

Т.Г. ТРОЧИНСКАЯ,
Т.Ф. БЛАНКОВСКАЯ, В.Н. ТОЦКИЙ

Одесский национальный университет им. И.И. Мечникова
E-mail: tatyana_501_80@mail.ru

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ КЛЕТОК МУЖСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР ПШЕНИЦЫ, РЖИ И ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ ГИБРИДОВ В МИКРОСПОРОГЕНЕЗЕ



Определены показатели оптической плотности ядрышек и цитоплазмы при окрашивании на РНК клеток мужских генеративных структур в процессе микроспорогенеза у пшеницы, ржи и пшенично-ржаных гибридов F₁. Выявлена позитивная корреляция между содержанием РНК в ядрышке и цитоплазме клеток всех изученных злаков. Показана динамика корреляционных связей между объемом ядрышка и содержанием РНК в ядрышке/цитоплазме клеток пшеницы и пшенично-ржаных гибридов в микроспорогенезе и раннем гаметогенезе. Установлены существенные видовые и сортовые различия в проявлении количественных цитохимических и кариометрических признаков у родительских форм и зависимость их проявления у межвидовых гибридов F₁ от материнской формы (пшеницы).

© Т.Г. ТРОЧИНСКАЯ, Т.Ф. БЛАНКОВСКАЯ, В.Н. ТОЦКИЙ,
2010

Введение. Несмотря на наличие значительного массива информации о механизмах реализации генетических программ при становлении качественных признаков в процессах спорогенеза у высших растений [1], сведения об изменчивости количественных признаков клеток генеративных структур в онтогенезе растений немногочисленны и противоречивы. С учетом важности подобной информации как для селекционной практики, так и для разработки теоретических вопросов репродуктивной биологии особое значение приобретает изучение количественных кариометрических и цитохимических признаков в процессе развития генеративных органов растений. Известно, что морфология и химические свойства ядрышка тесно связаны с его главной функцией – синтезом рибосомальной РНК и формированием рибосом [2, 3]. Еще Caspersson [4] показал, что размер ядрышка коррелирует с количеством в нем РНК, с одной стороны, и количеством РНК и белка в цитоплазме – с другой. Показано, что кариометрические показатели могут служить критерием экспрессивности генов рРНК в процессе микроспорогенеза как у объектов с разными геномами, так и у их гибридов [5]. Рассматривая размер ядрышка как цитологический критерий экспрессивности генов рРНК, необходимо принимать во внимание, что увеличение размеров ядрышка может быть вызвано как накоплением в нем предшественников рибосомных субъединиц перед интенсификацией синтеза белка в цитоплазме, так и торможением перехода их в цитоплазму [6]. Поэтому для интерпретации изменений размеров ядрышка необходимо принимать во внимание интенсивность окрашивания цитоплазмы на РНК и белки [6, 7]. Цель настоящего исследования – изучить уровень экспрессии количественных кариометрических и цитохимических признаков клеток мужских генеративных структур в микроспорогенезе пшеницы, ржи и первого поколения пшенично-ржаных гибридов.

Материалы и методы. Исследовали разновозрастные пыльники пшенично-ржаных амфигаплоидов F₁ в сравнении с родительскими формами. В скрещиваниях в качестве материнских форм использовали сорта озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Безостая 1, Мироновская 808 и Альбатрос одесский. Отцовской формой служил сорт озимой ржи (*Secale cereale* L.) Харьковская 60. Пыльники родитель-

ских форм и гибридов фиксировали по Карнуа и заключали в парафин по общепринятой методике [8]. Микротомные срезы толщиной 10 мкм окрашивали на РНК метиловым зеленым — пиронином по Тревану и Шарроку с контролем по Браше [9]. На пяти этапах микроспорогенеза (1 — спорогенная ткань, 2 — профазы I мейоза, 3 — тетрады микроспор, 4 — свободные невакуолизованные и 5 — вакуолизованные микроспоры) у каждого из исследуемых злаков подвергали анализу по 100 клеток. Изучали кариометрический (объем ядрышка) и цитохимические (содержание РНК в ядрышке и цитоплазме) признаки одноядрышковых клеток мужских генеративных структур (МГС) пшеницы, ржи и их гибридов первого поколения.

