

РАСТЕНИЕВОДСТВО

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНОТИПОВ ЯРОВЫХ ФОРМ АЛЛОЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ ПШЕНИЦЫ ПО УРОВНЮ ИХ СТРЕСС-ТОЛЕРАНТНОСТИ К ЗАСУХЕ

О.Г. Семенов, Мухаммед Тауфик Ахмед Каид

Кафедра безопасности жизнедеятельности
и управления природными и техногенными рисками
Российский университет дружбы народов
ул. Миклухо-Маклая, 8/2, Москва, Россия, 117198

В статье представлены результаты комплексной морфобиологической оценки генотипов аллоцитоплазматической пшеницы по уровню устойчивости к жесткой засухе в погодных условиях 2010 г.

Ключевые слова: аллоцитоплазматическая пшеница, дефицит влаги, микроструктура зерна, адаптация, генотип, внехромосомная наследственность, чужеродная цитоплазма.

В современном мире, как известно, возрастает острота экологических проблем, связанная, в частности, с увеличением аридности во многих регионах мира, где доминируют такие лимитирующие факторы развития растений, как дефицит влаги, избыточная инсоляция и процессы прогрессирующего засоления почв.

В связи с разнообразием природных зон, многообразием экологических условий и ухудшением экологической обстановки в мире возникает необходимость селекции сортов экологически специализированных, сочетающих хорошую продуктивность и качество зерна с устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам среды, когда небольшие колебания среднего уровня неизбежны и допустимы, но риски, связанные с потерями продукции, должны быть сведены к минимуму. Поэтому необходим поиск новых генетических систем пшеницы с более высоким уровнем адаптационного потенциала для более эффективного использования возможностей идиотипа растений, что обеспечит повышение устойчивости урожая.

Урожай является производной величиной потенциальной продуктивности растений и их устойчивости к неблагоприятным условиям среды. Однако между этими свойствами часто проявляются обратные связи, при которых у генотипов, наиболее устойчивых к стрессовым факторам, как правило, продуктивность при выращивании их в благоприятных условиях ниже.

Так, в условиях засухи высокопродуктивные сорта яровой пшеницы уступают по урожаю зерна наиболее засухоустойчивым высокостебельным сортам степного экотипа, поскольку влияние метеорологических условий наиболее резко сказывается на новых высокопродуктивных сортах и гибридах, имеющих более высокий уровень обмена веществ и энергии. В то же время высокая потенциальная продуктивность сортов интенсивного типа в годы с нормальной влагообеспеченностью позволяет в значительной степени компенсировать потери этих сортов в засушливые годы.

Уровень устойчивости растений к стрессовым факторам контролируется, как известно, генетической системой и проявляется в условиях интенсивного воздействия этих факторов. Создание новых сортов, сочетающих высокую потенциальную продуктивность (величина и качество урожая) с устойчивостью к наиболее распространенным абиотическим и биотическим стрессовым факторам, в конкретных почвенно-климатических условиях, является наиболее важной и актуальной задачей.

В основе общих принципов устойчивости растений лежит понимание идиотипа высших растений как высокоинтегрированной системы, в которой основные адаптивные и хозяйственно-ценные признаки контролируются коадаптированными блоками генов, весьма устойчивыми к мейотической рекомбинации [2; 3]. Характер проявления адаптивных реакций растений в онтогенезе определяется не отдельными генами и геномами, а идиотипом в целом, то есть совокупностью всех наследственных факторов. Иначе, под контролем коадаптивных генов и коадаптации генома в целом находятся основные адаптивные реакции высших растений.

Известно, что в аридных регионах доминируют такие лимитирующие факторы развития растений, как дефицит влаги, избыточная инсоляция и процессы прогрессирующего засоления почв. В связи с этим возрастает актуальность изучения механизма биологической адаптации живых организмов на различных уровнях их организации и ступенях развития.

В настоящее время усилия ученых направлены на полную расшифровку механизмов стресса на молекулярном и клеточном уровнях. Особый интерес вызывают данные об активации в условиях стресса в клетках синтеза так называемых стрессовых белков с одновременным ослаблением синтеза белков, образующихся в нормальных условиях.

