

Генетические основы селекции

УДК 633.11:631.522/.524:631.527.5:631.524.821

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ПОЛЕВОЙ ВСХОЖЕСТИ СЕМЯН У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ *Triticum aestivum* × *T. durum* Desf.**Н.А. ЖАРКОВ**

В полевых и лабораторных опытах изучали жизнеспособность семян у сортов яровой мягкой и яровой твердой пшеницы, у гибридных комбинаций F₁ и F₂, полученных от скрещивания *Triticum aestivum* × *T. durum*, а также у пентаплоидов F₁ и BC₁. Выявлена достаточно сложная система генетического контроля анализируемого признака, происхождение которой может быть связано с особенностями эволюции геномов А и В твердой и мягкой пшеницы. На основании сравнительного анализа всхожести семян у гибридов первого и второго поколения выявлены два базисных гена, доминантные аллели которых принадлежат *T. durum*, рецессивные — *T. aestivum*. Сделано предположение о наличии специфических генов, связанных с сортовыми особенностями родительских форм, использованных при получении первого поколения гибридов.

Ключевые слова: пшеница, сорт, линия, межвидовые гибриды, полевая всхожесть семян, корреляция, ген, геном.

Keywords: wheat, variety, breeding line, interspecies hybrids, field emerging of seeds, correlation, gene, genome.

Жизнеспособность гибридных семян может определяться большим числом генов с различным типом действия и взаимодействия. Особую роль играют летальные гены, известные у пшеницы с 1930-х годов (1, 2). Выявлено три генетических комплекса, обуславливающих жизнеспособность, — гибридного некроза (*Ne*), хлороза (*Chl*) и гибридной карликовости (*D*) (2-6). Всего выделено пять генетических систем, с четырьмя из них связано проявление хлороза и некроза (5). В зависимости от силы действия аллелей, которое определяется комплементарным эффектом, хлороз и некроз наблюдается в разные фазы развития гибридных растений F₁. Гибридная карликовость («травяной пучок») также обусловлена взаимодействием двух комплементарных генов *D₁*, *D₂* и аддитивного гена *D₃* (5, 7). Доминантные аллели обладают способностью вызывать депрессию развития растений или их гибель. Иногда под действием генов-ингибиторов и при наличии слабых и сверхслабых аллелей симптомы некроза, хлороза и гибридной карликовости в F₁ не проявляются, однако они обнаруживаются у гибридов F₂. Действие летальных генов не всегда вызывает гибель. В ряде случаев растения выколашиваются и формируют щуплое невсхожее зерно.

При отдаленной гибридизации формирование невсхожих зерен может быть вызвано эмбриональной летальностью (8). Отмечается абортирование гибридных зародышей. В результате в зрелых зерновках содержатся мертвые зародыши (9).

Дальнейшие исследования летальных генов связаны в основном с определением их географического распространения, степени влияния на элементы продуктивности колоса и растения, хромосомной локализации, с поиском новых генетических систем (10-12). Так, скрещивая мягкую пшеницу с рожью, Н.Д. Тихенко с соавт. (13) обнаружили наличие у ржи специфического гена *Eml* (Embryo lethality), блокирующего развитие гибридного зародыша у амфигаплоидов. Высказано предположение о комплементарном взаимодействии генов пшеницы и ржи, вызывающем отсутствие дифференциации зародыша и, как следствие, потерю всхожести семян у пшенично-ржаных гибридов F₁. Позднее комплементарный ген *Eml*-

A1 у мягкой пшеницы был определен на хромосоме 6A (14).

Целью настоящей работы стало изучение особенностей генетического контроля полевой всхожести семян у межвидовых гибридов *Triticum aestivum* × *T. durum*.

Методика. Исследования проводили в лабораторных и полевых условиях (г. Омск). Объектами служили яровая мягкая пшеница (сорт Омская 37 и линия Г 695/01), яровая твердая пшеница (сорта Ангел, Омская янтарная, Омский кристалл) и шесть гибридных комбинаций F₁ и F₂, полученных от скрещивания яровой мягкой (♀) и яровой твердой (♂) пшеницы. Кроме того, изучали пентаплоидные гибриды F₁ и ВС₁ по 13 гибридным комбинациям. Для получения пентаплоидных форм ВС₁ использовали сорта Памяти Азиева, ДИАС 2, Эритроспермум 59 яровой мягкой пшеницы и сорта Ангел, Саратовская золотистая яровой твердой пшеницы. Пентаплоидные гибриды ВС₁ получали посредством скрещивания выделенных из популяции F₂ 28-хромосомных растений с мягкой пшеницей и 42-хромосомных — с твердой пшеницей. Полевые опыты закладывали в 2008 году в оптимальные сроки по пару. Площадь питания растений составляла 10×20 см. В процессе появления всходов по каждой гибридной комбинации подсчитывали число проростков.

