчивых к болезням линий, в результате которого была выведена устойчивая к ржавчинным и головневым болезням высококачественная форма Карашаш. В настоящее время она проходит испытание в селекционных посевах КазНИИ земледелия. У гибридов F₂ от скрещивания формы Карашаш с эффективными в наших условиях линиями-тестерами с генами *Lr9*, *Lr19*, *Lr24* отмечено расщепление на чувствительные–устойчивые растения. Это указывает на неаллельность генов устойчивости Карашаш этим генам. В ходе работы выявлен широкий спектр расщепления, богатый различающимися по фенотипу растениями.

По мнению Н.И. Вавилова, урожай есть производное среды и генотипа и в значительной степени определяется условиями возделываемого района [18]. Приступая к созданию сорта, селекционер должен опираться на вавиловское понятие типа идеального сорта. Идеотип пшеницы включает оптимальную продолжительность вегетационного периода, тип куста, высоту растения, строение соломины, длину отдельных междоузлий, интенсивность опушения листьев и их положение в разные фазы развития, тип и окраску колоса, окраску и качество зерна и т. д. Эти показатели в течение ряда лет изучались нами с целью увеличения разнообразия исходного материала, а также для улучшения некоторых признаков пшеницы. Полученные на основе этих методов сорта и исходные формы по ряду показателей соответствуют модели идеального типа и требованию Государственной комиссии по сортоиспытанию. Созданные нами сорта Надежда и Мирас районированы в южных областях Республики.

Литература

1. Sears E.R. The aneuploids of common wheat // Univ. Mis. Agric. Exp. Sta. Res. Bull. 1954. V. 572. P. 1–59.
2. Майстренко О.И. Создание серии моносомных линий у мягкой пшеницы *Triticum aestivum* и их использование в генетических исследованиях // Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М.: Наука, 1971. С. 104–110.
3. Unrau J. The use of monosomes and nullisomes in cytogenetics of common wheat // Sci. Agric. 1950. V. 30. P. 66–89.
4. Gale M.D., Salter A.M., Angus W.J. The effect of dwarfing genes on the expression of heterosis for grain yield in F₁ hybrid wheat // *Currentions for cereal improvement* / Ed. M. Maluszjnski. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1989. P. 49–62.
5. Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization leaf rust of wheat *P. triticina* Erikss. // *Phytopathology*. 1926. № 16. P. 89–120.
6. Михайлова Л.А., Тарышкин Л.Г., Дерова Т.Г. Наследование устойчивости к бурой ржавчине у некоторых сортов озимой пшеницы // *Генетика*. 1987. Т. 23, № 11. С. 2047–2053.
7. Макарова Г.А., Одинцова И.Г. Доноры новых генов устойчивости к бурой ржавчине у некоторых сортов озимой пшеницы // *Тр. по прикл. бот., ген. и сел.* 1994. Т. 132. С. 14–16.
8. McIntosh R.A., Hart G.E., Devos K.M., Gale M.D., Rogers W.J. Catalogue of gene symbols for wheat // *Proc. 9th Intern. Wheat Genet. Symp.* Saskatoon, Canada, 1998. V. 5. P. 1–235.
9. Пеуша Х.О., Одинцова И.Г., Шнайдер Т. Влияние температуры на экспрессивность гена *Lr23*, контролирующего устойчивость некоторых сортов мягкой пшеницы к бурой ржавчине // *Изв. АН ЭССР. Биол.* 1982. Т. 31, № 3. С. 208–211.
10. Танкиманова М.К., Берсимбаев Р.И., Одинцова И.Г., Шулембаева К.К. Хромосомная локализация новых генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине // *Генетика*. 1993. Т. 29, № 7. С. 1116–1122.
11. Майстренко О.И. Локализация хромосом, несущих гены *Vrn1* и *Vrn3*, подавляющие озимность у пшеницы // *Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы*. Новосибирск: ИЦиГ, 1973. С. 9–25.
12. Можяева К.А., Васильева Т.Я., Кастальева Т.Б. О пораженности селекционных посевов яровых зерновых вирусом желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ) // *Селекция и семеноводство*. 1997. № 1. С. 21.
13. Майстренко О.И. Идентификация и локализация генов, контролирующих опушение листа молодых растений мягкой пшеницы // *Генетика*. 1976. Т. 12, № 5. С. 5–15.

14. Гончаров Н.П. Локализация генов у мягкой пшеницы. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1992. 150 с.
15. Лапочкина И.Ф. Взаимодействие *ph1b*-гена мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. с генотипом *Aegilops speltoides* Tausch // Генетика. 1995. Т. 31, № 4. С. 510–513.
16. Терновская Т.К. Замещение хромосом генома D мягкой пшеницы хромосомами геномов S эгилопсов // Цитология и генетика. 1994. Т. 28, № 5. С. 50–55.
17. Будашкина Е.Б., Солоненко Л.П., Коробейникова М.Х. Цитогенетическое и биохимическое изучение интрогрессивных линий мягкой пшеницы, устойчивых к болезням // Характеристика генома некоторых видов сельскохозяйственных растений. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1990. С. 159–169.
18. Вавилов Н.И. Вегетационный период // Генетика и селекция. М.: Колос, 1966. С. 39–71.