Кроме синтеза шоковых белков, показывающего, что в геноме записана специальная программа, связанная с переживанием стресса, при неблагоприятных обстоятельствах в клетках возрастает содержание углеводов, пролина, которые участвуют в защитных реакциях, стабилизируя цитоплазму. При водном дефиците и засолении у ряда растений концентрация пролина в цитоплазме возрастает в 100 раз и более.

Благодаря своим гидрофильным группам пролин может образовывать агрегаты, которые ведут себя как гидрофильные коллоиды. Этим объясняется высокая растворимость пролина, а также способность его связываться с поверхностными

гидрофильными остатками белков. Необычный характер взаимодействия агрегатов пролина с белками повышает растворимость белков и защищает их от денатурации. Накопление пролина как активного осмотического вещества благоприятствует удержанию воды в клетке [7].

Продолжительность периода репарации после стресса тем больше, чем выше напряженность экстремального фактора и чем ниже уровень устойчивости к нему растения. Первоначальное, слабое по силе экстремальное воздействие делает организм устойчивым к более сильной стрессовой нагрузке. При этом оказалось, что устойчивость к стрессовому воздействию повышает предварительная обработка (закалка) растений не только к тем же, но и к другим типам экстремальных факторов [4]. Наиболее чувствительным к стрессам является период с повышенной синтетической активностью.

Большое влияние на характер онтогенетической адаптации растений оказывают цитоплазматические детерминанты, то есть совокупность всех внехромосомных наследственных элементов клетки (плазмон).

Проявление цитоплазматической наследственности следует рассматривать как результат ядерно-цитоплазматических взаимодействий, поскольку хромосомные и цитоплазматические детерминанты представляют собой комплементарные генетические системы клетки, тесно взаимодействующие между собой и со средой обитания. При этом необходимо отметить тесную кооперацию и интеграцию систем генома и плазмона. С типом цитоплазмы связаны такие важные биологические функции растений, как иммунитет и устойчивость к неблагоприятным факторам. Генетические системы в цитоплазме контролируют наследование важных адаптивных признаков у цветковых растений и обеспечивают свой потенциальный вклад в генотипическую изменчивость [8].

Цитоплазма играет значительную роль в детерминации свойства устойчивости, поскольку через нее происходит реализация генетического потенциала генома в морфогенезе. Изменчивость генотипических систем цитоплазмы может влиять на устойчивость непосредственно через генетические системы цитоплазмы, а также через центральную (ядерную) генетическую систему клетки [7]. Характер этого взаимодействия определяет внутреннюю организацию и динамику процессов жизнедеятельности.

Конечно, вклад этих генетических систем в реализацию наследственных свойств организма неодинаков. Ядро как интегрирующий центр генетической информации всей клетки определяет стратегию формирования видоспецифических свойств организма. Тогда как генетическая система цитоплазмы определяет тактику жизни клетки, обуславливая уровень адаптивной реакции на меняющиеся условия среды [7].

Сложившееся сложное взаимодействие между отдельными и в то же время взаимосвязанными генетическими системами «ядро-хлоропласты», а также «ядро-митохондрии» могло возникнуть лишь в результате переноса генов в обоих направлениях. Все это также свидетельствует о том, что в интегрированной системе растения важная роль принадлежит генетическим компонентам цитоплазмы,

то есть совокупности всех внехромосомных наследственных элементов клетки (плазмону).

Значительная часть количественных признаков растений, влияющая на их продуктивность и приспособленность, обусловлена действием не только ядерных, но и цитоплазматических генов. Так, по оценке японских исследователей, около 25% генотипической изменчивости обусловлено генами органелл, в то время как 75% приходится на долю ядерного генотипа. Такой удивительный факт, когда менее 1% генов, находящихся в цитоплазме, способны обуславливать до 25% общей генетической изменчивости, можно объяснить двумя причинами. Во-первых, тем, что гены органелл играют важную роль в обеспечении важнейших энергетических процессов в жизни растения — фотосинтеза и дыхания, протекание которых тесно связано с различными функциями организма. Во-вторых, при создании аллоцитоплазматических линий используется межвидовая изменчивость по цитоплазматическим генам и, как правило, внутривидовая изменчивость по ядерным генам [1].

