

Н.А. ЖАРКОВ

Сибирский научно-исследовательский институт  
сельского хозяйства, Омск

## РАЗРЕШАЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ АНАЛИЗА МОНОСОМНЫХ ЛИНИЙ В ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ



*На основании статистического анализа характера прохождения конъюгации гомологов у серии моносомных линий пшеницы Мильтурум 553 установлено, что отклонения моносомных и дисомных растений от своего исходного родителя обусловлены вызванными гемизиготным состоянием хромосом изменениями в системе действия и взаимодействия генов. Показана разрешающая способность анализа моносомных линий как метод цитогенетических исследований пшеницы. Определен вклад каждой хромосомы в детерминацию мейотических признаков.*

© Н.А. ЖАРКОВ, 2004

**Введение.** Созданные серии моносомных линий широко использовались в изучении генетики многих признаков мягкой пшеницы. В их основу был положен тот факт, что отклонения от контроля (исходного родителя) обусловлены чисто дозовым состоянием конкретных хромосом. Однако Гончаров [1], анализируя анеуплоиды сорта Чайниз Спринг, приходит к выводу о существовании лишь определенной условности их изогенности и высказывает сомнение в корректности применения моносомного метода в анализе количественных признаков [2].

Коваль с соавт. [3], изучая дисомные сибсы, установили, что сестринские дисомики по целому ряду количественных параметров отличаются от своего рекуррентного родителя, причем различия проявлялись между дисомными сибсами, выделенными в потомстве одного моносомика. Подобного рода явления авторы объясняют исходя из положения о формировании компенсаторного (компенсационного) комплекса генов (ККГ), разработанного Струнниковым [4] для объяснения возникновения гетерозисного эффекта у тутового шелкопряда. Они считают [3, 5], что принудительное поддержание в длинном ряду поколений моносомного состояния растений и произвольный отбор лучших по продуктивности форм приводит к возникновению ККГ и генетическим отличиям между моносомными семьями. Для выяснения возможности существования иных причин, обуславливающих отклонения сестринских дисомиков от своего исходного сорта и их различия между собой, следует более подробно остановиться на результатах ранее проведенных нами исследований, имеющих прямое отношение к затронутым вопросам.

**Материал и методика.** В качестве объекта исследований был взят полный набор идентифицированных анеуплоидных линий сорта яровой мягкой пшеницы Мильтурум 553, у которого изучали как моносомные растения, так и сестринские дисомики. Закладку опытов проводили в полевых условиях 1982 г. и в условиях теплицы (январь–май) 1983 г. в четырехкратной повторности. Посев осуществлен семенами самоопыленного потомства линий ВС 8. В условиях теплицы анализируемый материал выращивали в сосудах при оптимальном температурно-световом режиме. В качестве конт-

роля был взят исходный рекуррентный родитель Мильтурум 553 (М 553). В межфазный период выход в трубку–колошение была проведена фиксация микроспороцитов смесью Ньюкомера. Цитологический анализ мейоза осуществлен на тепличном материале с помощью светового микроскопа МБИ-3 по общепринятой методике [6]. Кроме мейотических признаков, изучали элементы продуктивности колоса и растения. Полученные экспериментальные данные обрабатывали математически методами вариационной статистики для количественных и качественных признаков [7].

В связи с ограниченностью объема изложения и обеспечения разумной достаточности в получении ответов на поставленные вопросы в настоящей работе приведены результаты исследований по мейотическим признакам, которые в представленном варианте могут рассматриваться как количественные.

**Результаты исследования и их обсуждение.** Взятый в качестве контроля сорт яровой мягкой пшеницы Мильтурум 553 характеризуется достаточно стабильным прохождением мейоза. Частота метафазных клеток с различного рода нарушениями не превышала 2 %.

Анализ микроспороцитов у моносомных растений показал, что в метафазе I мейоза пре-

обладали клетки с нормальным синапсисом хромосом, имеющие характерные для них конфигурации — состоящие из 20 бивалентов и 1 унивалента. Однако в ряде случаев наблюдались клетки с тремя и более унивалентами, а также с мультивалентами.

