

В.И. АВСЕНИН, И.И. МОЦНЫЙ,
А.И. РЫБАЛКА, В.И. ФАЙТ
Селекционно-генетический институт УААН, Одесса
e-mail: fayt@paco.net

ГИБРИДЫ AEGILOPS CYLINDRICA HOST С TRITICUM DURUM DESF. И T.AESTIVUM L.



Без применения эмбриокультуры получены гибриды твердой и мягкой пшениц с *Ae. cylindrica*. Выход гибридов F₁ (от числа опыленных цветков) в полевых условиях составил 1,0; 15,3 и 10,0 % в скрещиваниях *T. durum* × *Ae. cylindrica*, *Ae. cylindrica* × *T. durum* и *T. aestivum* × *Ae. cylindrica* соответственно. Установлен высокий уровень мейотической конъюгации гомологичных хромосом D геномов мягкой пшеницы и эгилопса ($c = 80,0-83,7$ %). Показана возможность гомеологичной конъюгации хромосом пшеницы и эгилопса. При этом корреляция между уровнями гомологичной и гомеологичной конъюгации отсутствует. Обсуждается возможность межгеномных обменов генетическим материалом, в том числе между тетраплоидными видами, а также возможность использования цитоплазмы *Ae. cylindrica* для селекции твердой пшеницы.

© В.И. АВСЕНИН, И.И. МОЦНЫЙ, А.И. РЫБАЛКА,
В.И. ФАЙТ, 2003

ISSN 0564-3783. Цитология и генетика. 2003. № 1

Введение. Отдаленная гибридизация пшеницы с *Aegilops cylindrica* Host ($2n = 28$, CCDD) является традиционной для Селекционно-генетического института УААН. К настоящему времени уже получен оригинальный исходный материал, обладающий высокой устойчивостью к большинству распространенных на юге Украины заболеваний, морозостойкостью, урожайностью, высоким содержанием белка в зерне, широким размахом мукомольных и реологических свойств [1–6]. При этом предполагается, что интрогрессия контролируемых полезных признаки генов осуществляется из D-генома эгилопса в D-геном мягкой пшеницы.

Вместе с тем показано, что С-геном диплоидных видов обладает способностью взаимодействовать с системой диплоидизации пшеницы, частично подавляя ее действие [7]. В этой связи целью настоящей работы явилось изучение возможных цитогенетических механизмов интрогрессии генетического материала тетраплоидного вида *Ae. cylindrica* в геном пшеницы у его гибридов с *Triticum durum* Desf. ($2n = 28$, AABB) и *T. aestivum* L. ($2n = 42$, AABBDD).

Материал и методика. В скрещивания были вовлечены два образца эгилопса из коллекции СГИ (CL k-127 — по каталогу ВИРа и CL AR-60 — местный сбор). Еще один образец (условно обозначен нами как CL out) представлял собой сорнорастущую популяцию эгилопса. Вторым компонентом скрещивания послужили оригинальные линии озимой мягкой пшеницы 892 и 896 (обе разновидности *ferrugineum* Al.), выделенные после пяти поколений самоопыления в комбинации Лан (сорт озимой мягкой пшеницы) × *Ae. tauschii* (Eig) Tzvel. × Одесская красноколосая² или сорт озимой твердой пшеницы Кристалл 2 (НИИСХ, Краснодар). Гибридизацию проводили в 2000 г. в поле, опыляя колосья с кастрированными цветками твел-методом. Полученные (без применения эмбриокультуры) гибриды выращивали также в поле на поливном участке СГИ, в едином блоке, выполненном в течение осени 2000 — лета 2001 гг. При этом учет полевой всхожести гибридных зерен проводили через неделю после всходов.

Для изучения мейоза из молодых побегов выделяли колосья, которые фиксировали по Карнуа (6 : 3 : 1) и окрашивали 2%-ным ацетокармином. В каждой комбинации, кроме CL k-127 × Кристалл 2, изучили по одному растению. Среднее число точек хромосомной ассоци-