Одним из таких возможных решений является создание в РУДН коллекции ядерно-цитоплазматических гибридов пшеницы, сочетающих геном пшеницы мягкой (*Triticum aestivum L.*) с чужеродной цитоплазмой различных видов эгилопса, пшеницы и ржи.

Отдельные гибридные комбинации аллоцитоплазматической пшеницы (АЦПГ), полученные путем трансгеноза ядра пшеницы мягкой (*Triticum aestivum L.*) методом беккроссирования в чужеродную цитоплазму *Triticum timopheevi*, *Aegilops ovata*, *Secale cereale*, сочетают высокий уровень адаптации растений к стрессовым погодным факторам с оптимальными количественными и качественными характеристиками зерна.

С созданием самофертильных аллоцитоплазматических форм пшеницы мягкой появилась возможность практического использования внеядерной наследственности с целью повышения адаптивных возможностей у *T. aestivum L.*

Использование внеядерной генетической системы в селекции аллоцитоплазматической пшеницы раскрывает широкие возможности в решении ряда принципиальных проблем. К ним относятся такие, как проблема регулирования экспрессии генома и расширения адаптационных возможностей пшеницы, а также проблема ядерно-цитоплазматического гетерозиса и его закрепления в поколениях [6].

Известно, что злаковые растения наиболее чувствительны к периоду трубкования—колошение (критический период), и сочетание таких факторов, как недостаток воды и высокая температура, ускоряют развитие растений и снижают количественные характеристики элементов продуктивности (длину колоса, число колосков и зерновок в колосе).

В критический период образования и формирования репродуктивных органов засуха приводит к гибели семенных зачатков или к недоразвитию андроеца (тычиночного аппарата) и пустоколосице, а позже к образованию зерна, недостаточно заполненного питательными веществами.

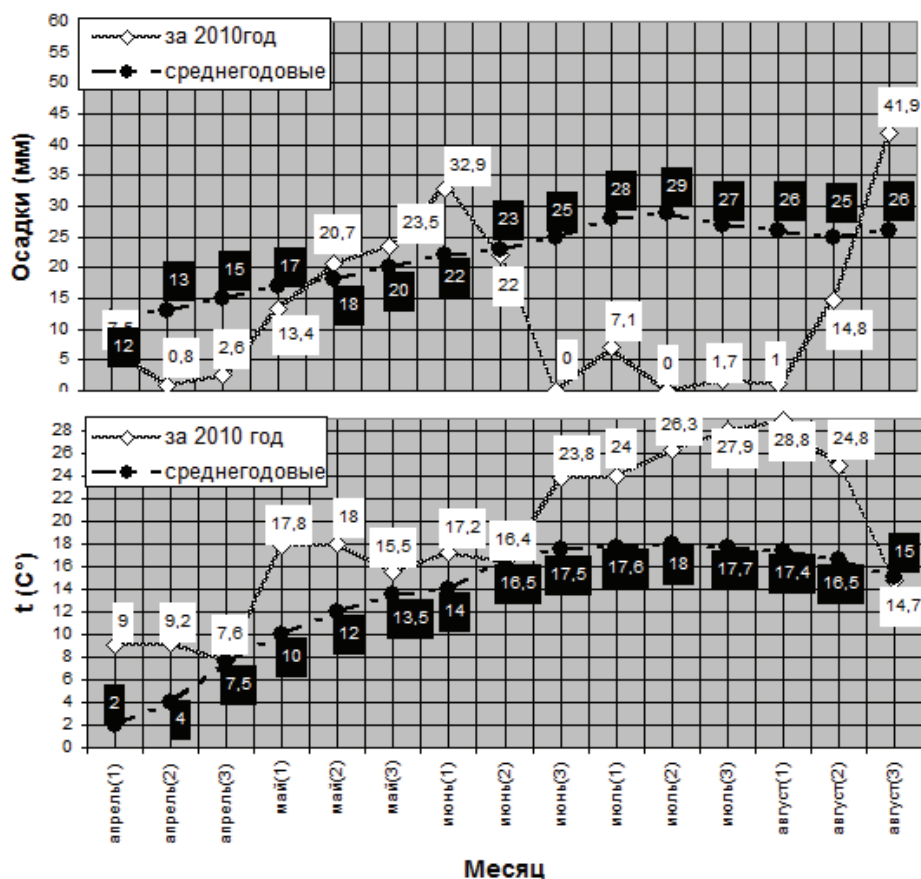


Рис. 1. Особенности погодных условий, обуславливающие метеотропные риски при выращивании яровой пшеницы

