

ке антагонизма бактерий рода *Bacillus* по отношению к фитопатогенным грибам // Современная микология России: Матер. 3-го съезда микологов России. М. 2012. Т. 3. С. 342–343.

13. Широких И.Г., Шешегова Т.К. Метаболические взаимодействия актиномицетов с фитопатогенными грибами рода *Fusarium* // Матер. науч. сессии. Киров. 2001. С. 228–230.

14. Широких И.Г., Мерзаева О.В. Биологическая активность *Streptomyces hygroscopicus* против фитопатогенного гриба *Fusarium avenaceum* в ризосфере // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42. № 6. С. 586–591.

15. Тренин А.С., Лапчинская О.А., Куляева В.В., Гладких Е.Г., Галатенко О.А., Федорова Г.Б., Катруха Г.С. ИНА-1278 – антибиотик из группы ирумамицина, обладающий высокой противогрибковой активностью // Современная микология России: Матер. 3-го съезда микологов России. М. 2012. Т. 3. С. 355–356.

16. Latz E., Eisenhauer N., Rall B.C., Allan E., Roscher C., Scheu S., Jousset A. Plant diversity improves protection against soil-borne pathogens by fostering antagonistic bacterial communities // J. Ecol. 2012. V. 100. № 3. P. 597–604.

17. Гродницкая И.Д., Сорокин Н.Д. Внесение микробов-интродуцентов в лесные почвы питомников Сибири // Почвоведение. 2007. № 3. С. 359–364.

18. Monteiro V.N., Nascimento S.R., Steindorff A.S., Costa F.T., Noronha E.E., Ricart C.A.O., Sousa M.V., Vainstein M.H., Ulhoa C.J. New insights in *Trichoderma harzianum* antagonism of fungal plant pathogens by secreted protein analysis // Curr. Microbiol. 2010. V. 61. № 4. P. 298–305.

19. Старшов А.А., Коломбет Л.В., Дунайцев И.А., Жиглецова С.К., Клыкова М.В., Кондрашенко Т.Н., Антошина О.А., Гладышева О.В. Использование фосфатрастворяющих и фунгицидных свойств микроорганизмов для улучшения фосфорного питания и защиты зерновых культур от фузариоза колоса // Современная микология России: Матер. 3-го съезда микологов России. М. 2012. Т. 3. С. 354–355.

20. Особенности урбоэкосистем подзоны южной тайги Европейского Северо-Востока / Под ред. Т.Я. Ашихминой, Л.И. Домрачевой. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2012. 282 с.

21. Домрачева Л.И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар. 2005. 336 с.

22. Елькина Т.С., Гайфутдинова А.Р., Домрачева Л.И. Антифузариозная активность различных препаратов // Бизнес, наука, экология родного края: проблемы и пути их решения: Матер. Всерос. научно-практ. конф.-выставки экологических проектов с междунар. участием. Киров: Изд-во ООО «Веси», 2013. С. 226–228.

УДК 633.16:631.528.1

Генетическая изменчивость растений ярового ячменя под влиянием карбоната калия и облучения красным светом

© 2013. Г. П. Дудин, д.б.н., зав. кафедрой, Л. Н. Двинских, аспирант, Вятская государственная сельскохозяйственная академия, e-mail: lyudmila.dvinskix@mail.ru

В статье представлены результаты изучения реакции растений ячменя на замачивание семян в 0,01; 0,1; 1 моль/л растворах карбоната кальция, облучение красным светом (длина волны 632,8 и 754 нм) и совместное действие этих факторов. Приведены данные по частоте и спектру возникающих хлорофилльных мутаций и морфологических изменений у растений второго поколения. Установлены варианты обработки семян с наибольшей изменчивостью растений.

In article results of studying of reaction of plants of barley on soaking of seeds are presented to K_2CO_3 solutions with concentration 0,01; 0,1; 1 M, radiation by red light (length of a wave of 632,8 and 754 nanometers) and joint action of these factors. Data on frequency and range of arising chlorophyllny mutations and morfofiziologicheskyy changes at plants of the second generation are provided. Options of processing of seeds with the greatest variability of plants are established.