ации (ТХА) на материнскую клетку пыльцы (МКП) подсчитывали исходя из того, что каждая пара связанных плеч соответствует одной хромосомной ассоциации. Интегральным показателем уровня гомеологичной конъюгации хромосом у гибридов с мягкой пшеницей служило среднее число ТХА/МКП в мультивалентах (минус число ассоциаций между гомологичными хромосомами в составе мультивалентов) и гетероморфных бивалентах, а гомологичной ассоциации — число ТХА в гомоморфных бивалентах (плюс число ассоциаций между гомологичными хромосомами в составе мультивалентов) [8]. При этом гетероморфные биваленты определяли в каждой клетке индивидуально, исходя из числа хромосом и характера ассоциаций. Если, например, в 35-хромосомных клетках число бивалентов превышало 7, все «лишние» биваленты причисляли к гетероморфным. Кроме того, гетероморфными считали резко асимметричные биваленты, которые встречались редко. Величину s определяли как процентное отношение эмпирического числа ТХА в гомологичных ассоциациях к максимально возможному их числу для данной клетки [9].

Для сравнения значений в таблицах и тексте, а также для сопоставления с литературными данными рассчитывали доверительный интервал при уровне значимости $P = 0,05$ ($\bar{x} \pm t_{0,05} \cdot S_x$).

Результаты исследований и их обсуждение. Результаты гибридизации (завязываемость и всхожесть гибридных зерновок F_1) не различались достоверно в зависимости от образца эгилопса или линии мягкой пшеницы. Поэтому данные разных комбинаций были объединены (табл. 1). В целом завязываемость была удовлетворительной для отдаленной гибридизации и не зависела от направления скрещивания, хотя в комбинациях с мягкой пшеницей была достоверно ниже ($P < 0,05$), чем с твердой. В то же

время полевая всхожесть гибридных зерновок и процентный выход гибридных растений F_1 были существенно выше в обратных комбинациях — *Ae. cylindrica* × *T. durum* или в комбинациях с участием *T. aestivum*. Аналогичные реципрокные различия наблюдались нами и в других комбинациях с *Ae. cylindrica* (не вошедших в настоящую статью), а также подтверждаются результатами нашего многолетнего опыта скрещиваний (не опубликовано).

У гибридов F_1 наблюдалось неполное доминирование признаков эгилопса. Колос веретеновидный спельтоидный, безостый, за исключением верхнего колоска, имеющего две-три зазубренные ости до 3–4 см длиной (у гибридов с твердой пшеницей — до 7–8) (рис. 1), что указывает на наследование безостости от эгилопса. Сохранилась ломкость колосового стержня, однако колосковые чешуйки были мягче, чем у эгилопса, опушенные, иногда имели черную окраску. Стебли прямостоячего типа, с выраженной антоциановой окраской. Листовые влагалища, ушки листьев и листовые пластинки слабо опушены. Преобладала склонность к повышенному кущению.

Исследование мейоза показало, что в комбинациях с участием твердой пшеницы фактически не наблюдается вариации числа хромосом в МКП. Из 302 изученных клеток только 5 имели отличное от ожидаемого число хромосом (рис. 2, а), причем 4 из них — в прямой комбинации Кристалл 2 × CL k-127. У всех растений в метафазе I (MI) с разной частотой формировались биваленты и триваленты (рис. 2, б–д). При этом интегральный показатель — число ТХА/МКП — во всех случаях достоверно ($P < 0,05$) отличается от 0 (табл. 2). Наиболее высокий уровень конъюгации наблюдался у двух растений (между ними не было различий, поэтому данные в табл. 2 суммированы), полученных в комбина-

Таблица 1

Результаты гибридизации *Triticum durum* и *T. aestivum* с *Ae. cylindrica*, %
($\bar{x} \pm t_{0,05} \cdot S_x$)

Гибридная комбинация	Опылено цветков, шт.	Завязалось зерен	Полевая всхожесть	Успех гибридизации *
<i>T. durum</i> × <i>Ae. cylindrica</i>	200	41,5 ± 6,7	2,4 ± 3,6	1,0 ± 1,4
<i>Ae. cylindrica</i> × <i>T. durum</i>	300	38,3 ± 5,5	40,0 ± 9,0	15,3 ± 4,1
<i>T. aestivum</i> × <i>Ae. cylindrica</i>	816	20,8 ± 2,8	48,2 ± 7,5	10,0 ± 2,1

* Процент жизнеспособных гибридов F_1 от числа опыленных цветков.



