

## ЛЕТАЛЬНЫЕ ГЕНЫ ВИДА TRITICUM MASCHA

Красный хлороз, белокрапчатый хлороз, гибридный некроз  
и гибридная карликовость

Г. А. БАБАДЖАНИЯН, Л. Г. БЕКНАЗАРЯН

Изучались летальные гены у вида *T. mascha*. Данные литературы дополнены результатами собственных опытов.

Вид *T. mascha* имеет в своем генотипе все члены комплементарных пар генов, вызывающих такие типы депрессии или летальности, как красный хлороз, белокрапчатый хлороз, гибридный некроз и гибридная карликовость.

Изучение типов летальности у отдельных видов рода *Triticum*, по-видимому, может иметь определенное значение для исследования генетики этого рода и более глубокого понимания происхождения и закономерностей эволюции его видов

Л. Л. Декапрелевич рассматривает *T. mascha* «...как первобытную, реликтовую популяцию, сохранившуюся в изолированном убежище в Западной Грузии в относительно неизменном и недифференцированном виде». Он особенно подчеркивает генетический потенциал изменчивости этого вида, считая, что «наибольшим размахом наследственной изменчивости обладает вид Маха» [8, 9].

Интересно, что вид *T. aestivum*, в ходе эволюции и селекции достигший наибольшего расселения и эколого-географической дифференциации, а также имеющий наиболее высокий генетический уровень полиморфизма, вполне сопоставим по комплексу летальных генов с древнейшим видом *T. mascha*, сохранившимся в «убежище» на небольшой территории Западной Грузии. Однако в ходе мутационного процесса и отбора комплементарные гены летальности у этих видов разошлись. *T. mascha* имеет ген некроза  $Ne_1$ , а *T. aestivum* одновременно является также носителем его комплементарного гена  $Ne_2$ . *T. mascha* (наряду с *T. dicoccoides* и *T. dicossum*) является носителем гена красного гибридного хлороза  $Ch_1$ , его комплементарный ген  $Ch_2$  широко распространен у *T. aestivum*. Он обладает также геном белокрапчатого хлороза  $Ch_2 ws$ , комплементарный ген которого обнаружен только у *T. aestivum*. Расхождение комплементарных пар наблюдается и по генам гибридной карликовости—*T. mascha* имеет ген  $D_2$ , ген  $D_1$ , наряду с другими генами карликовости, имеется у *T. aestivum*.

Несомненно, при более глубоком знании генетики летальности значительно облегчилось бы выявление филогенетических связей в эволюции пшеницы.

*Материал и методика.* Изучались следующие разновидности и формы *T. macha*: *letschumicum*, *subletschumicum*, *palaeoimereticum*, *palaeo-colchicum*, *imereticum*, *megrelicum*, *eriziane*, *tubalicum*, *rubrovelutinum*, *colchicum*, *scharaschidzai*, *rubiginosum*, *citellimacha*. Семена были получены от профессора П. П. Наскидашвили (кафедра генетики, селекции и семеноводства Грузинского сельскохозяйственного института).

Ниже приводится список тестеров с указанием их генотипов по летальным генам. Гибридизация производилась методом принудительного опыления с предварительной изоляцией материнских колосьев. Семена гибридов первого поколения высевались на поле. По фенотипу растений определялось наличие или отсутствие соответствующих летальных генов.

*Результаты и обсуждение. Гены некроза.* До 1963 г. широко было убеждение, что некроз возникает вследствие взаимодействия трех генов— $Ne_1$ ,  $Ne_2$ ,  $Ne_3$  [3, 14]. Однако Хермсен [3], а позднее и Цуневаки и Кихара [26] показали, что  $Ne_3$  является не геном некроза, а красного гибридного хлороза  $Ch_2g$ . Итак, некроз возникает вследствие взаимодействия двух комплементарных генов, находящихся в разных хромосомах одного и того же генома— $B$  [24].