Полученные данные обрабатывали математически методами корреляционного и дисперсионного анализов (15, 16).

Результаты. Весенне-летний период в год проведения опытов характеризовался контрастными погодными условиями. В мае I и II декады оказались засушливыми (среднесуточная температура воздуха превышала норму соответственно на 0,1 и 5,0 °С, количество выпавших осадков составило 38 и 25 % от среднего многолетнего), III декада — прохладной и дождливой. В сложившихся агроклиматических условиях наблюдалась относительно низкая полевая всхожесть семян как у родителей, так и у их гибридов (табл. 1). По сортам она варьировала от 51,4 до 63,3 %, по гибридам F₁ — в пределах 35,0-65,0 %, F₂ — 24,8-47,1 %.

1. Полевая всхожесть семян у сортов и межвидовых гибридов *Triticum aestivum* × *T. durum* (Сибирский НИИ сельского хозяйства, г. Омск, 2008 год)

Сорт, линия, гибридная комбинация	Потомство	Высеяно зерен, шт.	Число всходов, шт.	Всхожесть семян, %
Омская 37	P	60	34	56,7
Линия Г 695/01	P	70	37	52,9
Ангел	P	60	38	63,3
Омская янтарная	P	70	37	52,9
Омский кристалл	P	70	36	51,4
Омская 37 × Ангел	F ₁	60	35	58,3
	F ₂	210	81	38,6
Омская 37 × Омская янтарная	F ₁	60	39	65,0
	F ₂	210	99	47,1
Омская 37 × Омский кристалл	F ₁	60	38	63,3
	F ₂	210	89	42,4
Линия Г 695/01 × Ангел	F ₁	60	21	35,0
	F ₂	210	54	25,7
Линия Г 695/01 × Омская янтарная	F ₁	60	24	40,0
	F ₂	210	52	24,8
Линия Г 695/01 × Омский кристалл	F ₁	60	28	46,7
	F ₂	210	65	30,9
Суммарное значение	F ₁	360	185	51,4
	F ₂	1260	440	34,9

Примечание. P — родительская форма.

Согласно результатам трехфакторного дисперсионного анализа, основной вклад (53 %) в общую генотипическую изменчивость анализи-

руемого признака у межвидовых гибридов вносила мягкая пшеница. Несколько меньшее влияние (42 %) оказывали особенности гетерозиготного состояния гибридов F_1 и F_2 . Твердая пшеница и взаимодействие факторов обуславливали соответственно 2 и 3 % от общей совокупности генотипической изменчивости.

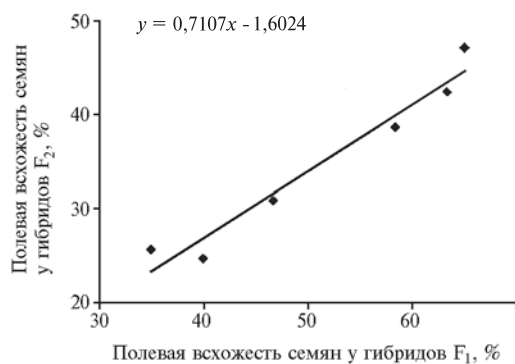
2. Доля вклада (%) двух факторов в общую генотипическую изменчивость полевой всхожести семян у межвидовых гибридов *Triticum aestivum* × *T. durum* (Сибирский НИИ сельского хозяйства, г. Омск, 2008 год)

Фактор	F_1	F_2	d
Мягкая пшеница (фактор А)	93,83	90,68	-3,15*
Твердая пшеница (фактор В)	4,87	0,85	-4,02*
Взаимодействие АВ	1,29	8,46	7,17*

* $P \leq 0,001$.

ка у гибридов F_1 составила 93,83, F_2 — 90,68 %. Достоверность влияния твердой пшеницы не доказана, однако попарное сравнение полученного материала показало, что во втором поколении наблюдалось существенное увеличение результата взаимодействия двух факторов (яровая мягкая и твердая пшеница).