Под действием сухих потоков воздуха прекращаются процессы синтеза в органах плодоношения, питательные вещества не поступают в зерно, и оно становится щуплым. После возобновления нормального водоснабжения восстановление синтетической направленности ферментов происходит не сразу, что, естественно, задерживает дальнейшие ростовые процессы.

Погодные условия 2010 г., как известно, отличались исключительно жесткой засухой (рис. 1), поскольку начиная с третьей декады июня и весь июль осадков практически не было, суточная температура самого теплого месяца — июля в этом году превышала среднемесячную температуру воздуха от 6 до 10,5 °С.

Полевые испытания коллекции яровых форм АЦПГ в условиях засухи 2010 г. позволили осуществить комплексную оценку изучаемых генотипов с учетом общей продуктивности растений, а также с анализом отдельных элементов продуктивности. Была проведена морфобиологическая идентификация генотипов, что позволило с достаточной полнотой получить необходимую информацию о реакции генотипов на засуху. Кроме того, в системе признаков, на основании которого проводили отбор генотипов, были использованы результаты исследований микроструктуры зерновок растений, выращенных в условиях засухи.

Изучение микроструктуры зерновок проводили на сканирующем электронном микроскопе JSM-6490 на поперечных срезах зерновок (средняя часть зерновки).

В полевых условиях 2010 г. (Полевая станция РГАУ МСХА им. К.А. Тимирязева) из 36 генотипов в условиях засухи были выделены на основе ранжирования (по основному показателю — продуктивность растения) восемь генотипов АЦПГ, в том числе три генотипа (28/10, 34/10 и 36/10) с чужеродной цитоплазмой *Secale cereale*, четыре генотипа (12/10, 2/10, 16/10 и 20/10) с цитоплазмой *Triticum timopheevi*, которые были получены путем скрещивания с озимым сортом Заря. Один генотип (10/10) имеет обычную пшеничную цитоплазму *T. aestivum* L. и получен в результате предшествующих обратных скрещиваний АЦПГ (*T. timopheevi*) с яровым сортом *Cosir* (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительный анализ наиболее продуктивных генотипов яровых форм АЦПГ в условиях дефицита влаги и высоких температур в период формирования зерновок (2010 г.)

№ вар.	Генотип АЦПГ (линия, гибрид, цитоплазма)	Разновидность	Масса зерна с колоса, г	Элементы продуктивности колоса		
				длина/ колоса, см	число зерновок	масса 1000 зерн. г
28/10	Линия, <i>S. cereale</i>	Лютесценс	1,1 ± 0,1	9,1 ± 0,3	38,2 ± 2,2	28
12/10	*Гибрид F ₆ , <i>T. timopheevi</i>	Лютесценс	1,1 ± 0,1	9,3 ± 0,3	31,7 ± 1,7	33
10/10	Линия, <i>T. aestivum</i>	Лютесценс	1,0 ± 0,1	8,4 ± 0,2	28,8 ± 1,1	34
2/10	*Линия, F ₇ , <i>T. timopheevi</i>	Лютесценс	0,9 ± 0,1	8,5 ± 0,2	29,3 ± 1,5	29
16/10	*Гибрид F ₇ , <i>T. timopheevi</i>	Эритроспермум	0,9 ± 1,1	8,6 ± 0,6	31,4 ± 2,6	30
20/10	*Гибрид F ₇ , <i>T. timopheevi</i>	Эритроспермум	0,9 ± 0,1	8,0 ± 0,2	29,1 ± 1,7	32
34/10	Линия, <i>S. cereale</i>	Ферругинеум	0,9 ± 0,1	7,0 ± 0,2	25,7 ± 1,4	36
36/10	Линия, <i>S. cereale</i>	Лютесценс	0,9 ± 0,1	8,4 ± 0,3	28,5 ± 1,4	32
Средний показатель по всей группе			1,0 ± 0,1	8,4 ± 0,2	30,3 ± 1,3	—

*Гибрид с озимым сортом Заря.