По данным цитологических наблюдений достоверное отклонение от исходного сорта по частоте встречаемости клеток с дополнительными унивалентами (асинаптические клетки) у моносомных растений было получено в 10 случаях из 21 возможного (табл. 1), причем только в одном из них (5D) — с отрицательным знаком.

Увеличение количественного состава асинаптических клеток при исключении из генотипа одной дозы хромосом 3A, 4A, 7A, 1B, 2B, 3B, 4B, 2D и 4D свидетельствует о наличии в них генов-промоторов синапсиса гомологичных пар. Правомерность сделанных выводов по пяти позициям из девяти (3A, 3B, 2B, 4B, 2D) подтверждается данными литературы [8–14 и др.]. Из перечисленных хромосом только 3B несет основной ген нормального синапсиса [15]. Что же касается хромосомы 5D, то уменьшение частоты асинаптических клеток у моносомных по ней генотипов может быть связано с проявлением действия локуса

Таблица 1  
Характер проявления в метафазе I мейоза конъюгации хромосом у моносомных и дисомных растений сорта пшеницы Мильтурум 553 по критическим линиям

| Линия, моносомная по хромосоме | Моносомик                   |  | Сестринский дисомик         |                          | ± эффект восстановления двойной дозы хромосомы |
|--------------------------------|-----------------------------|--|-----------------------------|--------------------------|--|
|                                | Количество изученных клеток | Клеток с дополнительными унивалентами, % | Количество изученных клеток | Клеток с унивалентами, % |  |
| 1A                             | 1002                        | 0,40                                     | 704                         | 1,42                     | 1,02 *   |
| 3A                             | 1542                        | 5,12 ***                                 | 538                         | 3,35 ***                 | -1,77  |
| 4A                             | 1692                        | 2,30 **                                  | 705                         | 1,56                     | -0,74  |
| 7A                             | 1295                        | 2,93 ***                                 | 387                         | 1,29                     | -1,64  |
| 1B                             | 1427                        | 2,38 **                                  | 646                         | 1,39                     | -0,99  |
| 2B                             | 626                         | 2,88 **                                  | 779                         | 0,64                     | -2,24 **                                       |
| 3B                             | 1154                        | 4,68 ***                                 | 370                         | 5,95 ***                 | 1,27   |
| 4B                             | 1119                        | 3,13 ***                                 | 489                         | 2,86 **                  | -0,27  |
| 5B                             | 1349                        | 0,74                                     | 539                         | 2,60 *                   | 1,86 **  |
| 6B                             | 1023                        | 1,08                                     | 586                         | 2,39 *                   | 1,31 *   |
| 2D                             | 1344                        | 4,61 ***                                 | 816                         | 2,33 *                   | -2,28 *  |
| 4D                             | 847                         | 2,60 **                                  | 506                         | 2,96 **                  | 0,36   |
| 5D                             | 1228                        | 0,41 *                                   | 514                         | 2,14                     | 1,73 **  |
| М 553                          | 1392                        | 1,08                                     | 1392                        | 1,08                     |  |

\*P = 0,05–0,01. \*\*P = 0,01–0,001. \*\*\*P ≤ 0,001.

гена Ph 3 [16] либо иного другого гена — ингибитора спаривания гомологов.

Эффект моносомии у сорта Мильтурум 553 достоверно проявился не только по синapsису целых хромосом, но и отдельных их плеч (табл. 2), причем гемизиготное состояние хромосом практически во всех 14 случаях приводило к снижению количества связанных плеч, указывая тем самым на их способность в обычном эуплоидном состоянии стимулировать более плотное прохождение конъюгации гомологичных пар. Характерно, что все девять перечисленных хромосом с аналогичным действием по первому признаку оказались задействованными и в проявлении второго мейотического признака. По данным корреляционного анализа оба процесса, обуславливающие характер прохождения конъюгации, оказываются определенным образом связаны между собой ( $r = 0,78$ ), что дает основание предполагать возможность существования общих для них генов-промоторов. Однако это не исключает существование отдельных генетических факторов, управляющих конкретной мейотической ситуацией. Об их наличии в детерминации си-

написа хромосомных плеч у пшеницы свидетельствуют и сами результаты проведенных исследований. Так, кроме названных девяти хромосом, достоверное влияние на проявление данного признака оказали 2A, 5A, 6A, 7B и 6D (табл. 2).

