

О.В. ГАЛАЄВ¹, Г.Ю. ШЕВЧУК¹,
В.В. ДУДЧЕНКО², Ю.М. СИВОЛАП¹

¹ Південний біотехнологічний центр в рослинництві НААН України,
Одеса

E-mail: genome2006@mail.ru, anni2901@mail.ru

² Інститут рису НААН України, с. Антоновка, Херсонська обл.

E-mail: rice@askad.net

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ГЕНОМУ СОРИЗУ (*SORGHUM ORYZOIDUM*)



Проведено молекулярно-генетичний аналіз генотипів сорізу (*Sorghum oryzoidum*), його батьківської форми *Sorghum bicolor* (L.) Moench (зернове сорго) та ймовірних батьків (*Sorghum sudanense* (Piper.) Stapf. (суданська трава) і *Oryza sativa* L. (рис посівний)), а також найближчих сородичів із використанням мікросателітних локусів сорго та рису. За отриманими даними розраховано генетичні дистанції та кластеризовано досліджені види. Показано, що соріз не несе фрагментів ДНК рису, але містить в своєму геномі фрагменти ДНК, які належать суданській траві. Це свідчить про те, що походження сорізу пов'язано з представниками *Sorghum sudanense*.

© О.В. ГАЛАЄВ, Г.Ю. ШЕВЧУК, В.В. ДУДЧЕНКО,
Ю.М. СИВОЛАП, 2011

Вступ. Соріз (*Sorghum oryzoidum*) – нова культура гібридного походження, що створена в кінці 80-х років минулого століття у Селекційно-генетичному інституті та Молдавському науково-дослідному інституті кукурудзи і сорго в рамках колишнього Південно-Західного селекцентру. Рослини сорізу характеризуються високою посухостійкістю, жаростійкістю, солевитривалістю, невибагливістю до ґрунту, стійкістю проти вилягання та ураження сажковими хворобами, мало ушкоджуються злаковою попелицею. Зерно світло-жовте, ендосперм скловидний. Крупа сорізу нагадує короткий шліфований рис, і це послужило приводом таким формам сорго дати умовну назву «сорго рисо-зернисте», або «соріз» [1, 2]. Походження сорізу на даний час є суперечливим. За даними Дремлюка [1], соріз отриманий шляхом складних схрещувань хлібного сорго (зернового) з дикими формами рису, тоді як згідно з Морару [2, 3] соріз отриманий шляхом ступінчастого схрещування зернового сорго з суданською травою та диким дрібнозерним сорго (*Sorghum virgatum*).

Використання молекулярних маркерів для оцінки варіабельності видів і сортів рослин дозволяє виявити генетичні взаємовідносини між ними та уточнити систематику родів рослин, що включають види найважливіших сільськогосподарських культур [4]. У цьому плані ДНК-технології та маркери, що генеруються в результаті полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР), можуть виявитися важливим допоміжним інструментом при з'ясуванні походження сорізу.

Для оцінки генетичних взаємовідносин між видами особлива увага надається мікросателітам, або SSR (simple sequenced repeat). Мікросателітні (МС) послідовності (монолокусні, поліалельні, кодомінантні, гіперваріабельні), розподілені по всьому геному рослин, використовуються як генетичні маркери для аналізу аельного стану локусів у близьких видів рослин, в тому числі сорго [5], рису [6, 7], кукурудзи, пшениці [4] та ін. За допомогою молекулярних маркерів можливо уточнити походження сорту [8].

Мета даної роботи полягає у молекулярно-генетичній характеристиці генотипів *Sorghum oryzoidum* (соріз), *Sorghum bicolor* (зернове сорго), *Sorghum saccharatum* (цукрове сорго), *Sorghum technicus* (віникове сорго) та визначенні походження сорізу шляхом порівняння його генетичних взаємовідносин

з *Sorghum sudanense* (суданська трава) і *Oryza sativa* (рис посівний).