Ключевые слова: изменчивость растений, когерентный монохроматический и дальний красный свет, карбонат калия

Keywords: variability of plants, coherent monochromatic and driving red beam, potassium carbonate

Одна из основных задач современной биологии состоит в исследовании особенностей развития организма в зависимости от экологи-

ческих факторов среды. В силу малоподвижного образа жизни растения особенно подвержены влиянию ряда субоптимальных внеш-

них воздействий: высокая и низкая освещённость, повышенный уровень радиации, недостаток или несбалансированность элементов питания.

Сохранение разнообразия живых систем на Земле – необходимое условие выживания человека и устойчивого развития цивилизации. Зависимость биоразнообразия от различных факторов среды (географической широты, высоты над уровнем моря, глубины водоёма, средней температуры, влажности, обеспеченности питательными веществами и др.) общеизвестна [1].

Возделывание культурных растений связано с использованием различных химических веществ (удобрений, пестицидов, регуляторов роста и т.д.). В сельскохозяйственном производстве основными источниками загрязнения являются минеральные и органические удобрения, пестициды, которые применяются при повышенных нормах и дозах, а также при несоблюдении научно обоснованных норм. Наряду с увеличением урожая и его качества, устойчивости растений к неблагоприятным факторам окружающей среды химические вещества могут обладать отрицательным побочным воздействием – индукцией мутаций в посевах.

Калий – один из самых необходимых элементов минерального питания растений. Содержание калия в клетке в 100–1000 раз превышает его уровень во внешней среде. Его гораздо больше в тканях, чем других катионов. Присутствие калия в значительной степени определяет коллоидно-химические свойства цитоплазмы, что существенно влияет практически на все процессы в клетке. Именно калий создаёт ионную асимметрию и разность электрических потенциалов между клеткой и средой (мембранный потенциал), который определяет направление движения ионов через мембрану [2].

Растения воспринимают свет не только как источник энергии, но и в качестве сигнала, характеризующего условия среды. В клетках имеются рецепторные молекулы фитохрома, опосредующие действие света на морфогенез. Фитохром изменяет проницаемость клеточных мембран, регулирует движение хлоропластов, влияет на синтез, рост и развитие растений.

Поиск новых эффективных источников и методов фотомутагенеза привёл к использованию в опытах когерентного монохроматического красного и дальнего красного света. По наиболее обоснованной гипотезе, в результате фотохимического возбуждения фитохрома

лазерным светом происходит активация мембранного транспорта ионов, изменение функциональных свойств и химического состава цитоплазмы растений, что приводит к нарушению репликации ДНК. Установлено, что под влиянием красного излучения изменяется проницаемость мембран и для фитогормонов, которые при определённых концентрациях обладают хорошо выраженным мутагенным действием [3].

Облучение красным светом даёт возможность получить мутанты растений, представляющие интерес для селекции. Этот метод мутагенеза требует усовершенствования и изучения в сочетании с другими физическими и химическими факторами [4].

Цель исследований – изучить индивидуальное и совместное действие карбоната калия и светового излучения красного диапазона на генетическую изменчивость растений ярового ячменя.

Материалы и методика исследований

Опыт был заложен в 2009 г. на территории опытного поля Вятской ГСХА. Почвы опытного участка дерново-подзолистые, среднесуглинистые. Семена обрабатывались в соответствии со схемой опыта по 500 зёрен в каждом варианте, в четырёхкратной повторности. Посев проводился на делянках площадью 1 м². Для обработки использовались оригинальные семена ярового ячменя сорта Биос 1.

В качестве источника когерентного монохроматического красного света использовали лазерную гелий-неоновую установку ОКГ-12-1 (ЛКС), длина волны 632,8 нм. Дальний красный свет (ДКС) с длиной волны 754±10 нм получили при прохождении света от электрической лампы накаливания через интерференционный светофильтр. Экспозиция облучения семян – 60 мин. Семена замачивали в дистиллированной воде и растворе K₂CO₃ в течение 12 ч.