Озимый сорт Заря был использован при скрещивании с АЦПГ в качестве отцовской формы, поскольку он отличается крупнозерностью и устойчивостью к некоторым грибным патогенам, что и определило целесообразность использования его для гибридизации с яровыми формами АЦПГ.

При скрещивании яровых сортов с озимыми, как известно, доминирует свойство яровости, поскольку способность пшеницы мягкой к репродуктивному развитию связана с функционированием генов Vrn (vernalizin — ответ на яровизацию) и Ppd (photoperiodic — чувствительность к фотопериоду). У озимой пшеницы

гены обеих систем развития находятся в рецессивном состоянии — *vrn vrn ppd.ppd*. Такой генотип вызывает обязательную потребность в яровизации и длинном дне. У яровых форм отсутствует потребность в яровизации (доминантные аллели *Vrn*), также они способны развиваться при коротком и при длинном световом дне (доминантные аллели *Ppd*) [5].

Морфобиологическая характеристика отобранных генотипов в условиях засухи 2010 г. позволяет осуществить их идентификацию с учетом особенностей их развития (табл. 2). Оказалось, что в группе наиболее устойчивых генотипов большая их часть (пять генотипов: 12/10, 2/10, 16/10, 20/10 и 34/10) относятся к позднеспелым формам, полное колошение которых отмечено в период с 23 по 25 июня — продолжительность периода всходы—колошение 42—45 дней. Кроме того, два генотипа (10/10 и 36/10) относятся к среднеспелым (дата колошения 19.06), продолжительность периода всходы—колошение 38—40 дней, а один генотип (28/10) относится к группе скороспелых — колошение 17 июня.

Таблица 2

Морфологические особенности наиболее продуктивных генотипов яровых форм АЦПГ в условиях дефицита влаги и высоких температур в период формирования зерновок (2010 г.)

№ вар.	Растения	Колос	Зерновка
28/10	Среднерослые. Флаговый лист узкий	Продуктивный	Светло-коричневая
12/10	Среднерослые. Стебель толстый. Флаговый лист широкий, темно-зеленый	Продуктивный	Коричневая, удлиненной формы
10/10	Высокорослые. Флаговый лист широкий, с сероватым оттенком	Продуктивный	Темно-коричневая, крупная
2/10	Высокорослые. Флаговый лист широкой, темно-зеленый. Стебель толстый	Вертикально расположен	Темно-коричневая
16/10	Среднерослые. Флаговый лист широкий	Продуктивный	Темно-коричневая
20/10	Среднерослые. Флаговый лист широкий, темно-зеленый	Продуктивный	Светло-коричневая
34/10	Среднерослые. Флаговый лист — средний по ширине	Продуктивный	Коричневая, удлиненной формы
36/10	Среднерослые. Флаговый лист — средний по ширине	Продуктивный	Коричневая, удлиненной формы, хорошо выполненная

Особое внимание в работе было уделено изучению структуры клеток эндосперма стекловидного зерна генотипов АЦПГ яровой мягкой пшеницы.

Изучение микроструктуры зерновок проводили на сканирующем электронном микроскопе JSM-6490 на поперечных срезах зерновок.

Были исследованы особенности микроструктуры алейронового слоя и клеток мучнистого ядра, периферийных и центральных частей эндосперма, поскольку технологические особенности клеток предопределяются формированием стекловидного или мучнистого эндосперма, соотношением и строением прикрепленного и промежуточного белка, а также соотношением и строением крупных и мелких крахмальных зерен.

Для анализа были выбраны зерновки растений АЦПГ, которые выращивались в условиях жесткой засухи в 2010 г. (рис. 2).