Гибриды F_1 , полученные на основе одного сорта (линии) мягкой пшеницы, имели близкие показатели. В то же время гибридные комбинации от разных материнских сортов существенно различались между собой. Известно, что межвидовые гибриды первого поколения (*T. aestivum* × *T. durum*) гомогенны по хромосомно-генетическому составу. При этом в гетерозиготном состоянии они имеют хромосомные наборы геномов А и В (1*n* мягкой пшеницы + 1*n* твердой пшеницы), а в гемизиготном — геном D, который полностью принадлежит мягкой пшенице. Поскольку твердая пшеница не оказывала существенного влияния на характер варьирования полевой всхожести семян по комбинациям, можно предположить, что этот признак у межвидовых гибридов определялся в основном хромосомами генома D. Однако результаты анализа популяции гибридов F_2 свидетельствуют об обратном.



Корреляционная зависимость между полевой всхожестью семян у межвидовых гибридов *Triticum aestivum* × *T. durum* в F_1 и F_2 (Сибирский НИИ сельского хозяйства, г. Омск, 2008 год).

Коэффициент корреляции в этом случае составил 0,976 ($P \leq 0,001$).

В отличие от пентаплоидных форм F_1 ($2n = 35$) у растений второго поколения геном D мог быть представлен 0-14 хромосомами, а общее их число варьировало в пределах 28-42. Зависимости между характером рас-

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 2) яровая мягкая пшеница играла решающую роль в определении полевой всхожести семян у межвидовых гибридов в обоих поколениях. Доля ее вклада в общую генотипическую изменчивость признака

Межвидовые гибриды второго поколения по полевой всхожести семян значительно уступали таковым первого. Разница между средними показателями у двух поколений составила 16,5 % ($P \leq 0,001$). Существенное снижение всхожести гибридных зерен F_2 может быть обусловлено выщеплением генотипов с пониженной жизнеспособностью семян.

По результатам корреляционного анализа между гибридами F_1 и F_2 проявилась достаточно высокая прямо пропорциональная зависимость (рис.).

щепления популяции по пloidности генотипов и полевой всхожестью семян не обнаружили. Сохранение в F₂ тех же закономерностей изменчивости анализируемого признака, что и в F₁, вряд ли возможно только за счет сортовой специфичности хромосом генома D. Очевидно, решающую роль в детерминации полевой всхожести играют гены, расположенные в хромосомах геномов A и B. Это предположение подтверждается результатами анализа полевой всхожести семян у пентаплоидных форм F₁ и BC₁ (табл. 3).

3. Полевая всхожесть семян у межвидовых гибридов *Triticum aestivum* × *T. durum* F₁ и BC₁ (Сибирский НИИ сельского хозяйства, г. Омск, 2008 год)

Гибридная комбинация сортов	Пентаплоиды гибридов				d
	F ₁		BC ₁		
	высеяно зерен, шт.	полевая всхожесть, %	высеяно зерен, шт.	полевая всхожесть, %	
Прямые скрещивания (♀ 2n = 42; ♂ 2n = 28)					
(Памяти Азиева × Саратовская золотистая) × Саратовская золотистая	60	51,7	50	76,0	24,3*
(Памяти Азиева × Ангел) × Ангел	60	53,3	30	53,3	0
(ДИАС 2 × Ангел) × Ангел	60	43,3	60	56,7	13,4
(Ангел × ДИАС 2) × Ангел			30	76,7	33,4**
(Эритроспермум 59 × Ангел) × Ангел	60	68,3	50	70,0	1,7
Обратные скрещивания (♀ 2n = 28; ♂ 2n = 42)					
(Саратовская золотистая × Памяти Азиева) × Памяти Азиева	60	53,3	50	0	-53,3**
(Памяти Азиева × Саратовская золотистая) × Памяти Азиева			60	0	-53,3**
(Саратовская золотистая × ДИАС 2) × ДИАС 2	60	36,7	10	0	-36,7*
(ДИАС 2 × Саратовская золотистая) × ДИАС 2			40	0	-36,7**
Ангел × ДИАС 2	60	33,3			
(ДИАС 2 × Ангел) × ДИАС 2			60	5,0	-28,3**
Саратовская золотистая × Эритроспермум 59	60	25,0			
(Эритроспермум 59 × Саратовская золотистая) × Эритроспермум 59			60	21,7	-3,3
(Ангел × Эритроспермум 59) × Эритроспермум 59	60	18,3	60	8,3	-10,0
(Эритроспермум 59 × Ангел) × Эритроспермум 59			60	20,0	-1,7

Примечание. При получении семян F₁ использовались только два первых компонента скрещивания указанной гибридной комбинации. При сравнительном анализе гибридов F₁ и BC₁ между собой учитывалось направление скрещивания. Пропуск означает, что гибридную комбинацию не анализировали. * и ** Соответственно P ≤ 0,05 и P ≤ 0,001.