Ядрышки измеряли при помощи винтового окуляр-микрометра МОВ-1-15× при объективе 40×, а также с использованием компьютерной программы PhotoM 1.21 (© А. Черниговский, 2001; ИЭФБ им. И.М. Сеченова РАН). Объем ядрышек (мкм³) вычисляли по формуле

$$V = \frac{3}{4} \pi ab^2,$$

где a — большая, b — малая полуоси.

За содержание РНК в ядрышке и цитоплазме принимали оптическую плотность (ОП) указанных компонентов клеток, которую вычисляли при помощи программы PhotoM 1.21 по формуле

$$\text{ОП} = \lg \frac{I_p}{I_o},$$

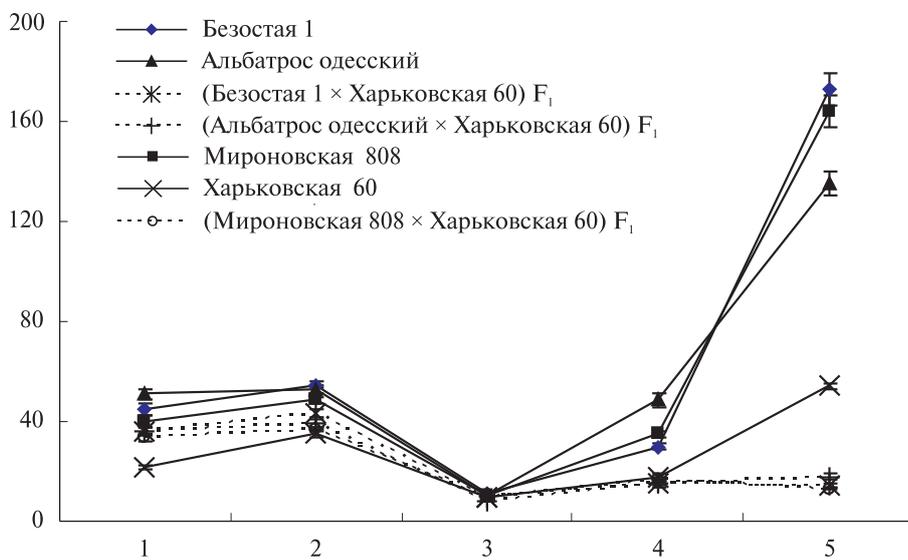
где I_p — яркость точки фона, а I_o — яркость точки объекта на фотографиях постоянных микропрепаратов. ОП выражали в условных единицах (у. е.). При определении ОП ядрышка рассчитывали среднюю оптическую плотность по всей его площади. Для получения упомянутого показателя для цитоплазмы фотометрировали пять произвольно выбранных точек в цитоплазме клетки. Статистическую обработку — однофакторный дисперсионный анализ, расчет корреляционных связей (r) и коэффициента детерминации ($d_{yx} = r^2$) — проводили общепринятыми методами статистического анализа [10].

Результаты исследований и их обсуждение. Установлено, что размеры ядрышка однояд-

рышковых клеток более точно отражают изменения ядрышковой активности, чем те же параметры двухядрышковых [11], а сравнение показателей среднего объема ядрышек одно- и двухядрышковых клеток мужских генеративных структур показало, что объем ядрышкового вещества не зависит от количества ядрышек в ядре и является величиной постоянной для каждой исследованной формы злаков [12]. Было установлено, что хотя динамика изменений кариометрических показателей клеток генеративных структур родительских форм и F₁ пшенично-ржаных гибридов в процессе микроспорогенеза подчиняется общим для злаков закономерностям, им свойственны видовые и сортовые отличия [5].

Определение средних объемов ядрышек клеток МГС пшеницы, ржи и F₁ пшенично-ржаных гибридов на последовательных этапах микроспорогенеза (рисунок) подтвердило установленные ранее закономерности проявления этого кариометрического признака в клетках злаков [5].