Рис. 1. Общий вид колосьев родительских форм и гибридов F_1 (в центре): а — *Ae. cylindrica* × *T. durum* Кристалл 2; б — *T. aestivum* 892 × *Ae. cylindrica*

ции CL k-127 × Кристалл 2, в среднем $3,26 \pm 0,28$ ТХА/МКП. Этот уровень существенно превосходит известные из литературы аналогичные показатели у гибридов со сходной геномной формулой (ABDR), полученных от скрещивания гексаплоидной пшеницы с диплоидной рожью *S. cereale* (0,57–1,08 [10], 0,69 [8], 0,43–0,86 [11] ТХА/МКП), и приближается к уровню гибридов Chinese Spring *ph1b* × *S. cereale* (3,35–9,63 ТХА/МКП [10]). По мнению Cuadrado et al. [11], почти тотальное отсутствие закрытых бивалентов у пшенично-ржаных гибридов свидетельствует о том, что рожь содержит лишь слабые супрессоры

Ph-генов, а это способствует увеличению количества конъюгирующих хромосом (открытых бивалентов, тривалентов), но отнюдь не качества конъюгации. В то же время использование в нашем исследовании *Ae. cylindrica* значительно повысило как уровень гомеологичной конъюгации, так и число закрытых бивалентов (до $0,08 \pm 0,06$ на МКП). Это позволяет предположить, что данный вид эгилопса способен в большей степени, чем рожь, нарушать функцию генов *Ph*.

Гибриды, полученные с участием мягкой пшеницы, отличались небольшой мозаичностью спорогенного комплекса с вариацией числа хро-