При получении пентаплоидов BC₁ посредством скрещивания выделенных из F₂ 42-хромосомных форм с рекуррентным родителем твердой пшеницы (2n = 28) сохранялась достаточно высокая полевая всхожесть семян межвидовых гибридов. В отдельных случаях она значительно превосходила этот показатель у гибридов первого поколения (см. табл. 3). Однако ситуация менялась, если в качестве материнского растения использовали 28-хромосомные, а отцовского — 42-хромосомные формы (обратные скрещивания). По ряду гибридных комбинаций высеянные семена оказались невосхожими. При этом результат не зависел от первоначального направления скрещивания родительских форм, использованных при получении первого поколения гибридов (см. табл. 3).

Известно, что гибридизация эффективнее, если в качестве материнского используется вид с меньшим числом хромосом, а всхожесть выше, когда меньшее число хромосом имеет отцовский компонент скрещивания (17). Считается, что это обусловлено особенностями двойного оплодотворения (17). В наших опытах полная потеря всхожести семян при беккроссировании в обратных скрещиваниях и ее сохранение — в прямых

могут быть связаны с особенностями эволюции геномов А и В у мягкой и твердой пшеницы. Так, если у *T. aestivum* формирование их генетических комплексов проходило в присутствии третьего генома — D, то у *T. durum* процесс осуществлялся без его участия. Благодаря этому стал возможен перенос генома D от мягкой пшеницы в твердую (18), однако при обратных скрещиваниях, когда происходило замещение хромосом геномов А и В твердой пшеницы на аналогичные геномы мягкой, они (в силу особенностей эволюционного развития геномов А и В у *T. aestivum*) при гемизиготном состоянии хромосом генома D не могли обеспечить формирование жизнеспособных генотипов. Тем не менее, у мягкой пшеницы существуют анеуплоидные линии, генотип которых ограничивается хромосомным набором двойных моносомиков. Создать же на собственном генофоне *T. aestivum* пентаплоидные формы, а тем более выделить в чистом виде первые два генома оказывается весьма проблематично.

У растений в F₁ и F₂ не было обнаружено признаков хлороза, некроза или гибридной карликовости, что исключает возможность влияния этих летальных генов на жизнеспособность семян у межвидовых гибридов. Очевидно, характер проявления анализируемого признака определялся другими генами и связан со спецификой межгеномного взаимодействия хромосом.

Как отмечалось ранее, межвидовые гибриды F₂ по полевой всхожести семян значительно уступали F₁. Разница между ними может быть принята как параметр, определяющий степень утраты жизнеспособности семян из-за особенностей гетерозиготного состояния генотипа во втором расщепляющемся поколении. В результате проведенных расчетов было установлено, что его значение варьировало по гибридным комбинациям от 9,3 до 20,9 % (табл. 4).

4. Сравнительный анализ полевой всхожести семян у межвидовых гибридов *Triticum aestivum* × *T. durum* (Сибирский НИИ сельского хозяйства, г. Омск, 2008 год)

Гибридная комбинация сортов и линий	Полевая всхожесть семян, %		d
	F ₁	F ₂	
Омская 37 × Ангел	58,3	38,6	-19,7*
Омская 37 × Омская янтарная	65,0	47,1	-17,9*
Омская 37 × Омский кристалл	63,3	42,4	-20,9**
Линия Г 695/01 × Ангел	35,0	25,7	-9,3
Линия Г 695/01 × Омская янтарная	40,0	24,8	-15,2*
Линия Г 695/01 × Омский кристалл	46,7	30,9	-15,1*

* и ** Соответственно P ≤ 0,05 и P ≤ 0,01.

По найденному проценту различий легко определить соотношение величин в натуральном выражении. Число зерен (n), утративших жизнеспособность в результате перехода генотипа в следующую стадию гетерозиготного состояния (F₂), можно найти по формуле: $n = (N \times \text{ПР})/100$, где N — число высеянных зерен F₂; ПР — разница между полевой всхожестью семян в F₁ и F₂, %. Число зерен, в которых летальное действие этой генетической системы не проявилось, составит разницу между числом высеянных зерен и найденным значением n. Сложившиеся соотношения между двумя группами анализируемых генотипов представлены в таблице 5.