Объем ядрышек в клетках спорогенной ткани (1-й этап) зависит как от рода используемых злаков, так и от сорта материнской формы. У гибридов объем ядрышек приближался к половине суммарного значения этих показателей у родительских форм. На следующем этапе — в профазе I — объемы ядрышек увеличивались у всех форм, особенно у ржи. Наименьшие объемы ядрышек свойственны микроспорам, находящимся в тетрадах (3-й из пяти выделенных этапов микроспорогенеза); различия между изученными формами на этой стадии были минимальными. В свободных невакуолизованных микроспорах (4-й этап) ядрышки увеличиваются у пшеницы в 3–5 раз, а у ржи и гибридов — в 1,5–2 раза. Наибольшие различия по объему ядрышек у исследованных злаков зафиксированы для вакуолизованных микроспор. В то время как у пшеницы и ржи объем ядрышка по сравнению с предыдущим этапом возрос от 3 до 6 раз, у гибридов он почти не изменился. Таким образом, для клеток МГС пшеницы и ржи после мейоза показано поэтапное увеличение объема ядрышка, а в клетках отдаленных гибридов этого не происходит (рисунок). Как правило, пшенично-ржаные амфигаплоиды стерильны [13–15], хо-



Средний объем ядрышек в клетках мужских генеративных структур изученных злаков на разных этапах микроспорогенеза: по вертикали – мкм³, по горизонтали – этапы микроспорогенеза: 1 – спорогенная ткань, 2 – профазы I мейоза, 3 – тетрады микроспор, 4 – невакуолизованные и 5 – вакуолизованные микроспоры

тя и показано существование генетических механизмов, способных приводить к формированию жизнеспособных гамет у таких гибридов [16]. Основной причиной стерильности принято считать нарушения мейотического процесса – отсутствие закономерной конъюгации хромосом и образования бивалентов. Хромосомы, в том числе и ядрышкообразующие, у таких асиндетичных гибридов, оставаясь унивалентными, расходятся к полюсам случайным образом, что негативно отражается на жизнеспособности клеток. Уже на стадии невакуолизованных микроспор у гибридов по сравнению с родительскими формами значительно снижена экспрессия генов рРНК, о чем можно судить по размерам ядрышек в ядрах клеток. Вакуолизованные микроспоры гибридов первого поколения дегенерируют.

В литературе имеются лишь фрагментарные данные о цитохимии мужских генеративных структур отдаленных гибридов; они касаются завершающих этапов микроспорогенеза [17, 18] и развития мужского гаметофита [14, 19]. Практически все авторы отмечают снижение интенсивности реакции на РНК у гибридов по сравнению с родительскими формами.

Значения оптической плотности компонентов клеток мужских генеративных структур сортов и гибридов F₁, окрашенных с использованием цитохимической реакции на РНК, приведены в табл. 1. Достоверная зависимость

($P < 0,01$) оптических показателей содержания РНК в ядрышках и цитоплазме клеток от генотипа сортов и гибридов была подтверждена однофакторным дисперсионным анализом. Сравнение содержания РНК в компонентах клеток показало, что на всех этапах микроспорогенеза оно выше для ядрышка, чем для цитоплазмы, а корреляционный анализ выявил тесную зависимость между содержанием РНК в ядрышке и цитоплазме. Определение коэффициентов корреляции и детерминации между содержанием РНК в компонентах клеток показало, что практически на всех этапах микроспорогенеза более 50 % изменчивости признака «содержание РНК» в цитоплазме клеток определяется признаком «содержание РНК» в ядрышке. И в цитоплазме, и в ядрышке наименьшее содержание РНК регистрировали в профазе I; в пре- и постмейотическом периодах во время интенсивной синтетической активности клеток показатели оптической плотности были значительно выше.