Матеріали і методи. Матеріалом дослідження слугували зернове сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench, лінія K35-Є5), цукрове сорго (*Sorghum saccharatum* (L.) Pers., лінія Одеська 1820), віникове сорго (*Sorghum technicum* (Koern) Roshev., лінія 2806 Буджак), суданська трава (*Sorghum sudanense* (Piper.) Stapf., лінія Суданка 1), соріз (*Sorghum oryzoidum*, сорт Одеська 302 та лінія 4005 Буджак), чотири сорти рису Інституту рису НААН України (*Oryza sativa* L., Пам'яті Гічкана, Преміум, Дебют та Віконт), по одному представнику кукурудзи (*Zea mays* L., лінія ГК-26) та пшениці (*Triticum aestivum* L., сорт Одеська напівкарликова).

ДНК виділяли згідно з протоколом із використанням протеїнази К [9]. ПЛР здійснювали в ампліфікаторі «Терцик» («ДНК-технологія», РФ). Реакційна суміш об'ємом 20 мкл містила буфер (25 мМ КСl; 40 мМ Трис-НСl рН 8,4; 15 мМ MgCl₂; 0,01 % Твін-20; 20 % сахарози); по 0,2 мМ кожного dATP, dCTP, dTTP, dGTP; 0,25 мкМ праймера; 20 нг ДНК; 1 од. ДНК-полімерази Таq. Поверх реакційного розчину нашаровували 20 мкл мінеральної олії. Умови реакції: 35 циклів денатурація 94 °С, 2 хв (початкова), далі 30 с; відпалювання – 53, 55, 60, 63 °С (в залежності від праймерів) протягом 30 с; синтез 72 °С, 1 хв, заключна елонгація 4 хв при 72 °С. Молекулярно-генетичний аналіз проводили за допомогою ПЛР з 20 парами праймерів до МС локусів рису та 10 парами праймерів до МС локусів сорго, які за літературними даними характеризуються високою розподільною здатністю [10, 11]. Продукти ампліфікації (аліквоти ПЛР-суміші по 10 мкл) фракціонували у 10%-ному поліакриламідному гелі у 1 × TBE при постійній напрузі 500 В і температурі 60 °С 2–3 год залежно від довжини фрагментів ампліфікації в апараті для вертикального гель-електрофорезу «Hoefler Scientific Instruments» (США). Візуалізацію продуктів електрофоретичного розподілу проводили імпрегнаванням гелів нитратом срібла. Відеозображення і розміри ампліфікованих фрагментів отримували за допомогою відеосистеми «Image-Master VDS» («AmershamPharmaciaBiotech», США) згідно з інструкцією користувача устаткування. Калібровку молекулярної маси отри-

маних ампліконів здійснювали з використанням стандарта pUC 19/MspI.

Генетичні дистанції за даними електрофоретичного розподілу продуктів ампліфікації встановлювали за допомогою комп'ютерної програми «TREES» [12] з використанням алгоритму Нея і Лі [13]. Кластерний аналіз генетичних дистанцій здійснювали незваженим парно-груповим методом з арифметичним усередненням – UPGMA.

Результати досліджень та їхнє обговорення.

Існує два припущення щодо походження сорізу: 1) шляхом складних схрещувань хлібного сорго (зернового) з дикими формами рису [1]; 2) шляхом ступінчастого схрещування зернового сорго з суданською травою та диким дрібнозерним сорго (*Sorghum virgatum*) [2, 3]. В зв'язку з цим провели молекулярно-генетичний аналіз генотипів сорізу, його ймовірних батьків та найближчих родичів за допомогою ПЛР з парами праймерів до МС локусів сорго та рису.