Анализ соответствия фактического расщепления теоретически ожидаемому показал, что почти во всех гибридных комбинациях оно происходило по двум генам, причем в одном случае (линия Г 695/01 × сорт Ангел) составило 15:1, во всех остальных — 13:3. Основываясь на характере проявления анализируемого признака у пентаплоидных форм первого поколения, можно утверждать, что жизнеспособность семян определялась до-

минантными аллелями генотипа твердой пшеницы.

5. Характер расщепления в популяции межвидовых гибридов F₂ *Triticum aestivum* × *T. durum* по генам полевой всхожести семян (Сибирский НИИ сельского хозяйства, г. Омск, 2008 год)

Гибридная комбинация сортов и линий	Фактическое соотношение двух групп генотипов	Значение χ^2 при теоретически ожидаемом расщеплении (данные по критическим вариантам)		
		3:1	15:1	13:3
Омская 37 × Ангел	168,6:41,4	3,13		0,12
Омская 37 × Омская янтарная	172,4:37,6			0,10
Омская 37 × Омский кристалл	166,1:43,9	1,96		0,63
Линия Г 695/01 × Ангел	196,8:13,2		0,00	
Линия Г 695/01 × Омская янтарная	178,1:31,9			1,76
Линия Г 695/01 × Омский кристалл	176,8:33,2			1,20

Примечание. $\chi^2_{0,05} = 3,84$. Указаны только значения χ^2 , не превышающие теоретически ожидаемые и, следовательно, соответствующие одному из трех видов расщепления.

Появление у $1/16$ части генотипов F₂ невосхожих зерен могло быть вызвано гомозиготным состоянием аллелей двух рецессивных генов мягкой пшеницы. Полученное расщепление 13:3 свидетельствует о неполном доминировании одного из двух генов *T. durum* при гомозиготном состоянии рецессивных аллелей второго гена.

Исходя из одинаковой величины отклонения показателей всхожести семян у гибридов F₂ от F₁, можно сделать вывод, что определяющие ее гены относятся к базисным (19), обуславливающим специфику видовой принадлежности растений.

В наших опытах полевая всхожесть семян существенно варьировала в тех гибридных комбинациях (см. табл. 1), где основной вклад в общую генотипическую изменчивость вносила мягкая пшеница. Из этого следует, что *T. aestivum*, кроме базисных генов, имеет и специфические (19), определяющие сортовые особенности детерминации анализируемого признака. Это предположение подтверждается результатами анализа пентаплоидных форм ВС₁. В гибридных комбинациях обратных скрещиваний, где в качестве рекуррентного родителя использовался сорт яровой мягкой пшеницы Эритроспермум 59, полевая всхожесть семян в той или иной степени сохранялась (см. табл. 3). Наличие высокой корреляционной зависимости между полевой всхожестью семян у гибридов F₁ и F₂ (см. рис.) указывает на то, что расщепление по специфическим генам во втором поколении практически отсутствовало либо проявлялось незначительно.

Таким образом, полевая всхожесть семян у межвидовых гибридов *Triticum aestivum* × *T. durum* контролируется достаточно сложной генетической системой и связана с особенностями межгеномных взаимодействий хромосом у мягкой и твердой пшеницы. При этом в состав такой системы могут входить как базисные, так специфические гены. По нашим данным, доминантные аллели, определяющие жизнеспособность семян у межвидовых гибридов, принадлежат твердой пшенице, рецессивные — мягкой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Декапрелевич Л.Л. О получении нежизнеспособных и полужизнеспособных комбинаций при скрещивании пшениц. Тр. Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, 1930: 221.
2. Дорофеев В.Ф., Мережко А.Ф. Проблемы гибридного некроза у пшеницы. Генетика, 1969, V(4): 161-167.
3. Hermesen J.G.Th. Hybrid dwarfness in wheat. Euphytica, 1967, 16(2): 134-162.
4. Tsunewaki K. A new tipe of hibrid chlorosis found in tetraploid wheats. Jap. J. Genet., 1968, 43(4): 279-288.
5. Наскидашвили П.П. Межвидовая гибридизация пшеницы. М., 1984.