Выявленная нами динамика изменения содержания РНК в процессе микроспорогенеза у пшеницы и ржи согласуется с электронно-микроскопическими данными, полученными на лилии и других объектах, на которых показано, что в ходе мейоза элиминируется часть рибосом микроспороцита и формируется новая популяция рибосом, которая становится составной частью цитоплазмы микроспор [20].

Следует подчеркнуть, что изученные показатели содержания РНК в клетках гибридов значительно варьировали в зависимости от материнской формы (пшеницы). Так, в метаболически активной спорогенной ткани гибридов F₁ содержание РНК в ядрышке и цитоплазме клеток Безостая 1 × Харьковская 60 и в цитоплазме клеток Альбатрос × Харьковская 60 превышает, а у гибрида Мироновская 808 × Харьковская 60 уступает содержанию РНК в клетках материнских форм. На двух последующих этапах микроспорогенеза в клетках F₁ Безостая 1 × Харьковская 60, в отличие от других гибридов, отмечено достоверно более высокое содержание РНК по сравнению с аналогичными показателями материнского сорта. С учетом того, что отцовской формой служил один и тот же сорт ржи, указанные различия в проявлении цитохимических признаков у гибридов F₁ можно объяснить сортовыми особенностями проявления упомянутых

признаков у пшеницы. На заключительных этапах микроспорогенеза после прохождения мейоза, служащего причиной разбалансированности генетического аппарата образующихся микроспор, показатели ОП их компонентов снижаются и достоверные различия между ними исчезают (табл. 1).

В табл. 2 приведены значения коэффициентов корреляции для карิโอметрических и цитохимических показателей ядрышка и цитоплазмы клеток родительских форм и отдаленных гибридов. В клетках спорогенной ткани сортов пшеницы, ржи и их гибридов установлена тесная связь между объемом ядрышка и его оптической плотностью при окрашивании на РНК. На этапе профазы I взаимосвязь между изучаемыми признаками у пшеницы и гибридов ослабевает. Разброс значений коэффициентов корреляции для сортов пшеницы достаточно широк — от средней корреляционной зависимости ($r = 0,522$) у Альбатроса одесского до сла-

Таблица 1
Содержание РНК в ядрышке и цитоплазме клеток мужских генеративных структур пшеницы, ржи и пшенично-ржаных гибридов F₁, у. е.

Сорт, гибрид	Этапы микроспорогенеза				
	Спорогенная ткань	Профаза I мейоза	Микроспоры в тетрадах	Свободные микроспоры	
				невакуолизованные	вакуолизованные
Ядрышко					
Безостая 1	0,210 *	0,144 *	0,188 *	0,226 *	0,194 *
Мироновская 808	0,241 *	0,166 *	0,232 *	0,258 *	0,219 *
Альбатрос одесский	0,251 *	0,180 *	0,242 *	0,279 *	0,243 *
Харьковская 60	0,199 *	0,179 *	0,175 *	0,236 *	0,194 *
(Безостая 1 × Харьковская 60) F ₁	0,268 *	0,159 *	0,199 *	0,189 *	0,154 *
(Мироновская 808 × Харьковская 60) F ₁	0,236 *	0,156 *	0,222 *	0,184	0,151 *
(Альбатрос одесский × Харьковская 60) F ₁	0,245 *	0,179 *	0,227 *	0,182	0,154
НСР ₀₅	0,011	0,007	0,007	0,009	0,009
Цитоплазма					
Безостая 1	0,111	0,096	0,142	0,149	0,151
Мироновская 808	0,164	0,117	0,150	0,171	0,152
Альбатрос одесский	0,172	0,123	0,161	0,193	0,162
Харьковская 60	0,139	0,128	0,141	0,189	0,142
(Безостая 1 × Харьковская 60) F ₁	0,182	0,117	0,151	0,142	0,108
(Мироновская 808 × Харьковская 60) F ₁	0,148	0,112	0,152	0,123	0,108
(Альбатрос одесский × Харьковская 60) F ₁	0,184	0,120	0,151	0,123	0,109
НСР ₀₅	0,009	0,006	0,008	0,008	0,007

* Коэффициент детерминации (d_{yx}) между показателями содержания РНК в ядрышке и цитоплазме выше 0,5.