Следуя логике здравого смысла, ослабление синapsиса гомологичных пар в профазе I мейоза должно сопровождаться уменьшением количества хиазм на бивалент. Действительно, данное явление имело место у растений, моносомных по хромосомам 2A, 4A, 5A, 7A, 1B, 4B, 2D, 4D и 6D. Однако приведенный в табл. 3 экспериментальный материал показывает, что это правило не всегда соблюдается. Так, в отношении хиазмообразовательного процесса эффект моносомии не проявился по хромосомам 3A, 3B и 6B, а отсутствие одной дозы хромосомы 7B, наоборот, вызвало достоверное увеличение числа хиазм на бивалент.

Подобного рода поведение хромосом 3A, 3B, 6B, равно как и 1A, 5B и 7B, где эффект моносомии проявился с положительным знаком, могло быть обусловлено наличием в них генов-ингибиторов, поскольку в случае их от-

Частота формирования палочковидных бивалентов в метафазе I мейоза у моносомных и дисомных растений Мильтурум 553 по критическим линиям

Таблица 2

| Линия, моносомная по хромосоме | Моносомик                   |   | Сестринский дисомик         |   | ± эффект восстановления двойной дозы хромосомы |
|--------------------------------|-----------------------------|---|-----------------------------|---|--|
|                                | Количество изученных клеток | Число палочковидных бивалентов на клетку, % | Количество изученных клеток | Число палочковидных бивалентов на клетку, % |  |
| 2A                             | 279                         | 5,95***                                     | 145                         | 3,48  | -2,47***                                       |
| 3A                             | 338                         | 5,70***                                     | 136                         | 5,33**                                      | -0,37  |
| 4A                             | 302                         | 5,80***                                     | 141                         | 4,71  | -1,09*   |
| 5A                             | 300                         | 4,75*                                       | 129                         | 4,95*                                       | 0,20   |
| 6A                             | 184                         | 4,25  | 104                         | 2,14***                                     | -2,11***                                       |
| 7A                             | 215                         | 5,70***                                     | 28                          | 4,76  | -0,94  |
| 1B                             | 269                         | 5,80***                                     | 94                          | 4,86*                                       | -0,94  |
| 2B                             | 173                         | 6,10***                                     | 139                         | 4,76*                                       | -1,34*   |
| 3B                             | 265                         | 7,40***                                     | 102                         | 7,76***                                     | 0,36   |
| 4B                             | 272                         | 6,35***                                     | 102                         | 6,43***                                     | 0,08   |
| 5B                             | 272                         | 4,05  | 115                         | 6,19***                                     | 2,14***  |
| 6B                             | 253                         | 5,30***                                     | 121                         | 5,33**                                      | 0,03   |
| 7B                             | 236                         | 5,30***                                     | 109                         | 4,05  | -1,25*   |
| 2D                             | 268                         | 7,85***                                     | 110                         | 4,81***                                     | -3,04***                                       |
| 4D                             | 275                         | 6,95***                                     | 110                         | 5,95***                                     | -1,00  |
| 5D                             | 276                         | 3,95  | 126                         | 6,38***                                     | 2,43***  |
| 6D                             | 264                         | 6,35***                                     | 85                          | 3,86  | -2,49***                                       |
| M 553                          | 162                         | 3,71  | 162                         | 3,71  |  |

\* P = 0,05–0,01. \*\* P = 0,01–0,001. \*\*\* P ≤ 0,001

Хиазообразовательный процесс у моносомных и дисомных растений сорта пшеницы Мильтурум 553 по критическим линиям