ПЛР-аналіз МС локусів сорго. При ампліфікації десяти МС локусів сорго отримали спектри ДНК двох зразків сорізу (сорт Одеська 302, лінія 4005 Буджак), чотирьох ліній сорго (K35-Є5, Одеська 1820, 2806 Буджак, Суданка 1), чотирьох сортів рису (Пам'яті Гічкана, Преміум, Дебют, Віконт), сорту м'якої пшениці Одеська напівкарликова. ПЛР-аналіз з двома парами праймерів до МС локусів сорго Sb6-36 та Sb6-84 виявив продукти ампліфікації (амплікони) у чотирьох сортів рису, при цьому довжина цих продуктів збігалась з довжиною продуктів, що ампліфікувались у зразках сорго. Не отримано продуктів ампліфікації в ДНК зразку кукурудзи при використанні пар праймерів до МС локусів сорго, тоді як при використанні пари праймерів до МС локусу Sb4-121 виявили амплікон у зразку м'якої пшениці. Кількість алелів на локус варіювала від двох до чотирьох. В цілому ідентифіковано 32 алеля (таблиця).

За даними ПЛР-аналізу МС локусів сорго проведено розрахунок генетичних дистанцій та кластеризацію досліджених видів. Значення генетичних дистанцій варіювали від 0 до 0,784. Дендрограма об'єднує зразки, що належать до двох родів – *Sorghum* L. та *Oryza* L. (рисунок, а). На дендрограмі зразки розподілились на два кластери, в один із яких увійшли зразки сорго і сорізу, в другий – зразки рису.