Хермсен первым сообщил о наличии гена некроза ( $Ne_1$ ) у разновидностей *subletschumicum*, *palaeo-imereticum* и *colchicum* [18]. В дальнейшем Цуневаки опубликовал результаты своих исследований по некрозу у 11-ти разновидностей этого вида [25]. Было установлено, что все изученные разновидности, за исключением двух (*megrelicum* и *scharaschidzai*), являются носителями гена некроза  $Ne_1$ .

Таблица 1

Генотип тестеров по данным отдела генетики АрмНИИЗ

Тестеры	Генотип по некрозу	Генотип по красному хлорозу	Генотип по белокрапчатому хлорозу	Генотип по гибридной карликовости
Степная 135	$ne_1 Ne_2$	$ch_1r Ch_2r$	$ch_1ws ch_2ws ch_3ws$	$d_1 d_2 d_3$
Фриско	$Ne_1 ne_2$	$ch_1r Ch_2r$	$ch_1ws ch_2ws ch_3ws$	$D_1 d_2 D_3$
Лютесценс 1163	$Ne_1 ne_2$	$ch_1r Ch_2r$	$ch_1ws ch_2ws ch_3ws$	$D_1 d_2 d_3$
Ю-цзы-май	$Ne_1 ne_2$	$ch_1r Ch_2r$	$Ch_1ws ch_2ws Ch_3ws$	$d_1 d_2 d_3$
Сафейдак	$Ne_1 ne_2$	$ch_1r Ch_2r$	$ch_1ws ch_2ws ch_3ws$	$D_1 d_2 d_3$
Дельфи	$Ne_1 ne_2$	$ch_1r Ch_2r$	$ch_1ws ch_2ws ch_3ws$	$D_1 d_2 d_3$

Мы изучили 12 разновидностей *T. macha* (*letschumicum* в трех образцах), пополнив список Цуневаки сведениями о разновидностях *imereticum*, *tubalicum* и *citell-macha* (табл. 2).

Возможно, разница в генотипах *palaeo-colchicum* и *megrelicum* объясняется различиями между изученными образцами. Сам Цуневаки показал, что у *letschumicum* одна линия являлась носителем гена  $Ne_1$ , а другая—нет. Л. Л. Декапрелевич и Г. Г. Яшагашвили обращают особое внимание на это обстоятельство: «Очень важно отметить, что отдельные образцы одной и той же разновидности могут иметь различные генотипы. Например, некоторые образцы разновидности *palaeo-*

Таблица 2

Гены некроза у *T. macha* (генотип тестера  $ne_1 ne_1 Ne_2 Ne_2$ —сорт Степная 135)

Разновидность	Генотип	Генотип <i>T. macha</i> по Цуеваки
letschumicum	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$
subletschumicum	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$
Palaeo-imereticum	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$
Palaeo-colchicum	$ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$
megrelicum	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	$ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$
erizianae	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$
rubrovelutinum	—	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$
colchicum	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$
scharaschidzai	$ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	$ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$
rubiginosum	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$
citelli-macha	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	—
ibericum	—	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$
tubalicum	$ne_1 ne_1 ne_2 ne_2$	—
imereticum	$Ne_1 Ne_1 ne_2 ne_2$	—

imereticum имеют как генотип  $Ne_2 ne_2 Ch_2 ch_2$ , так и  $Ne_1 ne_2 ch_1 ch_2$ . Встречаются и образцы letschumicum как с генотипом  $Ne_1 ne_1 ch_1 ch_2$ , так и с генотипом  $Ne_1 ne_2 Ch_1 ch_2$ . Общим для вида *T. macha* является то, что большинство форм имеют гены  $Ne_1$  и  $Ch_1$ , но ни в одном случае не являются носителями гена  $Ne_2$  или  $Ch_2$  [11].