| Линия, моносомная по хромосоме | Моносомик                   |                                      | Сестринский дисомик         |                                      | ± эффект восстановления двойной дозы хромосомы |
|--------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|--|
|                                | Количество изученных клеток | Число хиазм на бивалент в метафазе I | Количество изученных клеток | Число хиазм на бивалент в метафазе I |  |
| 1A                             | 258                         | 2,013*                               | 144                         | 2,015*                               | 0,002  |
| 2A                             | 279                         | 1,986*                               | 145                         | 2,011                                | 0,025***                                       |
| 4A                             | 302                         | 1,982**                              | 141                         | 1,992                                | 0,010  |
| 5A                             | 300                         | 1,984*                               | 129                         | 1,996                                | 0,012  |
| 6A                             | 184                         | 1,998                                | 104                         | 2,036***                             | 0,038***                                       |
| 7A                             | 215                         | 1,961***                             | 28                          | 1,981                                | 0,020  |
| 1B                             | 269                         | 1,978**                              | 94                          | 1,985                                | 0,007  |
| 3B                             | 265                         | 1,987                                | 102                         | 1,968**                              | -0,019   |
| 4B                             | 272                         | 1,972**                              | 102                         | 1,975*                               | 0,003  |
| 5B                             | 272                         | 2,015*                               | 115                         | 1,981                                | -0,034***                                      |
| 6B                             | 253                         | 2,007                                | 121                         | 1,980*                               | -0,027***                                      |
| 7B                             | 236                         | 2,054***                             | 109                         | 1,990                                | -0,064***                                      |
| 2D                             | 268                         | 1,973**                              | 110                         | 1,995                                | 0,022*   |
| 4D                             | 275                         | 1,973**                              | 110                         | 1,998                                | 0,025**  |
| 5D                             | 276                         | 2,004                                | 126                         | 1,986                                | -0,018   |
| 6D                             | 264                         | 1,969***                             | 85                          | 2,015                                | 0,046***                                       |
| M 553                          | 162                         | 1,998                                | 162                         | 1,998                                |  |

\* P = 0,05–0,01. \*\* P = 0,01–0,001. \*\*\* P ≤ 0,001.

сутствия ослабление синапсиса гомологичных пар у моносомиков должно было сопровождаться снижением формирования хиазм. Неадекватность же проявления выраженности рассматриваемого признака при гемизиготном состоянии двух групп хромосом (3A, 3B, 6B и 1A, 5B, 7B), очевидно, определялась уровнем экспрессии локализованных в них генов.

Таким образом, результаты анализа метафазы I микроспорогенеза у моносомных растений Мильтурум 553 показывают, что три основных составляющих признака, характеризующих степень прохождения конъюгации хромосом, в своей детерминации имеют как общие, так и специфические для каждого из них генетические факторы.

Из представленных в табл. 1–3 цифровых данных видно, что достоверное отклонение от контроля по анализируемым мейотическим параметрам имели не только моносомики, но и сестринские дисомики. По характеру проявления эффекта восстановления двойной дозы хромосомы все представленные линии можно разделить на три основные группы: 1-я — эффект моносомии исчезает при восстановлении двойной дозы хромосомы; 2-я — эффект моносомии полностью или частично сохраняется

у сестринских дисомиков; 3-я — эффект восстановления двойной дозы хромосомы проявляется при отсутствии такового у моносомных растений.

Характер поведения хромосом, принадлежащих к 1-й группе, достаточно хорошо просматривается и не требует особого объяснения. В данном случае степень отклонения полностью определяется эффектом дозового состояния хромосомы. Что же касается остальных двух групп (2-я и 3-я), то здесь требуется особый подход в интерпретации полученных экспериментальных данных. Для выяснения причин, обуславливающих отклонения по мейотическим признакам сестринских дисомиков от контроля и специфику их поведения относительно моносомных растений, наряду с анализом материала основного опыта проводились цитологические исследования самоопыленного потомства трех поколений выделенных дисомиков, выращиваемых в тех же агроклиматических условиях вегетации (теплица, I–V, 1983). Результаты изучения метафазы I двух наборов анеуплоидных линий Мильтурум 553 (3B и 4B), имеющих прямое отношение к рассматриваемым признакам, представлены в табл. 4.