Алельна характеристика досліджуваних МС локусів сорго та рису

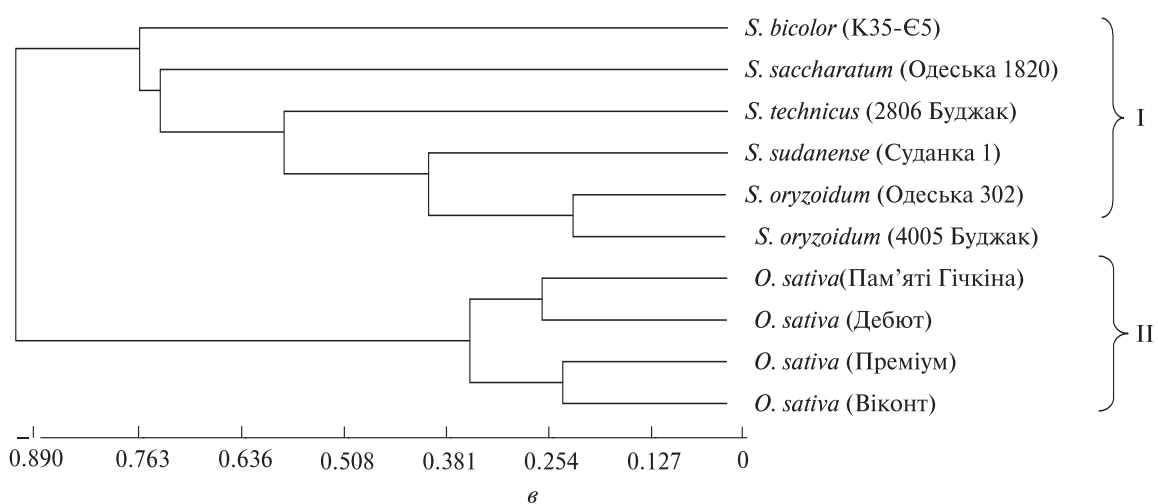
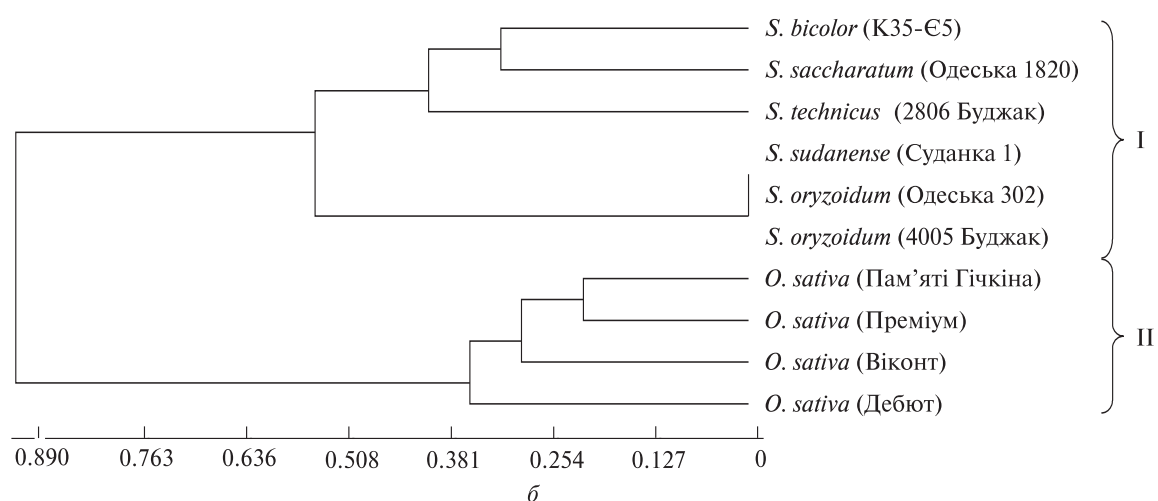
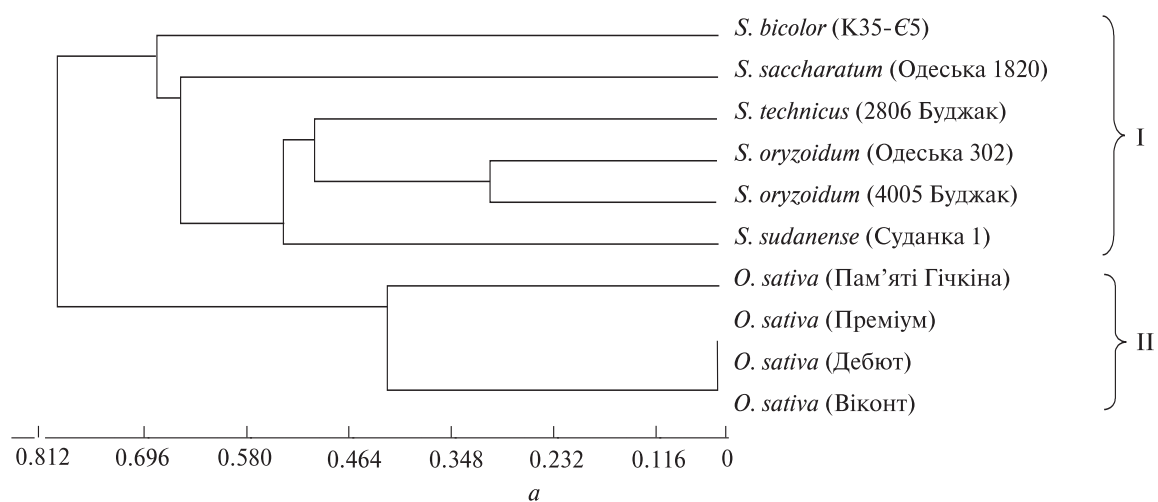
Маркер (хромосомна локалізація)	Кількість алелів	Сорго				Суданська трава (Суданка 1)	Соріз		Рис				Кукурудза (ГК-26)	Пшениця (Одеська напів- карликівка)
		Зернове (К35-Є5)	Цукрове (Одеська 1820)	Віникове (2806 Буд- жак)	Одеська 302		4005 Буд- жак	Пам'яті Гічкіна	Преміум	Дебют	Віконт			
Довжина алеля, п.н.														
OSR13 (3)	1	null	null	null	null	null	null	100	100	100	100	null	null	
RM1 (1)	3	null	null	null	null	null	null	97	91	97	94	97	97	
RM19 (12)	2	null	null	null	null	null	null	213	213	213	213	217	213	
RM20 (11)	3	null	null	null	null	null	null	204	204	201	201	null	165	
RM21 (11)	2	null	null	null	null	null	null	143	130	143	130	null	null	
RM105 (9)	2	106	106	106	106	106	106	111	111	111	111	null	null	
RM125 (7)	2	null	null	105	105	105	105	114	114	114	114	105	105	
RM161 (5)	2	null	null	null	null	null	null	172	172	170	172	null	null	
RM222 (10)	1	null	null	null	null	null	null	184	184	184	null	null	null	
RM259 (1)	3	null	null	null	140	140	140	159	159	164	159	null	null	
RM283 (1)	2	null	null	null	null	null	null	155	157	155	155	null	null	
RM307 (4)	2	null	null	null	null	null	null	133	130	133	130	null	null	
RM338 (3)	2	null	null	null	174	174	174	164	164	164	164	null	null	
RM408 (8)	1	null	null	null	null	null	null	128	128	128	128	null	null	
RM452 (2)	1	212	null	null	212	212	212	212	212	212	212	212	212	
RM455 (7)	2	null	null	null	null	null	null	132	132	132	132	130	null	
RM489 (3)	1	null	null	null	269	269	269	269	269	269	269	null	null	
RM495 (1)	1	null	null	null	null	null	null	160	160	160	160	null	null	
RM510 (6)	2	null	null	null	null	null	null	119	121	121	121	null	null	
RM552 (11)	3	null	null	null	215	215	215	215	215	222	208	null	215	
Sb4-15 (7)	2	158	158	161	161	161	161	null	null	null	null	null	null	
Sb6-36 (3)	2	169	169	169	163	169	169	163	169	169	169	null	null	
Sb6-342 (6)	3	271	268	265	271	271	271	null	null	null	null	null	null	
Sb4-32 (7)	4	195	201	207	201	195	204	null	null	null	null	null	null	
Sb6-57 (3)	4	293	302	299	293	290	290	null	null	null	null	null	null	
Sb6-84 (9)	3	180	177	189	189	177	177	180	180	180	180	null	null	
Xtxp18 (8)	4	128	140	134	137	128	134	null	null	null	null	null	null	
Xtxp250 (8)	3	409	415	415	421	409	409	null	null	null	null	null	null	
Xtxp400 (8)	3	338	450	450	450	459	450	null	null	null	null	null	null	
Sb4-121 (4)	4	203	197	185	185	185	185	null	null	null	null	null	220	