*Гены красного гибридного хлороза.* Впервые красный гибридный хлороз наблюдали Чин и Чванг в 1944 году у межвидовых гибридов *T. spelta* × *T. macha* и у *T. aestivum* × *T. macha* [12]. Летальный эффект наблюдали Кихара и Лиленфельд у гибридов *T. aestivum*, *T. macha* [21]. Глубокое изучение красного гибридного хлороза позволило Саксу предположить наличие у *T. macha* специального гена, который он обозначил как  $m^a m^a$  (в дальнейшем  $Ch_{1r}$ ), в отличие от других гексаплоидных видов, имеющих ген  $m^b m^b$  (в дальнейшем  $Ch_{2r}$ ) в геноме D [23].

В 1953 году Сакс [14] сообщил, что разновидности subcolchicum и subletschumicum вида *T. macha* являются носителями гена  $m^a m^a$  ( $Ch_{1r}$ red). В 1963 году эту информацию подтвердил Херсмен, указав на наличие гена  $Ch_{1r}$  у разновидностей colchicum и subletschumicum [14]. В 1972 году Херсмен, Ванинте, в 1975 Цуеваки определили, что ген  $Ch_{1r}$  локализован у *T. macha* в хромосоме 2A [15, 16], а еще раньше Цуеваки и Кихара выяснили, что комплементарный к нему ген  $Ch_{2r}$  локализован в хромосоме 3D у *T. aestivum* [17, 24].

В настоящее время как источники гена  $Ch_{1r}$  известны три вида—*T. dicoccum*, *T. dicoccoides* и *T. macha* [17—19]. Ген  $Ch_{2r}$  широко распространен у видов *T. aestivum*, *T. sphaerococcum*, *T. spelta*, *T. vavilovi* и у *T. compactum* [7, 10, 14, 20].

Результаты наших исследований по определению генов красного хлороза у *T. macha* приведены в табл. 3.

*Гены белокрапчатого хлороза.* Явление белокрапчатого хлороза впервые было обнаружено Н. О. Дарбинян при скрещивании китайского сорта Ю-цзы-май с рядом сортов *T. aestivum* [6].

Гены красного хлороза у *T. macha* (генотипы тестеров-сортов *T. aestivum* — Frisco  $ch_1r$   $ch_1r$   $Ch_2r$   $ch_2r$ , Степная 135  $ch_1r$   $ch_1r$   $Ch_2r$   $Ch_2r$ )

Разновидность	Генотип	Генотип <i>T. macha</i> до Цуеваки
<i>letschumicum</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>subletschumicum</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>palaeo-imereticum</i>	$ch_1$ $ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>megrelicum</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>palaeo-colchicum</i>	—	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>erizianae</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>rubrovelutinum</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>colchicum</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>scharachidzai</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>rubiginosum</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>citell-macha</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	—
<i>ibericum</i>	—	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$
<i>tubalicum</i>	$Ch_1$ $Ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	$ch_1$ $ch_1$ $ch_2$ $ch_2$ **
<i>imereticum</i>	$ch_1$ $ch_1$ $ch_2$ $ch_2$	—

\* Я. Я. Декапрелевич и Г. Г. Яшагашвили сообщают, что при скрещивании *palaeo-imereticum* с иранской спельтой *vulpinum* наблюдали хлороз. Они же отметили, что имеется образец без гена  $Ch_1r$ .

\*\* Генотип *T. macha tubalicum* приведен по Саксу.

При этом типе хлороза фенокритическая фаза наступает в период кущения или перед стеблеобразованием. Листья покрываются мелкими белыми пятнами, которые затем сливаются, образуя продольные белые полосы. Все растение покрывается белыми пятнами: стебли, листья, ости. Это пока единственный известный вид внутривидового хлороза (*T. aestivum* × *T. aestivum*), хотя, как показали наши опыты, он может возникать и при межвидовой гибридизации (*T. aestivum* × *T. durum* *T. aestivum* × *T. macha*) [1, 4].