Коэффициенты корреляции между кариометрическими и цитохимическими показателями клеток мужских генеративных структур исследованных злаков

Сорт, гибрид	Этапы микроспорогенеза				
	Спорогенная ткань	Профаза I мейоза	Микроспороы в тетрадах	Свободные микроспороы	
				невакуолизи- рованные	вакуолизиро- ванные
Объем ядрышка – оптическая плотность ядрышка					
Безостая 1	0,740 **	0,244	0,137	0,691 **	0,699 **
Мироновская 808	0,731 **	0,411 *	0,186	0,746 **	0,705 **
Альбатрос одесский	0,798 **	0,552 **	0,399 *	0,501 *	0,720 **
Харьковская 60	0,696 **	0,635 **	0,784 **	0,572 **	0,617 **
(Безостая 1 × Харьковская 60) F ₁	0,700 **	0,285	0,071	0,048	0,124
(Мироновская 808 × Харьковская 60) F ₁	0,576 **	0,266	0,272	0,177	0,063
(Альбатрос одесский × Харьковская 60) F ₁	0,674 **	0,277	0,124	-0,138	0,06
Объем ядрышка – оптическая плотность цитоплазмы					
Безостая 1	0,737 **	0,466 *	0,173	0,681 **	0,556 **
Мироновская 808	0,729 **	0,261	0,062	0,608 **	0,545 **
Альбатрос одесский	0,695 **	0,532 **	0,259	0,542 **	0,656 **
Харьковская 60	0,726 **	0,538 **	0,666 **	0,389	0,607 **
(Безостая 1 × Харьковская 60) F ₁	0,699 **	0,141	0,167	0,113	0,246
(Мироновская 808 × Харьковская 60) F ₁	0,682 **	0,281	0,275	0,021	-0,037
(Альбатрос одесский × Харьковская 60) F ₁	0,623 **	0,295	-0,007	-0,226	-0,086

* Достоверно при $P < 0,05$. ** Достоверно при $P < 0,01$.

бой ($r = 0,244$) у Безостой 1. Гибридам первого поколения свойственна слабая положительная корреляция между указанными кариометрическими и цитохимическими признаками. Коэффициент детерминации d_{yx} между показателями содержания РНК в ядрышке и цитоплазме профазных клеток ржи достаточно высок ($d_{yx} = 0,613$), а увеличение объема ядрышка клеток ржи при переходе к мейозу свидетельствует о продолжении синтеза рибосомальных РНК. Стабильные средние корреляции между кариометрическим и цитохимическими признаками (табл. 2) служат подтверждением такого предположения.

В клетках мягкой пшеницы не отмечено значительного увеличения ядрышка при переходе к профазе I, а корреляции между изучаемыми признаками ослабевают. Возможным объяснением таких результатов может быть предположение, что полиплоидный вид – пшеница – продуцирует достаточное количество рибосом в течение премейотической интер-

фазы. Следует подчеркнуть более выраженную по сравнению с пшеницей стабильность корреляционных связей между объемом ядрышка и содержанием РНК в нем в течение микроспорогенеза у ржи.

У сортов мягкой пшеницы в микроспорах на стадии тетрад корреляционная зависимость для изученных признаков невысока, но на следующих этапах – в свободных микроспорах – начинает повышаться (табл. 2), что можно объяснить усилением метаболической активности клеток. У стерильных гибридов F₁ корреляционная связь между объемом ядрышка и содержанием РНК в клеточных структурах в профазе I снижается, но, в отличие от пшеницы, уже не восстанавливается. Очевидно, причиной этого является нарушение общего хромосомного и генного баланса вследствие неправильного расхождения хромосом в мейозе. В целом динамика изменений корреляционных связей между указанными признаками у отдаленных гибридов зависит от генотипа ис-

пользованных в скрещиваниях сортов пшеницы, т.е. от материнской формы (табл. 2).