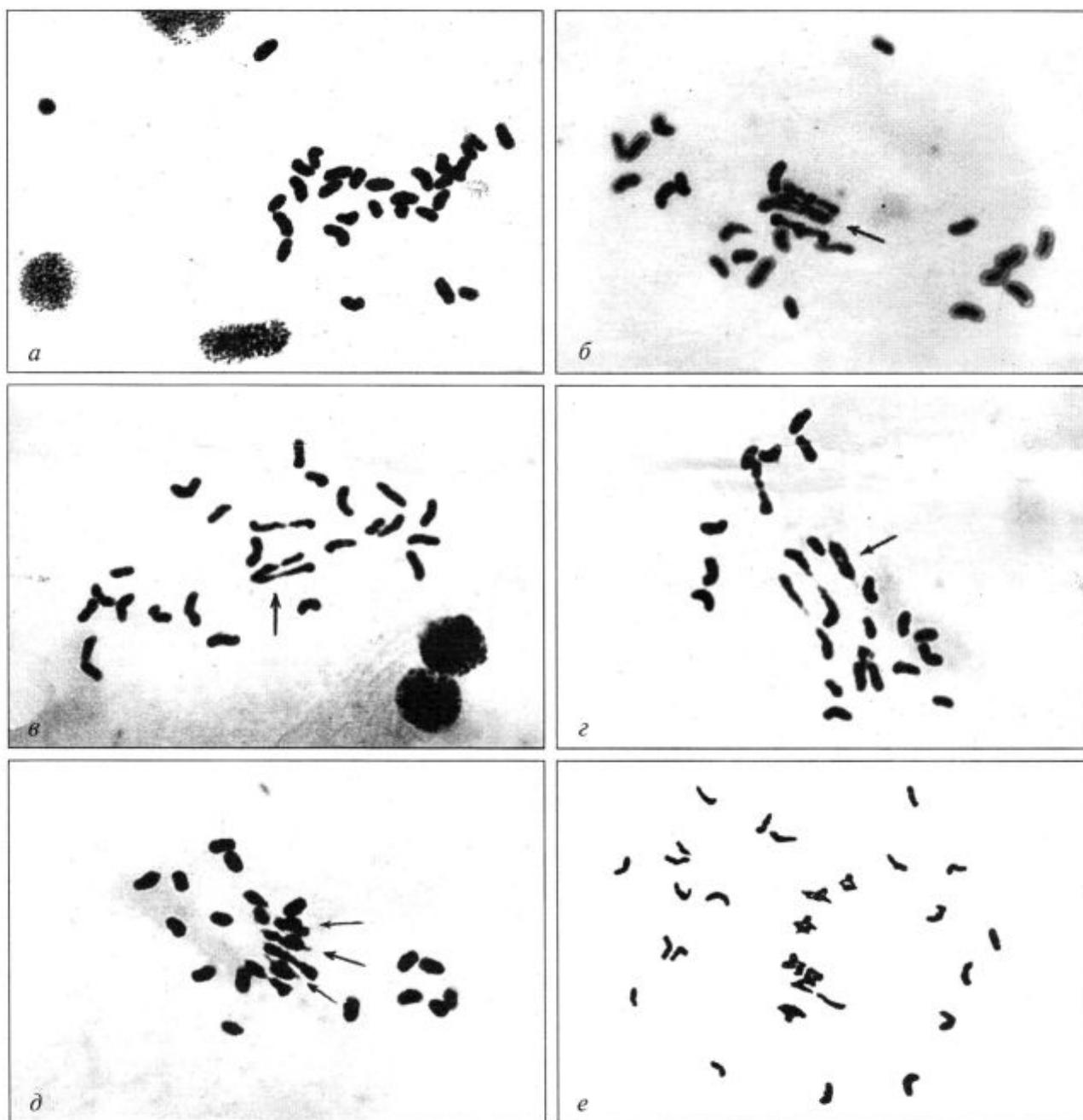


Рис. 2. Хромосомные ассоциации в метафазе I мейоза гибридов F_1 , полученных от скрещивания твердой (а-д) и мягкой (е) пшеницы с *Ae. cylindrica*: а — $2n = 29$: 29^I ; б — $2n = 28$: $19^I + 3^{III}$ (открытых) + 1^{III} ; в — $2n = 28$: $23^I + 1^{II}$ (открытый) + 1^{III} ; г — $2n = 28$: $20^I + 3^{II}$ (открытых) + 1^{II} (закрытый); д — $2n = 28$: $18^I + 2^{II}$ (открытых) + 3^{III} (закрытых); е — $2n = 35$: $21^I + 1^{II}$ (открытый) + 6^{III} (закрытых). Ув. 560. Стрелки указывают на триваленты (б, в) и закрытые биваленты (г, д)

мосом от 33 до 37. Частота эуплоидных клеток ($2n = 35$), встречавшихся примерно с одинаковой частотой у всех трех растений, составила в среднем 83,7 %. Наблюдалась довольно тесная конъюгация гомологичных хромосом D-геномов пше-

ницы и эгилопса (рис. 2, е) — в среднем $c = 80,0-84,1$ % (табл. 3). При этом отмечено отсутствие отрицательной корреляции между числами ТХА в гомеологичных (мультиваленты и гетероморфные биваленты) и гомологичных (го-

моморфные биваленты) ассоциациях (табл. 4). Положительная корреляция между частотами гомеологических ассоциаций и общим числом ТХА на клетку обусловлена дополнительными ТХА мультивалентов и гетероморфных бивалентов.

Из литературы известно, что D-геном полиплоидных видов *Aegilops* несет ген-супрессор гомеологической конъюгации, сходный по действию с аналогичным супрессором в хромосоме 3D мягкой пшеницы [12]. В то же время известно, что С-геном *Ae. caudata* обладает промоторным эффектом в отношении гомеологической конъюгации хромосом [7]. У *Ae. cylindrica*, сочетающего геномы D и С, в МI мейоза наблюдался диплоидный тип конъюгации [10]. Однако у полигаплоидных организмов возможны нарушения работы или недостаточная экспрессия этого гена-супрессора, допускающие конъюгацию негомеологических хромосом, особенно в отсутствие

своего гомолога. Подтверждением этому могут служить известные из литературы данные о высоком уровне конъюгации у гибрида F_1 ($2n = 21$, CDR) *Ae. cylindrica* × *S. cereale*, где регулярно наблюдалось 4–6 бивалентов на МКП, а максимальное число ассоциаций составило: $4^I + 1^{II}$ (закрытый) + 3^{III} (открытых) + $3^{III} = 17$ конъюгирующих хромосом [10]. Следует отметить также, что частота гомеологических ассоциаций у гибридов F_1 ($2n = 21$, ABC) *T. durum* × *Ae. caudata* [7] была значительно выше, чем у гибридов ($2n = 28$, ABDC) в настоящем исследовании. Это может быть обусловлено «буферным» действием D-генома *Ae. cylindrica*. При сопоставлении данных табл. 2 и 3 не обнаруживается однозначного влияния направления скрещивания или образца *Ae. cylindrica* на уровень гомеологической конъюгации, который главным образом детерминируется индивидуальными особенностями гибридного