6. Пухальский В.А., Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Гены гибридного некроза пшеницы. Теория вопроса и каталог носителей летальных генов. М., 2002.
7. W o g l a n d A.J. Further studies on hybrid dwarfing in wheat. Induced Variability Plant Breeding Int. Symp. Sect. Mutat. and Polyploidy Eur. Assoc. Res. Plant Breed. EUCARPIA, Wageningen, Aug. 31-Sept. 4, 1981. Wageningen, 1982: 106-109.
8. Б а т ы г и н а Т.Б. Хлебное зерно. Атлас. Л., 1987.
9. R a i n a S.K. Crossability and in vitro development of hybrid embryos of *Triticum durum* × *Secale cereale*. Indian J. Genet., 1984, 44(3): 429-437.
10. Пухальский В.А. Новые данные в изучении генов гибридного некроза в роде *Triticum* L. Тез. докл. 2-го Съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров. СПб, 2000, т. 1: 122-123.
11. S h a r m a R.K., C h o w d h u r y S., S e t h i A.P. Identification of hybrid necrosis genes among some bread wheat accessions. Wheat Inf. Serv., 2001, 92: 25-26.
12. T s u n e w a k i K. Aneuploid analysis of albino genes in tetraploid wheats. Wheat Inf. Serv., 2003, 96: 39.
13. Тихенко Н.Д., Цветкова Н.В., Войлоков А.В. Генетический контроль эмбриональной летальности при скрещивании мягкой пшеницы с рожью. Генетика, 2005, 41(8): 1075-1083.
14. T i k h e n k o N., T s v e t k o v a N., D o b r o v o l s k a y a O., Z a y n a l i N e z h a d K., R o d e r M.S., B o r n e r A. Embryo lethality in wheat × rye hybrids — mode of inheritance and the identification of a complementary gene in wheat. Euphytica, 2010, 176(2): 191-198.
15. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1979.
16. П л о х и н с к и й Н.А. Биометрия. М., 1970.
17. Б у д а ш к и н а Е.Б. Цитогенетика межвидовых гибридов пшеницы. В сб.: Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М., 1971: 196-221.
18. Ж и р о в Е.Г., Т е р н о в с к а я Т.К. Перенос генома D от мягкой пшеницы в твердую. Докл. АН СССР, 1987, 296: 1252-1254.
19. Р е й т е р Б.Г., Е в д о к и м о в М.Г. Моносомный анализ устойчивости к бурой ржавчине мягкой яровой пшеницы. Генетика, 1979, XV(6): 1067-1075.

ГНУ Сибирский НИИ сельского хозяйства
Россельхозакадемии,
644012 г. Омск, просп. Королева, 28,
e-mail: sibniishoz@bk.ru

Поступила в редакцию
11 января 2011 года

GENETIC DETERMINATION OF FIELD GERMINATION ABILITY IN SEEDS OF INTERSPECIFIC HYBRIDS OF *Triticum aestivum* × *T. durum* Desf.

N.A. Zharkov

S u m m a r y

In field and laboratory experiments the author studied a seed viability in different varieties of spring soft and spring durum wheat, in hybrid combinations of F₁ and F₂, obtained from crossing *Triticum aestivum* × *T. durum*, and also in pentaploids F₁ and BC₁. The sufficiently complicated system of genetic control of analyzed determinant was revealed, the origin of which can be relates with features of evolution of A and B genomes of durum and soft wheat. On the ground of comparative analysis of seed germinating ability in hybrids of the first and second generation the author revealed two basic genes, the dominant alleles of which belong to *T. durum*, but the recessive genes — to *T. aestivum*. The assumption was made about availability of specific genes, related with varietal features of initial parents.

Новые книги

Викторова Т.В., Асанов А.Ю. **Биология.** М.: изд-во «Академия», 2011, 320 с.

В учебном пособии рассмотрены закономерности структурно-функциональной организации биологических систем на молекулярном, клеточном, организационном и биосферном уровнях. При подготовке пособия использована информация о современных достижениях в различных областях биологических наук.

Фокин А.Д., Лурье А.А., Торшин С.П. **Сельскохозяйственная радиология.** СПб: изд-во «Лань», 2011, 416 с.

В учебнике рассмотрены базисные проблемы радиологии, а также специальные вопросы, касающиеся сферы агропроизводства, изложены основные направления использования метода изотопных индикаторов и ионизирующих излучений в научных исследованиях и в АПК.