Примітка. null – відсутність продукту ампліфікації.

Кластеризація зразків сорізу відносно видів сорго відповідає даним, отриманим за допомогою ПЛР-аналізу з використанням дев'яти пар праймерів МС локусів сорго [14] та десяти довільних праймерів [15]. На основі ПЛР-аналізу з використанням тільки пари праймерів до МС локусів сорго можна зробити висновок, що соріз не несе фрагментів ДНК, отриманих внаслідок віддаленої гібридизації.

ПЛР-аналіз МС локусів рису. При ампліфікації 20 МС локусів рису отримано ДНК спектри

досліджуваних зразків. Число алелів на локус варіювало від одного до трьох. В цілому ідентифіковано 40 алелів (таблиця). ПЛР з сьома парами праймерів до МС локусів рису (RM105, RM125, RM259, RM338, RM452, RM489 та RM552) дозволила виявити продукти ампліфікації у двох зразках сорізу і деяких видах роду *Sorghum*. Цікаво, що зразки лінії Суданка 1 та сорізу (сорт Одеська 302, лінія 4005 Буджак) мають однакові продукти ампліфікації за МС локусами RM259 та RM338, 140 та 174 п.н. від-



Дендрограми кластерного аналізу UPGMA на основі даних SSR–ПЛР-аналізу МС локусів: *a* – сорго, *б* – генетичні дистанції рису, *в* – сорго та рису

повідно, які відсутні в досліджених зразках рису. Це може свідчити про те, що сорізу, отриманий внаслідок віддаленої гібридизації, несе фрагменти ДНК *Sorghum sudanense*. ПЛР з п'ятьма парами праймерів до МС локусів рису продукувала амплікони у зразку *Zea mays* L. і шість пар праймерів у зразку *Triticum aestivum* L.