Таблица 2

Частота хромосомных ассоциаций в МI мейоза у реципрокных гибридов F_1 ($2n = 28$, ABDC), полученных от скрещивания *Ae. cylindrica* с твердой пшеницей, по сравнению с гибридом F_1 ($2n = 28$, ABDR) *T. aestivum* × *S. cereale* ($\bar{x} \pm t_{0,05} \cdot S_x$)

Комбинация	n	Унивалентов	Бивалентов		Тривалентов	ТХА
			закрытых	всего		
Кристалл 2 × CL k-127	87	26,9 ± 0,3 (23–28)	0,02 ± 0,03 (0–1)	0,54 ± 0,15 (0–2)	0	0,56 ± 0,16 (0–3)
CL k-127 × Кристалл 2	129	21,9 ± 0,5 (12–28)	0,08 ± 0,06 (0–3)	2,74 ± 0,27 (0–8)	0,22 ± 0,07 (0–1)	3,26 ± 0,28 (0–9)
CL AR-60 × Кристалл 2	86	26,3 ± 0,4 (20–29)	0,01 ± 0,02 (0–1)	0,84 ± 0,20 (0–4)	0,01 ± 0,02 (0–1)	0,88 ± 0,20 (0–4)

Таблица 3

Частота хромосомных ассоциаций в МI мейоза у реципрокных гибридов F_1 ($2n = 35$, ABDDC), полученных от скрещивания *Ae. cylindrica* с мягкой пшеницей ($\bar{x} \pm t_{0,05} \cdot S_x$)

Комбинация	n	Унивалентов	Бивалентов			Тривалентов	ТХА в ассоциациях		с, %
			закрытых	гетероморфных	всего		гомологичных	гомеологичных	
892 × CL out	82	20,5 ± 0,4 (16–25)	4,7 ± 0,3 (2–8)	0,32 ± 0,12 (0–2)	6,7 ± 0,3 (4–9)	0,43 ± 0,11* (0–2)	11,5 ± 0,3 (8–16)	0,8 ± 0,2 (0–3)	80,0 ± 2,3 (56,1–100)
896 × CL out	88	18,7 ± 0,5 (14–25)	4,9 ± 0,3 (2–8)	0,66 ± 0,18 (0–3)	7,3 ± 0,3 (4–10)	0,56 ± 0,15** (0–2)	11,9 ± 0,3 (8–16)	1,5 ± 0,3 (0–3)	84,1 ± 2,0 (57,1–100)
CL AR-60 × × 896	69	20,8 ± 0,5 (15–27)	5,2 ± 0,3 (3–7)	0,38 ± 0,20 (0–3)	6,9 ± 0,3 (4–10)	0,16 ± 0,10* (0–2)	11,9 ± 0,4 (8–14)	0,5 ± 0,2 (0–3)	83,7 ± 2,5 (57,1–100)

* В том числе 0,01 ± 0,02 квадринавалентов. ** В том числе 0,02 ± 0,03 квадринавалентов.

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между частотами образования гомеологичных ассоциаций, гомологичных ассоциаций и общего количества ассоциаций хромосом у гибридов *T. aestivum* × *Ae. cylindrica* ($n = 239$)

Пары признаков (в среднем на МКП)	Закрытых бивалентов	Точек хромосомной ассоциации	
		в гомологичных ассоциациях	всего
Мультивалентов	-0,21**	-0,04	0,26***
Гетероморфных бивалентов	0,14*	0,16*	0,43***
ТХА в гомеологич- ных ассоциациях	0,02	0,11	0,63***

растения F_1 . Это также соответствует картине, наблюдаемой у гибридов (ABC) [7], где уровень гомеологичной конъюгации в большей степени зависел от генотипа отдельного растения, чем от образца эгилопса или комбинации скрещивания. Поэтому мы считаем наиболее вероятным, что С-геном *Ae. cylindrica* подобно С-геному *Ae. caudata* способен частично подавлять систему диплоидизации пшеницы (*Ph*-гены).

Другим возможным объяснением повышенной частоты гомеологичных ассоциаций может быть влияние генотипических особенностей родительских линий пшеницы, например, присутствие в их кариотипе межхромосомных транслокаций, возникших в результате межвидовых скрещиваний. Однако полученные от скрещивания твердой пшеницы Кристалл 2 с октоплоидным пшенично-элимусным амфиплоидом *Elytricum fertile* шесть гибридных растений F_1 (AABBSt) никак не отличались по частотам хромосомных ассоциаций от аналогичных гибридов, полученных с участием других, в том числе яровых сортов твердой пшеницы (например, Ноугані, Ластивка), в родословной которых нет межвидовых скрещиваний [13].