Схема опыта включает следующие варианты:

1. Контроль – семена, замоченные в дистиллированной воде
2. 0,01 моль/л K₂CO₃
3. 0,1 моль/л K₂CO₃
4. 1 моль/л K₂CO₃
5. Семена, замоченные в дистиллированной воде, + ЛКС
6. Семена, замоченные в дистиллированной воде, + ДКС
7. 0,1 моль/л K₂CO₃ + ЛКС
8. ЛКС + 0,1 моль/л K₂CO₃

9. 0,1 моль/л K_2CO_3 + ДКС
10. ДКС + 0,1 моль/л K_2CO_3
11. ЛКС + 0,1 моль/л K_2CO_3 + ДКС
12. ДКС + 0,1 моль/л K_2CO_3 + ЛКС

В первом поколении проводили фенологические наблюдения, учитывали полевую всхожесть, выживаемость растений. После уборки в каждом варианте отбиралось по 60 растений для анализа элементов структуры продуктивности, определялась изменчивость количественных признаков.

Влияние физических и химических факторов на семена и растения ячменя сорта Биос 1 оценивали с помощью среднесуммарного показателя депрессии (D , %) – стимуляции (St , %). Коэффициент депрессии (стимуляции) рассчитывали по пяти признакам: полевая всхожесть, длина стебля и колоса, количество колосков в колосе, масса зерна с колоса [5].

Для изучения генетического действия изучаемых факторов использовали семена ячменя линии Waхu. Метод учёта мутаций в локусе Waхu является высокоточным, ускоряет процесс определения эффективности мутагена, так как все мутации, возникающие в гаплоидном геноме пыльцевых зёрен, проявляются непосредственно в год воздействия.

Частоту Waхu-мутаций определяли как количество мутантных пыльцевых зёрен (мутантов), отнесённых к общему числу просмотренных под микроскопом пыльцевых зёрен, и выражали в процентах [6].

Второе поколение посемейно закладывали семенами с главных колосьев растений первого поколения. На протяжении всего периода вегетации выделяли семьи с хлорофильными мутациями по классификации, разработанной Ю. Калам, Т. Орав [7]. Проводили отбор растений с видимыми морфологическими и физиологическими отклонениями от исходного сорта. Растения с изменениями отмечали и убирали отдельно. В M_2 проводили группировку выделенных растений по изменённым признакам, определяли частоту изменений ячменя по отношению количества семей с отклонениями к общему количеству семей в варианте. Анализ элементов структуры продуктивности проводился у всех растений в выделенной семье с изменением.

Для оценки изменчивости количественных признаков проводили статистическую обработку данных, определяли характеристики: среднюю арифметическую (\bar{X}), ошибку средней арифметической (S_x), коэффициент вариации (C_v) и другие. Существенность разли-

чий между опытными вариантами и контролем устанавливали с помощью критерия Стьюдента (t_{st}) [9]. При оценке показателей альтернативной (качественной) изменчивости определяли долю признака (P_1, P_2 и т. д.) и стандартную ошибку доли (S_p) [7].

Данные, полученные в опыте, варианты (выборки), которые связаны n -количеством повторений, обрабатывали с помощью дисперсионного анализа для однофакторных экспериментов. По критерию Фишера (F) устанавливали наличие вариантов, существенно отличающихся от остальных, а критерий наименьшей существенной разницы $HSP = t_{st}$ показывал предельную ошибку разности двух выборочных средних [9].

Результаты и обсуждения

В первом поколении для определения чувствительности растений ячменя сорта Биос 1 на воздействие изучаемых факторов учитывали показатели всхожести семян и выживаемости растений (табл. 1).

Обработка семян перед посевом раствором карбоната калия и облучение лазерным и дальним красным светом не оказала существенного угнетающего влияния на полевую всхожесть. Наблюдается тенденция снижения всхожести семян при увеличении концентрации раствора K_2CO_3 на 8,2%. Снижается всхожесть семян при совместной обработке 0,1 моль/л K_2CO_3 и ДКС – на 6,2% по сравнению с контролем. При совместной обработке 0,1 моль/л K_2CO_3 и ЛКС всхожесть семян выше, чем при обработке одним из факторов.

Выживаемость растений при воздействии факторами на семена сильно варьирует. Достоверное снижение по сравнению с контролем отмечено в варианте ЛКС + 0,1 моль/л K_2CO_3 , наблюдается тенденция уменьшения выживаемости растений ячменя в вариантах с увеличением концентрации K_2CO_3 и в комплексном варианте ДКС + 0,1 моль/л K_2CO_3 + ЛКС.