За даними ПЛР-аналізу МС локусів рису проведено розрахунок генетичних дистанцій та кластеризацію досліджених видів. Значення генетичних дистанцій варіювали від 0 до 0,990. На дендрограмі зразки розподілились на два кластери (рисунок, б). В перший кластер увійшли зразки сорго і сорізу, в другий – представники роду *Oryza*. Звертає на себе увагу відсутність диференціації між зразками *Sorghum sudanense* лінії Суданка 1 та *Sorghum oryzoidum*, сорту Одеська 302 та лінії 4005 Буджак.

На основі ПЛР-аналізу з використанням пар праймерів до МС локусів рису можна зробити висновок, що сорізу містить в своєму геномі фрагменти ДНК, які належать суданській траві. Це свідчить про те, що походження сорізу пов'язано з представниками *Sorghum sudanense*.

Кластеризація досліджених видів за сумарними даними ПЛР-аналізу. За сумарними даними ПЛР-аналізу МС локусів сорго та рису проведено розрахунок генетичних дистанцій та кластеризацію досліджених видів. Значення генетичних дистанцій варіювали від 0,226 до 0,994. На дендрограмі зразки представлені двома кластерами (рисунок, в). Перший кластер містить представників роду *Sorghum*, при цьому найближче до представників сорізу на дендрограмі знаходиться зразок *S. sudanense* лінії Суданка 1. Другий кластер складається із зразків рису.

На основі молекулярно-генетичного аналізу із використанням пар праймерів до МС локусів сорго та рису показано, що сорізу не несе фрагментів ДНК рису, але містить в своєму геномі фрагменти ДНК, що належать *Sorghum sudanense* та *Sorghum bicolor*. Таким чином, можна зробити висновок, що походження сорізу пов'язано з представниками суданської трави (*S. sudanense*) і зернового сорго (*S. bicolor*).

Порівняльний молекулярно-генетичний аналіз геномів Sorghum і Oryza. Геноми сорго і рису мають високий ступінь макроколінеарності, однак геном *S. bicolor* (818 Mbp), який в два рази більше, ніж геном *O. sativa* (389 Mbp), розподі-

лений серед 10 хромосом, а геном *O. sativa* – серед 12 хромосом [16]. Різниця у кількості хромосом сорго та рису пояснюється злиттям хромосом, яке відбулося до диференціації сорго, кукурудзи і *Pennisetum* [17–19], проте різниця в розмірі геномів *S. bicolor* та *O. sativa* пов'язана з диференціальним накопиченням повторюваних послідовностей в сорго. Порівнянням розміру, архітектури та щільності генів хромосом рису і сорго ідентифіковано і показано гомеологічність восьми пар хромосом сорго та рису (хромосома *S. bicolor* (SBI) 03 гомеологічна хромосомі *O. sativa* (Os) 01, SBI-04: Os-02, SBI-05: Os-11, SBI-06: Os-04, SBI-07: Os-08, SBI-08: Os-12, SBI-09: Os-05, SBI-10: Os-06). Також виявлено, що хромосоми сорго 1 і 2 представляють собою злиття ДНК хромосом рису 3 і 10, 7 і 9 відповідно [17, 18]. Зміст та порядок генів, як правило, зберігається серед злаків [20], які є «однією генетичною системою» [21]. Виходячи з того, що аналіз послідовності SSR локусів декількох видів злаків показав високу гомологію в їхніх фланкуючих регіонах [22], пари праймерів до МС локусів, розроблені для одного виду, можуть бути використані для ампліфікації SSR у споріднених видах злаків [23–25]. Так, Ramu et al. [26], використовуючи 2000 ESTs (expressed sequence tags) в геномі сорго, які містять SSR мотиви, для пошуку аналогічних послідовностей в базі даних геному рису виявили 600 EST-SSR сорго, гомологічних послідовностям геному рису. Пари праймерів, що фланкують SSR послідовності цих 600 EST, розроблено для виявлення сінтенії регіонів геному рису та сорго.