Автор, впервые обнаруживший этот тип хлороза, генотип сорта Ю-цзы-май обозначает следующим образом:  $Ch_1$   $Ch_1$   $ch_2$   $ch_2$   $Ch_3$   $Ch_3$ , а сортов *T. aestivum*, вызывающих хлороз при скрещивании с этим сортом, —  $ch_1$   $ch_1$   $Ch_2$   $Ch_2$   $ch_3$   $ch_3$  [24]. Для различения этих генов от тех, которые вызывают красный гибридный хлороз, мы к символу  $Ch$  прибавили *ws* (*wife spot*). Хромосомная локализация генов белокрапчатого хлороза не известна. Однако ввиду того, что Ю-цзы-май при скрещивании с *T. durum* образует хлоротические растения, можно предположить, что комплементарный ген  $Ch_2ws$  находится в геноме А или В, в отличие от гена  $Ch_2r$ , локализованного в геноме D.

Впервые о наличии генов белокрапчатого хлороза у *T. macha subletschumicum* один из авторов этой статьи сообщил в 1976 году [5], в дальнейшем мы работали над выявленнем генотипа белокрапчатого хлороза и у других разновидностей этого вида (табл. 4).

Из 7-ми разновидностей *T. macha*, изученных по генам белокрапчатого хлороза, три имели генотип  $ch_1ws$   $ch_1ws$   $Ch_2ws$   $Ch_2ws$   $ch_3ws$   $ch_3ws$ , а остальные четыре являлись носителями лишь рецессивных аллелей этих генов.

Таблица 4

Гены белокрапчатого хлороза у *T. macha*  
(генотип тестера-сорта *T. aestivum* — Ю-цзы-  
май  $Ch_1ws$   $Ch_1ms$   $ch_2ws$   $ch_2ws$   $Ch_3ws$   $Ch_3ws$ )

Разновидность	Генотип по белокрапчатому хлорозу
letshumicum	$ch_1ws$ $Ch_2ws$ $ch_3ws$
subletschumicum	$ch_1ws$ $Ch_2ws$ $ch_3ws$
rubrovelutinum	$ch_1ws$ $Ch_2ws$ $ch_3ws$
megrelicum	$ch_1ws$ $ch_2ws$ $ch_3ws$
rubiginosum	$ch_1ws$ $ch_2ws$ $ch_3ws$
citeii-macha	$ch_1ws$ $ch_2ws$ $ch_3ws$
erizianae	$ch_1ws$ $ch_2ws$ $ch_3ws$

Гены гибридной карликовости (*dwarfness*). Гибридная карликовость (*dwarfness*) возникает вследствие взаимодействия генов  $D_1$ ,  $D_2$  и  $D_3$ . В зависимости от наличия или отсутствия последнего *dwarfness* проявляется в первом или во втором поколении.

В настоящее время принята следующая классификация генотипов *dwarfness* у видов пшеницы: I.  $D_1 D_1 d_2 d_2 d_3 d_3$ ; II.  $D_1 D_1 d_2 d_2 D_3 D_3$ ; III.  $d_1 d_1 D_2 D_2 D_3 D_3$ ; IV.  $d_1 d_1 D_2 D_2 d_3 d_3$ ; V.  $d_1 d_1 d_2 d_2 D_3 D_3$ ; VI.  $d_1 d_1 d_2 d_2 d_3 d_3$ . Они обнаружены у *T. aestivum*, *T. compactum*, *T. sphaerococcum*, *T. macha*, *T. durum*, *T. dicoccum*, *T. pyramidale*, *T. persicum*, *T. dicoccoides*, *T. timopheevi*, *T. orientale*.

В 1957 году Гурд и Мак Джинес [20] обнаружил  $D_1$  в хромосоме 2D (XX), а в 1963 году Хермсен установил, что гены  $D_2$  и  $D_3$  находятся в хромосомах 2B (XIII) и 4B (VIII) соответственно [18].

Первые сообщения о том, что *T. macha* является носителем гена  $D_2$ , принадлежат Танака [31] и Хермсену [19]. Нами установлено, что изучены разновидности *T. macha* имеют только генотип  $d_1 d_1 D_2 D_2 d_3 d_3$  (табл. 5). Видовая локализация наблюдалась и у *T. durum*—носителя только генотипа  $d_1 d_1 D_2 D_2 D_3 D_3$  [30]. У *T. aestivum* встречаются все перечисленные выше генотипы гибридной карликовости, однако генотип, характерный для *T. macha* ( $d_1 d_1 D_2 D_2 d_3 d_3$ ), является преобладающим [31]. Из изученных 409-ти сортов *T. aestivum*, несущих *dwarf*-гены, 225 имели генотип  $d_1 d_1 D_2 D_2 d_3 d_3$  [3].