Процесс стабилизации метафазы I мейоза в потомстве самоопыленных сестринских дисомиков

| Вариант опыта       | Конъюгация гомологичных пар |                                    | Синапсис отдельных хромосомных плеч и образование хиазм |   |                         |
|---------------------|-----------------------------|------------------------------------|---|---|-------------------------|
|                     | изучено клеток              | клеток с нарушенной конъюгацией, % | изучено клеток  | число палочковидных бивалентов на клетку, % | число хиазм на бивалент |
| Хромосома 3В        |                             |                                    |   |   |                         |
| Моносомик           |                             |                                    |   |   |                         |
| Сестринский дисомик | 1154                        | 4,68***                            | 265   | 7,40***                                     | 1,99                    |
| Дисомное потомство  | 370                         | 5,95***                            | 102   | 7,76***                                     | 1,97**                  |
| 1                   | 1376                        | 4,08***                            | 202   | 4,76*                                       | 2,01                    |
| 2                   | 1196                        | 2,29*                              | 187   | 4,48  | 2,01                    |
| 3                   | 1613                        | 1,74                               | 150   | 3,33  | 2,03*                   |
| Хромосома 4В        |                             |                                    |   |   |                         |
| Моносомик           | 1119                        | 3,13***                            | 272   | 6,35***                                     | 1,97**                  |
| Сестринский дисомик | 489                         | 2,86**                             | 102   | 6,43***                                     | 1,97*                   |
| Дисомное потомство  |                             |                                    |   |   |                         |
| 1                   | 512                         | 0,78                               | 112   | 3,33  | 2,10*                   |
| Сорт М 553          |                             |                                    |   |   |                         |
|                     | 1392                        | 1,08                               | 161   | 3,73  | 2,00                    |

\* P = 0,05–0,01. \*\* P = 0,01–0,001. \*\*\* P ≤ 0,001.

Как было установлено (табл. 1 и 2), сестринские дисомики и моносомики по хромосомам 3В и 4В отличались от исходного сорта более высокими показателями частоты формирования клеток с асинаптическими хромосомами и количества палочковидных бивалентов на клетку. Однако при самоопылении дисомных растений в последующих поколениях наблюдается стабилизация генотипов и их возврат к исходному эуплоидному уровню (табл. 4). Указанное обстоятельство свидетельствует о том, что отклонение сестринских дисомиков от своего рекуррентного родителя является прямым следствием гемизиготного состояния хромосом в предыдущем поколении. Очевидно у растений, моносомных по критической хромосоме, происходит своего рода корректировка характера действия и взаимодействия генов, вызванная отсутствием дозы одного из них. Поэтому игнорирование на первых этапах появления в генотипе второго аллеля гена, находившегося в гемизиготном состоянии, должно быть обусловлено необходимостью перестройки генетического комплекса обратного порядка, для реализации которой требуется получение нескольких генераций. Причем, как показывают результаты прове-

денных исследований, период, необходимый для полного восстановления генотипа, определяется спецификой генетического содержания анализируемой хромосомы. Так, растениям моносомной линии 4В оказалось достаточно одного дополнительного мейотического цикла, а 3В — трех. Подобного рода различия скорее всего определяются степенью затрагиваемых изменений системы генетического контроля признака у моносомных растений.

Из вышесказанного следует, что особенность поведения хромосом, связанная с сохранением эффекта моносомии у сестринских дисомиков (2-я группа), определяется наличием в них генов (генов-промоторов), входящих в общую совокупность детерминирующих факторов с сопряженным типом действия. Соответственно способность генотипа к восстановлению признака при возврате его к исходному эуплоидному состоянию (1-я группа) свидетельствует о присутствии в анализируемой хромосоме гена с автономной функциональной активностью, не вступающего в непосредственные взаимодействия с другими аналогичными генами. Подобного рода спецификой взаимных отношений между генами определяется и третий тип поведения хромосом (3-я груп-

па), где эффект восстановления двойной дозы имел свое проявление при отсутствии его у моносомных растений.