В нашому дослідженні при використанні 10 пар праймерів до МС локусів сорго виявили продукти ампліфікації у чотирьох сортів рису за локусами Sb6–36 та Sb6–84, які локалізовані на 3-й (гомеологічна хромосомі 1 *O. sativa* (Os)) і 9-й (гомеологічна Os-05) хромосомах *S. bicolor* відповідно. При цьому довжина цих продуктів ампліфікації збігалась з довжиною ампліконів у зразках сорго. За умов проведення ПЛР з 20 парами праймерів до МС локусів рису сім давали продукти ампліфікації у зразків сорго, з них RM259 локалізовано на хромосомі 1 рису (гомеологічна хромосомі 3 *S. bicolor* (SBI)), RM452 – на хромосомі 2 рису (гомеологічна SBI-04), RM338 та RM489 – на хромосомі 3 рису (гомеологічна SBI-01), RM125 –

на хромосомі 7 та RM105 — на хромосомі 9 рису (гомеологічні SBI-02), RM552 — на хромосомі 11 рису (гомеологічна SBI-05). Показано, що 20 % МС локусів сорго дають продукти ампліфікації у *O. sativa*, тоді як 35 % МС локусів рису ампліфікуються у *S. sudanense*, 10 % — у *S. technicum* та *S. bicolor*, 5 % — у *S. saccharatum*. Це може свідчити про консервативність фланкуючих ділянок фрагментів ампліфікації, що містять мікросателітний мотив, в геномі рису. Даний факт підтверджується тим, що 30 % МС локусів *O. sativa* ампліфікуються у *T. aestivum*, 25 % — у *Z. mays*, тоді як при використанні пар праймерів до МС локусів сорго 10 % ампліфікуються у *T. aestivum* і не виявлено продуктів ампліфікації у *Z. mays*.

Висновки. За допомогою ПЛР-аналізу з використанням пар праймерів до МС локусів сорго та рису показано, що соріз (*Sorghum oryzoidum*) не несе фрагментів ДНК рису, але містить в своєму геномі фрагменти ДНК, що належать *Sorghum sudanense* та *Sorghum bicolor*. Це свідчить про те, що походження сорізу пов'язано з представниками *S. sudanense* і зернового сорго (*S. bicolor*).

A.V.Galaev, A.Yu. Shevchuk,
V.V. Dudchenko, Yu.M. Sivolap

MOLECULAR GENETIC
ANALYSIS OF SORIZ GENOME
(SORGHUM ORYZOIDUM)

Molecular-genetic analysis of soriz genotypes (*Sorghum oryzoidum*), its paternal form *Sorghum bicolor* (L.) Moench (grain sorghum), possible parents (*Sorghum sudanense* (Piper.) Stapf. (Sudan grass) and *Oryza sativa* L. (rice planting)) and the nearest relatives has been carried out using microsatellite (MS) loci of sorghum and rice. Based on these data genetic distances have been calculated. It was shown that soriz do not bear DNA fragments of rice, but contains in its genome DNA fragments belonging to the Sudanese grass indicating that the origin of soriz is associated with *Sorghum sudanense*.

A.V. Galaev, A.Yu. Shevchuk,
V.V. Dudchenko, Yu.M. Sivolap

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ
АНАЛИЗ ГЕНОМА СОРИЗА
(SORGHUM ORYZOIDUM)

Проведен молекулярно-генетический анализ генотипов сориза (*Sorghum oryzoidum*), его отцовской формы *Sorghum bicolor* (L.) Moench (зерновое сорго), воз-