Суммарный характер воздействия факторов оценивали с помощью показателя коэффициента депрессии (D , %) – стимуляции (St , %) (рис. 1). Метод позволяет нивелировать существующую вариацию выраженности любого количественного признака и даёт объективный показатель разницы между сравниваемыми вариантами.

Обработка семян раствором 0,01 моль/л K_2CO_3 обеспечивает стимуляцию по всем показателям. При повышении концентрации K_2CO_3 наблюдается затухание стимулирую-

Таблица 1

Полевая всхожесть семян и выживаемость растений ярового ячменя сорта Биос 1 в первом поколении, %

Варианты опыта	Всхожесть семян, %	Выживаемость растений, %
1	80,8	81,4
2	83,0	85,3
3	77,0	84,2
4	74,8	81,3
5	78,4	87,0
6	80,4	81,3
7	80,0	73,0
8	77,6	70,4*
9	74,6	80,4
10	80,2	83,5
11	79,4	80,6
12	79,2	72,5
	НСР _{0,95} = 8,7	НСР _{0,95} = 11,4

Примечание: * – различия достоверны при $p > 0,95$.

щего эффекта за счёт снижения полевой всхожести семян, уменьшения длины стебля и колоса, снижения количества зёрен в колосе до депрессии при концентрации 1 моль/л K_2CO_3 .

Соответствующие результаты были получены С. А. Емелевым при определении влияния различных форм и концентраций калийных удобрений на яровой ячмень сорта Биос 1 [9].

Совместная обработка семян ячменя ЛКС и 0,1 моль/л K_2CO_3 ведёт к стимуляции всех показателей, наблюдается достоверное увеличение длины колоса, количества зёрен в колосе. Масса зерна с колоса достоверно превышает контроль в варианте 0,1 моль/л K_2CO_3 + ЛКС,

при обратном порядке обработки наблюдается достоверное увеличение продуктивной кустистости и количества колосков в колосе.

Обработка растений совместно 0,1 моль/л K_2CO_3 + ДКС вызвала хорошо выраженный стимулирующий эффект на растения ячменя. При обратном сочетании факторов ДКС + 0,1 моль/л K_2CO_3 не оказали на растения стимулирующего аддитивного эффекта.

Во втором поколении (M_2) в опыте были отмечены хлорофилльные мутации (табл. 2). По мнению ряда авторов, хлорофилльные мутации являются индикатором мутагенной эффективности физических и химических факторов.