Рис. 2. Образцы поперечных срезов зерновок АЦПГ как отображение разнообразия реакций на стрессовое воздействие дефицита влаги

Известно, что засуха вызывает недостаточную обеспеченность сельскохозяйственных растений водой и, как следствие, ухудшение качества зерна, снижение урожаев и даже полную гибель посевов. В засушливые годы накопление сухих веществ заканчивается значительно раньше наступления полной спелости. Количество белковых веществ в зерне возрастает до середины восковой спелости, затем изменяется незначительно, а белок и крахмал — основные вещества, определяющие технологические свойства зерна, формируются на ранних стадиях созревания зерна, и по мере созревания содержание их возрастает постепенно, тогда, как свойства изменяются в значительной степени.

Зерно под действием засухи становится щуплым, легковесным, и чем раньше оно захвачено засухой, тем значительно понижается его масса. В нем ускоряется синтез высокомолекулярных запасных веществ, особенно белков, снижается содержание растворимых соединений азота, аминокислот, продуктов белкового синтеза, уменьшается активность протеолитических ферментов, амиолитического комплекса. Снижается поступление в зерно углеводов. Относительное содержание белка в зерне возрастает, происходит необратимая коагуляция высокомолекулярных полимеров с коллоидными свойствами.

Резко ускоряющиеся под влиянием высокой температуры и быстрого обезвоживания при засухе биохимические процессы ведут к тому, что наблюдается недостаточное поступление углеводов в зерно, однако абсолютное количество белковых веществ и клейковины в нем остается на нормальном уровне. В результате процентное содержание клейковины, как и общего азота, в суховейном зерне по сравнению с нормальным возрастает.

Щуплым называется зерно мелкое, часто морщинистое, с ограниченным запасом питательных веществ, иногда состоящее почти из одной оболочечной ткани. Между выполненными и щуплыми зернами находится ряд промежуточных форм зерна различных размеров с неодинаковой степенью выполненности. Морщинистость щуплой зерновки является результатом несоответствия в развитии и созревании внешних оболочек и эндосперма. В то время как эндосперм засыхает в ранней стадии своего развития, плодовая оболочка продолжает некоторое время развиваться дальше.

Оказалось, что в условиях жесткой засухи 2010 г. микроструктурные изменения щуплого зерна очень разнообразны: наряду с значительными деформациями зерновок отмечен ряд генотипов, деформирующий эффект у которых был незначительным (16/10, 28/10 и 10/10) при достаточно высокой продуктивности (рис. 2). Некоторые генотипы (5/10, 1/10) с меньшим уровнем продуктивности показали незначительную деформацию зерновки.

Степень щуплости зерновки зависит от стадии налива (молочная и восковая спелость) и от условий, в которых происходит созревание зерна. Если к этому времени зерно закончило свой рост в длину, то щуплость сказывается главным образом в сокращении его поперечного сечения.

Прекращение или резкое ухудшение притока питательных веществ к созревающему зерну в молочной стадии приводит к тому, что зерно уменьшается в размерах не только в поперечном сечении, но и в длину, становится более тонким и коротким. В щуплом зерне на зародыш приходится относительно большая доля массы, чем в выполненном. Измельчать щуплые зерна трудно, мука получается темная, с синеватым оттенком.