Доминантные гены гибридной карликовости отсутствовали у разновидностей *rubrovelutinum* и *tubalicum*.

Таким образом, из 12-ти изученных разновидностей 9 имели доминантные гены некроза  $Ne_1$ , а три—не имели их. К ним следует прибавить *rubrovelutinum*, который, по Цуневаки, также носит ген некроза, что подтверждает ранее сделанный им вывод о широкой распространенности гена  $Ne_1$  у *T. macha*. Ген  $Ne_2$  у этого вида не обнаружен, хотя локализован в геноме В у других гексаплоидных пшениц.

10 разновидностей *T. macha* имели доминантный ген  $Ch_1r$ , остальные две не имели этого гена. По Цуневаки, доминантный ген красного гибридного хлороза имеется и у *ibericum*. У вида *T. macha* комплекс-

Таблица 5

Гены гибридной карликовости у *T. macha* (генотип тестеров-сортов *T. aestivum*—Сафендак  $D_1d_1d_3$ , Frisco  $D_1d_2D_3$ , Дельфи  $D_1d_1d_3$ )

Разновидность	Генотип <i>T. macha</i> по гибридной карликовости
letschumicum	$d_1d_1 D_2D_3 d_3d_3$
subletschumicum	$d_1d_1 D_2D_3 d_3d_3$
Palaeo-imereticum	$d_1d_1 D_2D_3 d_3d_3$
megrelicum	$d_1d_1 D_2D_3 d_3d_3$
erizianae	$d_1d_1 D_1D_2 d_3d_3$
rubrovelutinum	$d_1d_1 d_2d_2 d_3d_3$
colchicum	$d_1d_1 D_2D_3 d_3d_3$
scharaschidzat	$d_1d_1 D_2D_3 d_3d_3$
citeli-macha	$d_1d_1 D_1D_3 d_3d_3$
tubalicum	$d_1d_1 d_2d_2 d_3d_3$
imereticum	$d_1d_1 D_2D_3 d_3d_3$

тарный ген  $Ch_2r$  не обнаружен, хотя локализован в геноме D у других гексаплоидов.

У 9-ти разновидностей имеется генотип гибридной карликовости  $d_1 d_1 D_2 D_2 d_3 d_3$ . Других генотипов по dwarfiness у этого вида не обнаружено. Если он у *T. macha* является единственным по гибридной карликовости (как и  $d_1 d_1 D_2 D_2 D_3 D_3$  у *T. durum*), то является и наиболее широко распространенным у *T. aestivum*.

Новый тип хлороза—белокрапчатый—изучен у *T. macha* только у 7-ми разновидностей. Из них три имели генотип, сходный с сортами *T. aestivum* и *T. durum*, вызывающими при скрещивании с сортом Ю-цзы-май белокрапчатый хлороз.

Итак, вид *T. macha* является носителем только отдельных членов комплементарных пар генов летальности. Внутривидовая летальность у него не возникает. Этот вид имеет ген гибридного некроза— $Ne_1$ , красного гибридного хлороза— $Ch_{1r}$ , белокрапчатого хлороза— $Ch_2ws$  и гибридной карликовости— $D_2$ .

Все комплементарные им гены имеются у *T. aestivum*.

Институт земледелия МСХ АрмССР

Поступило 14.III 1978 г.