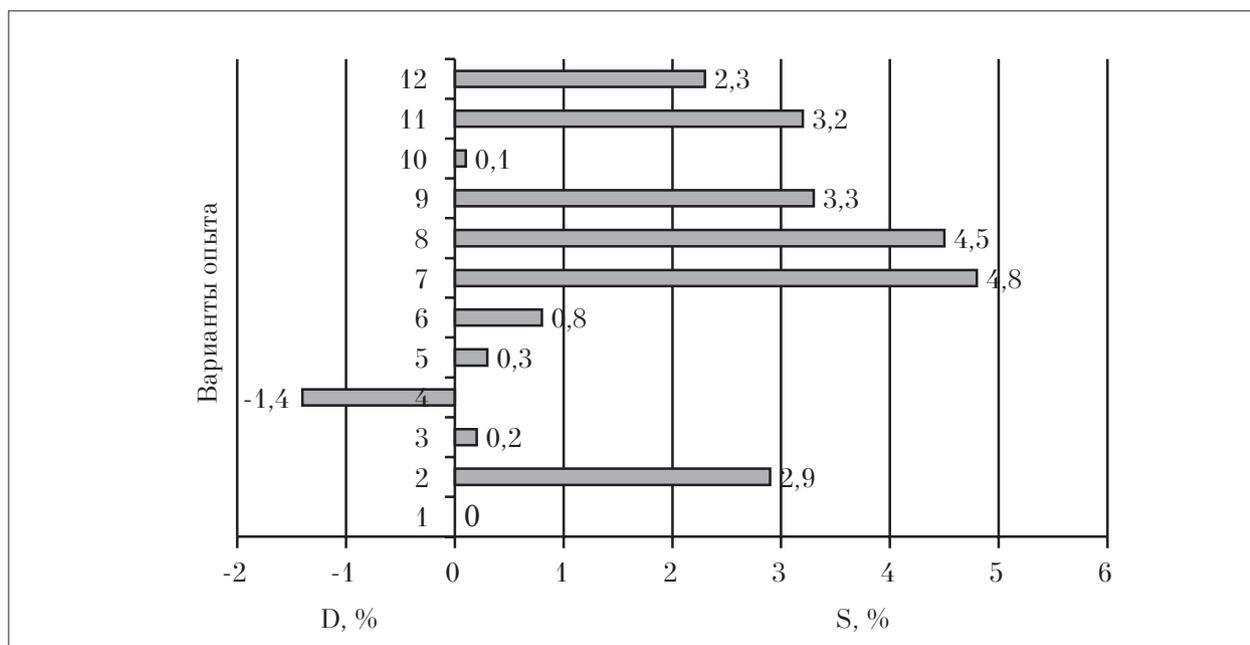


Рис. 1. Чувствительность ярового ячменя сорта Биос 1 к факторам воздействия в первом поколении

Таблица 2

Частота хлорофильных мутаций растений ячменя во втором поколении

Вариант опыта	Всего семей в M ₂	Частота хлорофильных мутаций M ₂		Количество типов мутаций
		абс., шт.	p ± S _p , %	
1	329	1	0,30 ± 0,30	1
2	354	7	1,98 ± 0,74	5
3	324	5	1,54 ± 0,68	2
4	304	6	1,97 ± 0,80	5
5	341	3	0,88 ± 0,51	3
6	327	6	1,83 ± 0,74	3
7	292	3	1,03 ± 0,59	3
8	273	4	1,47 ± 0,73	3
9	300	4	1,33 ± 0,66	3
10	335	5	1,49 ± 0,66	4
11	320	8	2,50 ± 0,87*	4
12	287	2	0,70 ± 0,49	2

Примечание: * – уровень вероятности P > 0,95.

Хлорофильные мутации связаны с нарушением образования хлорофилла и возникают в результате изменения генов, расположенных в разных хромосомах и пластидах клетки.

В опыте хлорофильные мутации ячменя были выделены во всех изучаемых вариантах, частота их колебалась от 0,3 до 2,5%.

При замачивании семян перед посевом в растворе с различными концентрациями K₂CO₃ наибольшее количество семей с хлорофильными мутациями – 7 семей – наблюдалось в варианте с применением пониженной концентрации раствора – 0,01 моль/л, частота их составила 1,98%.

Частота хлорофильных мутаций выше при применении ДКС, чем при облучении ЛКС. В тройных комплексных вариантах, где завершающим фактором было лазерное излучение, частота мутаций минимальная – 0,7%. Максимальная частота мутаций – 2,5% – получена в комплексном варианте ЛКС + 0,1 моль/л K₂CO₃ + ДКС.

Максимальное разнообразие по типам мутаций отмечено при замачивании семян в раствор соли 0,01 и 1 моль/л – 5 типов. По 4 типа мутаций выделено в вариантах с сочетанием факторов ДКС + 0,1 моль/л K₂CO₃ и ЛКС + 0,1 моль/л K₂CO₃ + ДКС. В остальных вариантах выделено по 2-3 типа хлорофильных нарушений.

Наиболее часто встречалась хлорофильная мутация типа viridoxanthastriata (растения, на листьях которых чередуются продольно зелёные и жёлтые полосы). Частота этого типа мутации колебалась от 0,30 до 1,13%. С высокой частотой встречалась также мута-

ция типа viridostriata с чередующимися продольными зелёными и бледно-зелёными полосами. Данный тип мутации наблюдался в парных вариантах и в вариантах с замачиванием семян в растворе 0,01; 0,1 моль/л калийной соли. Частота мутаций viridostriata по вариантам варьировала от 0,30 до 0,62%. Редко встречались мутации типа albomarginata, viridomaculata, xanthomarginata, viridissima, частота их не превысила 0,34%.

Кроме хлорофильных мутаций на ячмене отмечались растения с другими изменёнными признаками (табл. 3). Учитывались все видимые фенотипические отличия растений, которые возможно было измерить и визуально оценить. В отличие от хлорофильных мутаций, данные изменения могут иметь большое практическое значение, т. к. могут применяться в качестве исходного материала при создании новых сортов.