Сравнительное изучение микроструктуры поперечных срезов зерновок генотипов АЦПГ в условиях жесткой засухи показало значительное разнообразие их реакции на стрессовые воздействия дефицита влаги, что отразилось на конфигурации зерновок и целостности слоев эндосперма, это было учтено в системе признаков при отборе на устойчивость к засухе.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Миры геномов органелл. — Мн.: Тэхналогія, 2003.
- [2] Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз). — Кишинев: Штиинца, 1980.
- [3] Жученко А.А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (концепция). — Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1994.
- [4] Заводская И.Г., Шухтина Г.Г. Влияние комбинационного действия обезвоживания и супероптимальных температур на теплоустойчивость клеток листьев засухоустойчивого ячменя // Цитология. — 1971. — Т. 13. — № 10. — С. 41—50.
- [5] Кокишарова Т., Феденко Е. Использование физиолого-биохимических методов для понимания генетического контроля адаптивных признаков у мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. // Материалы конференции, посвященной 250-летию МГУ им. М.В. Ломоносова и 90-летию ЗБС им. С.Н. Скадовского. — Ойхос Москва, 2001. — С. 83.
- [6] Семенов О.Г. Аллоцитоплазматическая пшеница. Биологические основы селекции. Монография. — М.: Изд-во РУДН, 2000.
- [7] Семенов О.Г., Третьяков Н.А., Яковлев А.Ф., Фредерик М. «Характер адаптивных реакций на стрессовые факторы в связи с ядерно-цитоплазматическим взаимодействием у гибридов яровой пшеницы *T. aestivum* L.». Материалы Международной научно-практической конференции «Научно-производственное обеспечение развития сельского социума». — М.: Изд-во «Современные тетради», 2005. — С. 400—408.
- [8] Grantham R., Gautier C., Gouy M. The genome as a unit of selection: evidence from molecular biology // Abh. Akad. Wiss. DDB. Abt. Math.-naturwiss. Techn. — 1983. — № 1. — P. 95—106.

MORFOBIOLOGIC CHARACTERISTIC GENOTYPES OF SPRING WHEAT FORMS ALLOCYTOPLASMATIC ACCORDING TO THEIR LEVEL OF STRESS TOLERANCE TO DROUGHT

O.G. Semenov, Mohammed Tawfeek Ahmed Kaid

Department of life safety and management natural and technogenic risks
Peoples' Friendship University of Russia
Miklukho-Maklaya str., 8/2, Moscow, Russia, 117198

The article presents the results of a comprehensive evaluation of genotypes morfobiologic allocytoplasmatic wheat on the level of resistance to drought in tough weather conditions 2010.

Key words: allocytoplasmatic wheat, moisture deficit, the microstructure of grain, adaptation, genotype, extrachromosomal heredity, alien cytoplasm.

REFERENCES

- [1] Danilenko N.G., Davydenko O.G. Miry genomov organell — Mn.: Tjehnalogija, 2003.
- [2] Zhuchenko A.A. Jekologicheskaja genetika kul'turnyh rastenij (adaptacija, rekombinogenez, agrobiocenozi). — Kishinev: Shtiinca, 1980.

- [3] Zhuchenko A.A. Strategija adaptivnoj intensivikacii sel'skogo hozjajstva (konceptija). — Pushhino: ONTI PNC RAN, 1994.
- [4] Zavodskaja I.G., Shuhtina G.G. Vlijanie kombinacionnogo dejstvija obezvozhivaniya i super-optimal'nyh temperatur na teploustojchivost' kletok list'ev zasuhoustojchivogo jachmenja // Citologija. — 1971. — T. 13. — № 10. — S. 41—50.
- [5] Koksharova T., Fedenko E. Ispol'zovanie fiziologo-biohimicheskikh metodov dlja ponimaniya geneticheskogo kontrolja adaptivnyh priznakov u mjagkoj pshenicy *Triticum aestivum* L. // Materialy konferencii, posvjashhjonnoj 250-letiju MGU im. M.V. Lomonosova i 90-letiju ZBS im. S.N. Skadovskogo. — Ojhos Moskva, 2001. — S. 83.
- [6] Semenov O.G. Allocitoplazmaticheskaja pshenica. Biologicheskie osnovy selekcii. Monografija. — M.: Izd-vo RUDN, 2000.
- [7] Semenov O.G., Tret'jakov N.A., Jakovlev A.F., Frederik M. «Harakter adaptivnyh reakcij na stressovye faktory v svjazi s jaderno-citoplazmaticheskim vzaimodejstviem u gibridov jarovoj pshenicy *T. aestivum* L.». Materialy Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoi konferencii «Nauchno-proizvodstvennoe obespechenie razvitija sel'skogo sociuma». — M.: Izd-vo «Sovremennye tetradi», 2005. — S. 400—408.
- [8] Grantham R., Gautier C., Gouy M. The genome as a unit of selection: evidence from molecular biology // Abh. Akad. Wiss. DDB. Abt. Math.-naturwiss. Techn. — 1983. — № 1. — P. 95—106.