Интересен вопрос о геномной принадлежности хромосом, вступающих в гомеологичные ассоциации. Значительная часть мультивалентов, образовавшихся в $M1$ гибридов F_1 ($2n = 35$, ABDDC, табл. 3), очевидно представляет собой D-D бивалент, к которому присоединилась гомеологичная хромосома, вероятнее всего из А-

или В-генома, что подтверждается наличием достоверной отрицательной корреляции между частотами мультивалентов и закрытых бивалентов (табл. 4). Вместе с тем известно, что у гибридов F_1 ($2n = 21$, ABC), полученных в скрещиваниях *T. durum* × *Ae. caudata*, частота образования тривалентов была весьма высокой — от 0,37 до 0,84 на МКП [7], что свидетельствует о способности хромосом С-генома также включаться в ассоциации. Кроме того, в литературе есть сведения, что в условиях частичной супрессии *Ph*-генов хромосомы С-генома *Ae. caudata* способны конъюгировать с хромосомами А-генома пшеницы [14]. Таким образом, участие хромосом С-генома *Ae. cylindrica* в гомеологичных ассоциациях у исследованных нами гибридов также нельзя исключить.

Из литературы известно, что именно С-геном обеспечивает устойчивость к болезням у видов *Aegilops*, его содержащих [15]. Таким образом, закономерно предположить возможность локализации уже переданных пшенице генов устойчивости ко многим болезням [1–3, 5, 6] не только в D-геноме, но и в А. В этой связи открываются интересные перспективы использования *Ae. cylindrica* в селекции озимой твердой пшеницы. Известно, что этот вид является доступным источником высокой устойчивости к стеблевой ржавчине, фузариозу колоса и повышенной морозостойкости [1–6], а именно эти признаки в дефиците у вида *T. durum*. Однако следует иметь в виду, что для более успешного переноса ценных генов эгилопса именно в твердую пшеницу целесообразно отбирать уже в F_1 генотипы с наиболее высоким уровнем гомеологичной конъюгации.

В последнее время в научной литературе всерьез обсуждается вопрос об использовании цитоплазмы D-типа (в том числе и цитоплазмы *Ae. cylindrica*) в селекции пшеницы [16, 17]. В этом отношении интересны гибриды F_1 , полученные в настоящем исследовании в комбинациях *Ae. cylindrica* × *T. durum*. После беккроссирования этих гибридов твердой пшеницей сорта Коралл одесский (при самоопылении гибриды были абсолютно стерильны) всего удалось получить 9 зерновок BC_1 (завязываемость составляет 0,6%), которые были высеяны в поле.

SUMMARY. The hybrids of durum and bread wheat with *Ae. cylindrica* have been obtained without using an embryo rescue technique. The hybrid output (of pollinated flower number) in the field conditions scored 1.0, 15.3 and 10.0 % in the crosses *T. durum* × *Ae. cylindrica*, *Ae. cylindrica* × *T. durum* and *T. aestivum* × *Ae. cylindrica*, respectively. A high level of meiotic chromosome pairing between homologous D genomes of bread wheat and *Aegilops* has been revealed ($c = 80.0-83.7\%$). The possibility of homoeological pairing between wheat and *Ae. cylindrica* chromosomes has been shown. Herewith, the correlation between the levels of homologous and homoeological pairing is absent. The possibilities of genetic material interchange, including between the tetraploid species, as well as the using of *Ae. cylindrica* cytoplasm for durum wheat breeding are discussed.