Частота выделенных морфофизиологических изменений во втором поколении варьировала от 5,0 до 12,8% и во всех опытных вариантах достоверно превысила контроль. В парных вариантах, с применением факторов в разных сочетаниях, большая частота мутаций отмечена при завершающей обработке семян раствором карбоната калия. При комплексной тройной обработке семян частота мутаций несколько выше 8,4%, когда в качестве завершающей использовали лазерный красный свет.

В вариантах с различными концентрациями раствора K₂CO₃ наибольшая частота изменений наблюдалась при максимальном значении – 1 моль/л – 12,8%.

Количество выделенных типов изменений колебалось от 9 до 17, в зависимости от варианта, наибольшее разнообразие отмечено при обработке семян 0,1 моль/л K_2CO_3 . При увеличении и уменьшении концентрации раствора количество изменений оставалось на постоянном уровне – 16 типов. При облучении семян красным светом длина волны не повлияла на количество изменений – 15 типов. В парных вариантах при завершающем действии химического фактора (0,1 моль/л K_2CO_3) количество типов изменений выше, чем при обрат-

ном сочетании факторов. В комплексных вариантах более эффективным было также завершающее применение когерентного монохроматического света.

На эффективность используемого мутагенного фактора указывает не только количество, но и спектр выделенных изменений (табл. 4).

В контрольном варианте выделена одна семья с изменением формы куста. Наибольший процент морфологических изменений у растений ячменя (форма куста, длина стебля, длина и плотность колоса) получен в парных

Таблица 3

Частота морфофизиологических изменений растений ячменя в M_2

Вариант опыта	Всего семей в M_2	Частота морфофизиологических изменений в M_2		Количество типов изменений
		абс., шт.	$p \pm S_p$, %	
1	329	1	0,30±0,30	1
2	354	22	6,2±1,28***	16
3	324	29	9,0±1,59***	17
4	304	39	12,8±1,92***	16
5	341	26	7,6±1,44***	15
6	327	22	6,7±1,39***	15
7	292	25	8,6±1,64***	13
8	273	25	9,2±1,75***	15
9	300	17	5,7±1,33**	14
10	335	24	7,2±1,41***	15
11	320	16	5,0±1,22**	9
12	287	24	8,4±1,63***	15

Примечание: * – уровень вероятности $P > 0,95$, ** – уровень вероятности $P > 0,99$; *** – уровень вероятности $P > 0,999$.

Таблица 4

Спектр морфофизиологических изменений растений ячменя сорта Биос 1 во втором поколении, %

Изменения Варианты опыта	Морфологических признаков	Количественных признаков	Раннеспелость	Позднеспелость	Других физиологических признаков
1	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2	40,9	40,9	9,1	4,5	4,5
3	44,8	44,8	3,4	3,4	3,4
4	41,0	56,4	2,6	0,0	0,0
5	42,3	42,3	11,5	0,0	3,8
6	45,5	27,3	18,2	4,5	4,5
7	40,0	32,0	16,0	8,0	4,0
8	40,0	48,0	4,0	8,0	0,0
9	58,8	23,5	5,9	5,9	5,9
10	50,0	41,7	4,2	0,0	4,2
11	68,8	25,0	0,0	6,3	0,0
12	54,2	25,0	4,2	12,5	4,2

вариантах с применением ДКС и тройных вариантов. Значение показателя варьировало от 50,0 до 68,8%.

При обработке семян раствором калийной соли в концентрации 1 М наблюдался максимальный процент изменений количественных признаков (кустистость, количество колосков и зёрен в колосе, масса зерна с колоса) – 56,4%. Также высокий процент данных изменений отмечен в варианте ЛКС + 0,1 моль/л K_2CO_3 – 48%.

По признаку раннеспелости чаще встречались изменения при облучении семян красным светом: ДКС – 18,2%, ЛКС – 11,5%, а также в варианте 0,1 моль/л K_2CO_3 + ЛКС – 16,0%. Наибольший процент семей с более длинным вегетационным периодом наблюдается при схеме обработки семян ДКС + 0,1 моль/л K_2CO_3 + ЛКС – 12,5%. Других физиологических изменений, связанных с отклонением фаз развития растений, больше всего отмечено при воздействии на семена 0,1 моль/л K_2CO_3 + ДКС – 5,9%.