## TRITICUM MACHA ՏԵՍՍԱԿԻ ԼԵՏԱԿ ԳԵՆԵՐԸ

Գ. Հ. ԲԱՐԱԶԱՆՅԱՆ, Լ. Գ. ԲԵԿԱԶԱՐՅԱՆ

Հոդվածում բերված են տվյալների ցուրենի *T. macha* տեսակի 13 այլատեսակների լետալ գենների մասին, որոնց կոմպլիմենտացիան հանդիսանում է կենսունակության տարբեր աստիճանների իջեցման կամ մահացության:

Պարզվել է, որ *T. macha* տեսակը պարունակում է հիբրիդային նեկրոզի  $Ne_1$ , հիբրիդային կարմիր քլորոզի  $Ch_{1r}$ , բժավոր քլորոզի  $Ch_2ws$  և հիբրիդային գաճաճության  $D_2$  գեներ: Նշված գենների կոմպլիմենտար ֆակտորները կան *T. aestivum* տեսակի մոտ:

Ներտեսակային լետալություն *T. macha* տեսակի մոտ չի հայտնաբերված:

# LETHAL GENES OF *TRITICUM MACHA* SPECIES

G. A. BABADJANIAN, L. G. BEKNAZARIAN

Data characterizing complementary lethal genes of *T. macha* have been brought. *T. macha* species have in their genotype all the members of complementary gene pairs inducing such depression or lethality types as necrosis, red hybrid chlorosis and hybrid dwarfness.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бабаджанян Г. А., Бекназарян Л. Г. Тр. АрмНИИЗ, сер. Пшеница, 2, 1973.
2. Бабаджанян Г. А., Саркисян Н. С., Казарян М. Х. Тр. АрмНИИЗ, сер. Пшеница, 2, 1974.
3. Бабаджанян Г. А. Тр. АрмНИИЗ, сер. Пшеница, 1, 1974.
4. Бекназарян Л. Г. Тр. АрмНИИЗ, сер. Пшеница, 3, 1975.
5. Бекназарян Л. Г., Бабаджанян Г. А. Тр. АрмНИИЗ, сер. Пшеница, 3, 1976.
6. Дарбинян Н. О. Генетика, 9, 6, 1973.
7. Дарбинян Н. О. Генетика, 10, 12, 1974.
8. Декапрелевич Л. Л. Сб. научн. трудов Арм. СХИ, 12, 1962.
9. Декапрелевич Л. Л., Наскидашвили П. П. Тр. Груз. СХИ, 38, 1974.
10. Декапрелевич Л. Л., Яшагашвили Г. Г. Генетика, 6, 4, 1970.
11. Декапрелевич Л. Л., Наскидашвили П. П. Генетика, 7, 3, 1971.
12. Филатенко А. А. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 34, 29, 1969.
13. Chin T. C., Chuang C. S. Bu 1. Torrey. Bot. club, 71, 1944.
14. Hermesen J. G. Th. Hereditas suppl., 2, 1963.
15. Hermesen J. G. Th. Euphytica, 8, 1, 1959.
16. Hermesen J. G. Th. Euphytica, 12, 1, 1963.
17. Hermesen J. G. Th., Waninge J. Euphytica, 21, 1972.
18. Hermesen J. G. Th. Euphytica, 12, 2, 1963.
19. Hermesen J. G. Th. Euphytica, 16, 1, 1967.
20. Hurd E. A., McCinnes K. C. Canad. Journ. Pl. Sci, 36, 1958.
21. Kihara H. Lilenfeld Proc. 8th. Congr. Genet.
22. Nishikawa K. Jap. Jour. Genetics, 37, 3, 1962.
23. Sachs L. Journ. of Agric. Sci, 43, 2, 1953.
24. Tsunewaki K. Japan. Journ. Genetics, 35, 3, 1960.
25. Tsunewaki K., Kihara H. Wheat information servise, 12, 1961a.
26. Tsunewaki K., Kihara H. Wheat information servise, 12, 1961b.
27. Tsunewaki K., Kihara H. Jap. Jour. Genetics, 6, 41, 1966.
28. Tsunewaki K. Wheat Information Servise, 28, 1969.
29. Tsunewaki K. Jap. Journ Genetics, 37, 3, 1962.
30. Tsunewaki K. Jap. Jour. Genetics, 46, 2, 1971.
31. Tanaka M. Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ., 87, 1965.