РЕЗЮМЕ. Без використання ембріокультури одержано гібриди твердої і м'якої пшениці з *Ae. cylindrica*. Вихід гібридів F_1 (від числа запиляних квіточок) в умовах поля склав 1,0; 15,3 і 10,0 % в схрещуваннях *T. durum* × *Ae. cylindrica*, *Ae. cylindrica* × *T. durum* и *T. aestivum* × *Ae. cylindrica* відповідно. Встановлено високий рівень мейотичної кон'югації гомологічних хромосом D-геномів м'якої пшениці і егілопсу ($c = 80,0-83,7\%$). Показано можливість гомеологічної кон'югації хромосом пшениці і егілопсу, при цьому кореляція між рівнями гомологічної і гомеологічної кон'югації відсутня. Обговорюється можливість міжгеномних обмінів генетичним матеріалом, в тому числі між тетраплоїдними видами, а також можливість використання цитоплазми *Ae. cylindrica* для селекції твердої пшениці.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Бабаянц Л.Т., Рыбалка О.І., Аксельруд Д.В.* Нове джерело стійкості пшениці до основних хвороб // Реалізація потенційних можливостей сортів та гібридів Селекційно-генетичного інституту в умовах України : 36. наук. пр. — Одеса, 1996. — С. 111–116.
2. *Бабаянц О.В., Мирось С.Л.* Устойчивость озимой пшеницы к возбудителям фузариоза колоса на юге Украины // Наукові основи стабілізації виробництва продукції рослинництва : Тез. доп. Міжнарод. конф. — Харків, 1999. — С. 385.
3. *Бабаянц Л.Т., Мирось С.Л., Тоцький В.Н. и др.* Генетическая детерминация и наследование признака устойчивости пшеницы к *Fusarium graminearum* L. // Цитология и генетика. — 2000. — **35**, № 3. — С. 22–29.
4. *Аксельруд Д.В., Рыбалка А.И., Карпюк Ю.Н. и др.* Создание гибридов озимой мягкой пшеницы с *Aegilops cylindrica*, их изучение и перспективы использования // Цитология и генетика. — 1997. — **31**, № 3. — С. 45–50.
5. *Лифенко С.П., Рыбалка О.І., Коваль Т.М. та ін.* Интрогрессивні лінії пшениці з генами від егілопсів і однозернянки та можливість використання їх в селекції // Цитология и генетика. — 1998. — **32**, № 6. — С. 48–53.
6. *Коваль Т.М., Аксельруд Д.В., Рыбалка О.І.* Створення оригінальних генотипів озимої м'якої пшениці як вихідного матеріалу для селекції : 36. наук. пр. — Одеса, 1999. — С. 11–16.
7. *Сечняк А.Л., Симоненко В.К.* Цитогенетика гибридов твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) с *Aegilops caudata* L. // Цитология и генетика. — 1999. — **33**, № 4. — С. 49–55.
8. *Сечняк А.Л., Прокопович Е.Л., Симоненко Л.К. и др.* Влияние чужеродных геномов на диплоидизирующую систему пшеницы // Цитология и генетика. — 2000. — **34**, № 3. — С. 28–33.
9. *Alonso L.C., Kimber G.* The analysis of meiosis in hybrids. 2. Triploid hybrids // Can. J. Genet. Cytol. — 1981. — **23**. — P. 221–234.
10. *Kagawa T., Chizaki Y.* Cytological studies on the genus hybrids among *Triticum*, *Secale* and *Aegilops*, and the species hybrids in *Aegilops* // Japan J. Bot. — 1934. — **7**. — P. 1–32.
11. *Cuadrado M.C., Romero C.* Different genetic systems in rye affecting homoeologous pairing in wheat-rye combinations // Genome. — 1988. — **30**, № 5. — P. 793–796.
12. *Abu-Bakar M., Kimber G.* Chromosome pairing regulators in the former genus *Aegilops* // Z. Pflanzenzücht. — 1982. — **89**, № 2. — P. 130–138.
13. *Моцний И.И., Прокопович Е.Л., Симоненко В.К.* Гибридизация тетраплоидной пшеницы с октоплоидным пшенично-элимусным амфиплоидом *Elytricum fertile* и поведение хромосом в М1 мейоза // Цитология и генетика. — 2000. — **34**, № 1. — С. 34–42.
14. *Orelana J., Vazquez J.F., Carillo J.M.* Genome analysis in wheat-rye-*Aegilops caudata* trigeneric hybrids // Genome. — 1989. — **32**, № 2. — P. 169–172.
15. *Бочев Б., Куновски Ж., Ганева Г.* Род *Aegilops* L. как источник устойчивости к грибным болезням для селекции пшениц // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства. — 1982. — **73**, вып. 3. — С. 111–120.
16. *Wu Y., Zhang C., Liu C. et al.* Breeding technology of alloplasmic wheat // Science in China. Ser. C. — 1998. — **41**, № 5. — P. 449–458.
17. *Chen J., Xu N.* Studies on the utilization potentiality of the nucleo-cytoplasmic hybrid in wheat // Wuhan Univ. J. Nat. Sci. — 2000. — **5**, № 1. — P. 114–118.

Поступила 01.03.02