Для дополнительного изучения генетической активности применяемых препаратов на яровой ячмень использовали тест-систему *Waхu* (табл. 5).

Мутация по локусу *Waхu* относится к числу тех редких генетических систем у высших растений, которые, по мнению ряда авторов, могут претендовать на роль теста при изучении слабых мутагенных воздействий на живые организмы [10].

Из таблицы 5 видно, что при повышении концентрации раствора K_2CO_3 резко возраста-

ет количество пыльцевых зёрен, с изменениями в локусе *Waхu*, что подтверждает мутагенное влияние высоких доз раствора K_2CO_3 на растения.

Обработка семян K_2CO_3 совместно с облучением красным светом имеет более сильный мутагенный эффект по сравнению с применением этих факторов по отдельности. Большое влияние оказал и порядок обработки, например, при совместном воздействии 0,1 моль/л K_2CO_3 + ДКС частота встречаемости изменений *Waхu*-гена в пыльце составила 0,034 %, а при обратном сочетании – в 2 раза больше.

Таким образом, можно предположить, что при замачивании семян в раствор карбоната калия и облучении красным светом изменяется проницаемость мембран клетки, ведущая к нарушению репликации ДНК, что фенотипически проявляется в возникновении хлорофильных и морфофизиологических изменений. Для получения селекционноценного исходного материала ячменя наиболее эффективно использовать 1 моль/л раствор K_2CO_3 и парные комбинированные варианты с завершающим химическим фактором.

Раствор K_2CO_3 в концентрациях 0,01 и 1 моль/л, ЛКС, ДКС являются мутагенами «мягкого» действия, не снижающими всхожесть семян и выживаемость растений первого поколения.

Результаты опыта показывают, что применение завышенных доз калийных удобрений недопустимо на семеноводческих посевах.

Таблица 5

Частоты *Waхu*-мутаций в пыльцевых зёрнах ячменя

Варианты опыта	Число пыльцевых зёрен, шт.		Частота <i>Waхu</i> -мутаций, $p \pm S_p$, %
	Просмотрено	Мутантных	
1	106800	14	0,013±0,004
2	80200	9	0,011±0,004
3	72600	29	0,040±0,007**
4	78600	55	0,070±0,009***
5	76200	24	0,031±0,006*
6	87600	37	0,042±0,007***
7	79800	56	0,070±0,009***
8	79600	44	0,055±0,008***
9	77200	26	0,034±0,007*
10	74200	49	0,066±0,009***
11	75600	37	0,049±0,008***
12	84600	27	0,032±0,006*

Примечание: * – уровень вероятности $P > 0,95$; ** – уровень вероятности $P > 0,99$; *** – уровень вероятности $P > 0,999$.

Литература

1. Володина Г. Б. Природопользование и проблема биоразнообразия // Альманах современной науки и образования. Тамбов: Грамота, 2008. № 11. С. 35–39.
2. Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.
3. Дудин Г.П., Лысиков В.Н. Индуцированный мутагенез в селекции растений: Монография. Киров: Вятская ГСХА, 2009. 208 с.
4. Дудин Г.П. Реакция ячменя на лазерное воздействие в зависимости от состояния фитохрома // Применение СВЧ-излучений в биологии и сельском хозяйстве: Тез. Всесоюз. конф. Кишинёв. 1991. С. 84–85
5. Володин В.Г., Лисовская З.И. Радиационный мутагенез у ячменя. Минск: Наука и техника, 1979. 144 с.
6. Вольф В.Г. Статистическая обработка опытных данных. М.: Колос, 1966. 253 с.
7. Калам Ю.И., Орав Т.А. Хлорофилльная мутация. Таллин: Валгус, 1974. 59 с.
8. Основы научных исследований в агрономии / В.Ф. Моисейченко, М.Ф. Трифонова, А.Х. Заверюха, В.Е. Ещенко. М.: Колос, 1996. 336 с.
9. Емелев С.А. Экологическая оценка применения калийных удобрений на яровом ячмене сорта Биос 1 // Материалы Международной научно-практической конференции. Киров: Вятская ГСХА, 2008. С. 34–40.
10. Виленский Е.Р. Генетический индикатор загрязнителей среды – WAXY-реверсии пыльцевых зёрен ячменя линии WAXY // Генетика. 1994. Т. 30. С. 26.