Из литературных источников [15, 17, 18] известно, что в длинном плече хромосомы 5В локализован основной ген-ингибитор синапсиса гомеологов Ph 1, с увеличением одной дозы которого происходит ослабление конъюгации даже гомологов [19], причем действие гена оказывается одинаково эффективным как в двойной, так и в одной дозах [22, 23]. Как видно из табл. 1 и 2, эффект моносомии хромосомы 5В не проявился в отношении двух мейотических параметров, определяющих частоту формирования асинаптических клеток и количество палочковидных бивалентов на клетку. Однако при восстановлении двойной ее дозы наблюдалось существенное ослабление синапсиса гомологичных пар. Такого рода явление может быть понято исходя из характера взаимодействия генов двух основных комплексов (стимуляторы и ингибиторы). Очевидно при гемизиготном состоянии хромосомы 5В, несмотря на отсутствие эффекта моносомии, в системе генов-стимуляторов происходят изменения, направленные на снижение их суммарной экспрессии до уровня необходимой достаточности для компенсации оставшегося ингибирующего начала. В случае появления второго аллеля гена-ингибитора сложившийся у моносомиков баланс между двумя генетическими комплексами существенным образом нарушается. Из-за того что генотип оказывается не в состоянии сразу отреагировать на произошедшие в нем изменения, у дисомных растений по 5В хромосоме наблюдается проявление своего рода эффекта сверхдозы со всеми вытекающими отсюда последствиями (табл. 1–3). Аналогичным по содержанию эффектом действия различного дозового состояния обладали хромосомы 1А, 6В 5D. К данной совокупности можно отнести и хромосому 6А с той лишь поправкой, что ее поведение определялось куском гена-стимулятора.

Таким образом, проведенные исследования мейотических признаков показывают, что отклонения моносомных растений и сестринских дисомиков от своего рекуррентного родителя, а также их различия между собой являются следствием гемизиготного состояния хро-

сом, вызывающего нарушения сложившегося генетического баланса, которые в свою очередь приводят к изменениям в системе действия и взаимодействия генов. Аналогичная ситуация складывается и в отношении проявления у моносомных линий элементов продуктивности колоса и растения. Однако не прибегая из-за ограниченности объема изложения к непосредственному анализу полученных экспериментальных данных, следует отметить, что в данном случае специфика выражения моносомного и дисомного состояния хромосом у Мильтурум 553 во многом зависела от условий вегетации. Объясняется это способностью генотипа под действием внешних факторов перепределять свои генетические формулы с последующей корректировкой общей системы детерминации признака [23]. Тем не менее подобного рода явления вовсе не исключают возможности эффективного использования анализа моносомных линий для установления генетического содержания хромосом пшеницы. Скорее, наоборот, практическое его применение дает возможность на хромосомно-генетическом уровне проводить изучение происходящих в генотипе изменений, позволяющих растениям самоопылителей лучшим образом адаптироваться к условиям окружающей среды.

По результатам проведенных исследований включение в проработку наряду с моносомными растениями сестринских дисомиков существенным образом повышает разрешающую способность метода. Его использование в полном объеме дает возможность не только устанавливать наличие генов в хромосомах, контролирующих развитие того или иного признака, определять принадлежность его к конкретному генетическому комплексу (стимуляторов, ингибиторов), но и устанавливать тип действия гена. Кроме того, изучение характера проявления эффекта восстановления двойной дозы хромосом позволяет выявлять гены, сохраняющие свою эффективность в гемизиготном состоянии. Так, в отношении синапсиса целых хромосом и (или) отдельных их плеч было установлено, что 3А, 5А, 3В, 4В, 6В, 2D, 4D имеют гены-промоторы с сопряженным типом действия, а 2А, 4А, 7А, 7В и 6D — с автономной функциональной активностью. Наличие генов-ингибиторов, обладающих одинаковой

эффективностью как в двойной, так и в одной дозах, обнаружено в хромосомах 1A, 5B и 5D. Присутствие аналогичного гена, подавляющего синапсис гомеологов, выявлено в хромосоме 6A [24].

**SUMMARY.** Basing on statistic analysis of the character of homologue pairing in the series of monosomic lines of wheat Milturum 553 it was found that the diversions of monosomic and disomic plants from their original parent were caused by the changes in the system of actions and interrelations of genes caused by hemizygous state of chromosomes. Resolving capacity of monosomic line analysis as a method of cytogenetic investigations of wheat was demonstrated. Input of each chromosome in determination of meiotic characters was specified.