Проявление корреляционной зависимости между объемом ядрышек и содержанием РНК в цитоплазме клеток изученных сортов и гибридов почти полностью совпадает с таковой между объемом ядрышек и содержанием в них РНК (табл. 2).

Известно, что влияние факторов, детерминирующих изменчивость, сильнее отражается на корреляциях признаков, чем на их абсолютных значениях [21, 22]. Это связано с широко известным феноменом канализации или буферности процессов формирования признаков и, в частности, с сохранением параметров гомеостаза организма [23]. Следовательно, можно говорить о генотипических и экологических корреляциях, обеспечивающих в конечном счете адаптацию и нормальную жизнедеятельность организмов в различных условиях среды. Современные генетические исследования нуждаются в развитии новых направлений в разработке генетики изменчивости количественных признаков растений, в том числе онтогенетической и паратипической [24]. Именно поэтому развитие и углубление генетических исследований по изучению изменчивости количественных признаков генеративных органов растений в их онтогенезе представляет значительный теоретический и практический интерес.

Выводы. Выявлены генотипические различия между сортами мягкой пшеницы по содержанию РНК в цитоплазме и ядрышке клеток мужских генеративных структур. Между показателями оптической плотности ядрышка и цитоплазмы клеток мужских генеративных структур существует тесная коррелятивная связь. Показатели корреляции между кариометрическими и цитохимическими признаками клеток мужских генеративных структур пшеницы в процессе микроспорогенеза меняются, а у ржи оказываются более стабильными. У F₁ пшенично-ржаных гибридов выявлено значительное варьирование показателей содержания РНК в ядрышке и цитоплазме клеток мужских генеративных структур, которое определяется особенностями проявления цитохимических признаков со стороны материнской формы.

T.G. Trochynskaya, T.Ph. Blankovskaya, V.N. Totskiy

QUANTITATIVE CHARACTERS OF MALE GENERATIVE STRUCTURES CELLS OF WHEAT, RYE AND WHEAT-RYE HYBRIDS DURING MICROSPOROGENESIS

The optical density indices of nucleoli and cytoplasm of male generative cells during microsporogenesis have been estimated for wheat, rye and F₁ of wheat-rye hybrids using RNA staining. The correlation between RNA content in the nucleolus and the cytoplasm of investigated cells has been estimated. The dynamics of correlation between the nucleolus volume and RNA content in the nucleolus / the cytoplasm has been shown for wheat and hybrids cells during microsporogenesis. The essential differences depending on genotype for quantitative karyometrical and cytochemical character expression have been determined for parental forms, as well as dependence of expression of these characters in the cells of F₁ wheat-rye hybrids on wheat maternal form.

Т.Г. Трочинська, Т.Ф. Бланковська, В.М. Тоцький

КІЛЬКІСНІ ОЗНАКИ КЛІТИН ЧОЛОВІЧИХ ГЕНЕРАТИВНИХ СТРУКТУР ПШЕНИЦІ, ЖИТА І ПШЕНИЧНО-ЖИТНІХ ГІБРИДІВ У МІКРОСПОРОГЕНЕЗІ

Визначено показники оптичної щільності ядерець та цитоплазми за забарвленням на РНК клітин чоловічих генеративних структур в процесі микроспорогенезу у пшениці, жита та пшенично-житніх гібридів F₁. Виявлено позитивну кореляцію між вмістом РНК в ядрі та цитоплазмі клітин усіх досліджуваних злаків. Показано динаміку кореляційних зв'язків між об'ємом ядерець і вмістом РНК в ядрі/цитоплазмі клітин пшениці та гібридів протягом микроспорогенезу. Встановлено істотні генотипові відмінності у прояві кількісних цитохімічних та кариометричних ознак у батьківських форм та залежність їх прояву у міжвидових гібридів F₁ від материнської форми (пшениці).