**РЕЗЮМЕ.** За даними статистичного аналізу характеру проходження кон'югації гомологів у серії моносомних ліній пшениці Мільтурум 553 встановлено, що відхилення моносомних та дисомних рослин від вихідної батьківської форми обумовлені змінами в системі дії та взаємодії генів, що викликані гемізиготним станом хромосом. Показано розрішуючу здатність аналізу моносомних ліній як методу цитогенетичних досліджень пшениці. Визначено вклад кожної хромосоми в детермінацію мейотичних ознак.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гончаров Н.П. Об «изогенности» анеуплоидных линий пшеницы // Изогенные линии культурных растений. — Новосибирск, 1991. — С. 58–68.
2. Гончаров Н.П. Локализация генов у мягкой пшеницы. — Новосибирск, 1992. — 150 с.
3. Коваль С.Ф., Тараканова Т.К., Лисицина О.И. Изучение дисомных сибов в потомстве моносомных растений Мильтурум 553 // Докл. РАН. — 1993. — 331, № 5. — С. 647–648.
4. Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса: ее научное и практическое значение // Вестн. с.-х. науки. — 1983. — № 1. — С. 34–40.
5. Коваль С.Ф., Шаманин В.П. Растение в опыте. — Омск, 1999. — 201 с.
6. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Колос, 1974. — 287 с.
7. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. — М.: Колос, 1979. — 416 с.
8. Mello-Sampayo T., Canas A.P. Suppression of meiotic chromosome pairing by chromosome 3D of *Triticum aestivum* // Nature. New Biol. — 1971. — 230, № 9. — P. 22–23.
9. Miller T.E., Reader S.M., Gale M.D. The effect of homoeologous group 3 on chromosome pairing and crossability in *Triticum aestivum* // Can. J. Genet. Cytol. — 1983. — 25, № 6. — P. 634–641.
10. Sears E.R. Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. 2. Additional chromosomal aberrations in *Triticum vulgare* // Genetics. — 1944. — 29. — P. 232–246.
11. Sears E.R. The aneuploids of common wheat // Missouri Agr. Exp. Stat. Res. Bull. — 1954. — № 572. — P. 1–58.
12. Li H.W., Pao W.K., Li C.H. Desinapsis in the common wheat // Amer. J. Bot. — 1945. — 32, № 2. — P. 92–101.
13. Kempanna C., Riley R. Relationships between the genetic effects of deficiencies for chromosomes III and V on meiotic pairing in *Triticum aestivum* // Nature. — 1962. — 195. — P. 1270–1273.
14. Ceoloni C., Strauss J., Feldman M. Effect of different doses of group-2 chromosomes on homoeologous pairing in intergeneric wheat hybrids // Can. J. Genet. and Cytol. — 1986. — 28, № 2. — P. 240–246.
15. Sears E.R. Genetic control of chromosome pairing in wheat // Annu. Rev. Genet. — 1976. — 10. — P. 31–51.
16. Viegas W.S., Mello-Sampayo T., Feldman M., Avivi L. Reduction of chromosome pairing by a spontaneous mutation on chromosomal arm 5DL of *Triticum aestivum* // Can. J. Genet. and Cytol. — 1980. — 22, № 4. — P. 569–575.
17. Wall A.M., Riley R., Gale M.D. The position of a locus on chromosome 5B of *Triticum aestivum* effecting homoeologous meiotic PAIRING // Genet. Res. — 1971. — 18. — P. 329–341.
18. Sears E.R. A wheat mutant conditioning an intermediate level of homoeologous chromosome pairing // Can. J. Genet. and Cytol. — 1982. — 24. — P. 715–719.
19. Голубовская И.Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе // Цитология и генетика мейоза. — М., 1975. — С. 312–334.
20. Riley R. Position of the gene determining the diploid-like meiotic behaviour of wheat // Nature. — 1960. — 186, № 4720. — P. 259–260.
21. Riley R. The diploidisation of polyploid wheat // Heredity. — 1960. — 15. — P. 407–429.
22. Riley R., Law C.N. Genetic variation in chromosome pairing // Adv. Genet. — 13. — P. 57–114.
23. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири / Отв. ред. Д.К. Беляев. — Новосибирск: Наука, 1984. — 230 с.
24. Жарков Н.А. Анеуплоидная модель механизмов мейотических преобразований у пшеницы. 2. Претотвращение синапсиса гомеологов // Цитология и генетика. — 2001. — 35, № 4. — С. 25–32.

Поступила 23.06.03