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Тырнов В.С.* Эмбриогенетика растений // Эмбриология цветковых растений. Т. 3. Репродуктивные системы. – СПб: Мир и семья, 1994. – С. 389–392.
2. *Olson M.O., Hingorani K., Szeben A.* Conventional and nonconventional roles of the nucleolus // Int. Rev. Cytol. – 2002. – 219. – P. 199–266.
3. *Жарская О.О., Зацепина О.В.* Динамика и механизмы реорганизации ядрышка в митозе // Цитология. – 2007. – 49, № 5. – С. 355–369.
4. *Caspersson T.O.* Cell growth and cell function. – New York: Norton, 1950. – 185 p.
5. *Бланковская Т.Ф., Трочинская Т.Г.* Цитологические маркеры экспрессивности генов рРНК в микро-

- спорогенезе у ржи, пшеницы и пшенично-ржаных гибридов // Цитология и генетика. — 2005. — 39, № 2. — С. 22–26.
6. Челидзе П.В. Ультраструктура и функции ядрышка интерфазной клетки. — Тбилиси : Мецниереба, 1985. — 119 с.
 7. Соболев М.А. Роль ядрышка в реакциях растительных клеток на действие физических факторов окружающей среды // Цитология и генетика. — 2001. — 35, № 3. — С. 72–84.
 8. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
 9. Паламарчук И.А., Веселова Т.Д. Учебное пособие по ботанической гистохимии. — М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1965. — 108 с.
 10. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. — М.: Колос, 1985. — 240 с.
 11. Архипчук В.В. Использование ядрышковых характеристик в биотестировании // Цитология и генетика. — 1995. — 29, № 3. — С. 6–12.
 12. Trochinskaya T. The constancy of nucleolus volume magnitude in the male generative structuresr cells of wheat and wheat-rye hybrids // Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution : III Intern.Young Science conf. — Odessa, 2007. — P. 228.
 13. Вакар Б.А. Итоги сравнительного изучения мейозиса и гибридов рода *Triticum L.* с представителями родов *Secale L.*, *Aegilops L.*, *Agropyron Gaerth.* // Тр. Белорус. с.-х. ин-та. — 1948. — 3, вып. 1. — С. 16–43.
 14. Шкуренко С.В. К вопросу о стерильности пшенично-ржаных гибридов // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР, 1968. — С. 57–70.
 15. Шапова А.И., Крайцова Л.А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. — Новосибирск : Наука, 1990. — 164 с.
 16. Силкова О.Г., Шапова А.И., Крайцова Л.А. Механизмы мейотической реституции и их генетическая регуляция у пшенично-ржаных полигаплоидов // Генетика. — 2003. — 39, № 11. — С. 1505–1515.
 17. Петрова К.А. Особенности стерильности пшенично-элимусных гибридов первого поколения и возможности ее преодоления // Отдаленная гибридизация и полиплоидия. — М.: Наука, 1970. — С. 58–77.
 18. Базилинская Н.В. Гистохимическая характеристика генеративных органов пшенично-пырейного гибрида // Бюл. Глав. бот. сада. — 1967. — Вып. 65. — С. 32–35.
 19. Бланковская Т.Ф., Воробьев А.И. Цитохимическое изучение мужского гаметофита у межвидовых гибридов пшеницы // Цитология и генетика. — 1971. — 5, № 3. — С. 202–206.
 20. Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. — М.: Наука, 1984. — 272 с.
 21. Ефимов В.К., Галактионов Ю.К., Галактионова Н.С. О связи величин коэффициентов корреляции и вариации с абсолютными значениями признаков // Журн. общ. биологии. — 1977. — 38, № 1. — С. 24–26.
 22. Скуридин Г.М., Коваль С.Ф. Идентификация генотипа по фенотипу с помощью корреляций признаков // Инф. вестн. ВОГиС. — 2002. — № 19. — С. 12–18.
 23. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы. — М.: Агрорус, 2004. — 1156 с.
 24. Лыкова Н.А. Изменчивость генетико-статистических признаков *Triticum aestivum* и *Hordeum vulgare* в онтогенезе // Науч. журн. КубГАУ. — 2006. — № 24, вып. 8. — С. 11–18.

Поступила 21.04.09