можных родителей (*Sorghum sudanense* (Piper.) Stapf. (суданская трава) и *Oryza sativa* L. (рис посевной)) и ближайших сородичей с использованием микросателлитных локусов сорго и риса. На основании полученных данных рассчитаны генетические дистанции и кластеризованы исследуемые виды. Показано, что сориз не несет фрагменты ДНК риса, но содержит в своем геноме фрагменты ДНК, принадлежащие суданской траве. Это свидетельствует о том, что происхождение сориза связано с представителями *Sorghum sudanense*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Дремлюк Г.К. Сорго на изломе эпох. Приемы и методы селекции. — Одесса : СГИ — НЦСС, 2008. — 243 с.
2. Морару Г.А. Знакомьтесь — сориз // Кукуруза и сорго. — 1989. — № 2. — С. 17–25.
3. Архипенко М.А., Морару Г.А., Чеботарь А.С. Морфобиологические и антропоэкологические особенности растения гибридного происхождения сориз с *Sorghum herbaceum* (Jacusev) *oryzoidum* // Ботанические исследования. Эмбриология и анатомия растений. — Кишинев : Штиинца, 1988. — Вып. 4. — С. 24–28.
4. Сиволап Ю.М., Волкодав В.В., Бальвінська М.С., Кожухова Н.Е., Солоденко А.Є., Чеботар С.В. Идентификация и реестрация генотипов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), ячменю (*Hordeum vulgare* L.), кукурузы (*Zea mays* L.), сояшника (*Helianthus annuus* L.) за допомогою аналізу мікросателітних локусів : Метод. рекомендації. — Одеса, 2004. — 14 с.
5. Wu Y.Q., Huang Y. An SSR genetic map of *Sorghum bicolor* (L.) Moench and its comparison to a published genetic map // Genome. — 2006. — **50**, № 1. — P. 84–89.
6. Xu Y., Beachell H., McCouch S.R. A marker-based approach to broadening the genetic base of rice in USA // Crop Sci. — 2004. — **44**, № 6. — P. 1947–1959.
7. Jeung J.U., Hwang H.G., Moon H.P., Jena K.K. Fingerprinting temperate japonica and tropical indica rice genotypes by comparative analysis of DNA markers // Euphytica. — 2005. — **146**, № 3. — P. 239–251.
8. Сиволап Ю.М., Галаев А.В., Нестерец В.Г. Дифференциация и идентификация сортов пшеницы и тритикале при помощи ДНК-типирования // Вісн. Укр. т-ва генетиків і селекціонерів. — 2004. — **2**, № 1. — С. 3–15.
9. Использование ПЦР-анализа в генетико-селекционных исследованиях : Науч.-метод. руководство. — К.: Аграр. наука, 1998. — 156 с.
10. <http://www.gramene.org/markers>
11. Шевчук А.Ю., Кожухова Н.Э., Сиволап Ю.М. Молекулярно-генетический анализ форм сорго, воз-

- льваемых в Украине // Цитология и генетика. — 2009. — **43**, № 2. — С. 47–53.
12. Календарь Р.Н. Компьютерная программа для построения эволюционных деревьев на основе электрофореграмм ДНК и белков // Молекулярно-генетические маркеры и селекция растений : Материалы конф. (10–13 мая 1994 г.). — Киев, 1994. — С. 25–26.
 13. Nei M., Li W.-H. Mathematical model for studying genetics variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1979. — **76**, № 10. — P. 5269–5273.
 14. Шевчук Г., Кожухова Н., Сиволап Ю. Молекулярно-генетический анализ форм сорго за микросателітними локусами // Зб. тез IV Міжнар. наук. конф. студентів і аспірантів (7–10 квіт. 2008 р.) — Львів, 2008. — С. 368.
 15. Шевчук Г.Ю., Кожухова Н.Е., Сиволап Ю.М. ДНК-технології в дослідженні геному сорго // Вісн. ОНУ. — 2010. — **15**, вип. 6. — С. 59–61.
 16. Price H.J., Dillon S.L., Hodnett G., Rooney W.L., Ross L. et al. Genome evolution in the genus *Sorghum* (Poaceae) // Ann. Bot. — 2005. — **95**, № 1. — P. 219–227.
 17. Wilson W.A., Harrington S.E., Woodman W.L., Lee M., Sorrells M.E. et al. Inferences on the genome structure of progenitor maize through comparative analysis of rice, maize and the domesticated panicoids // Genetics. — 1999. — **153**, № 1. — P. 453–473.
 18. Kellogg E.A. Evolutionary history of the grasses // Plant Physiol. — 2001. — **125**, № 3. — P. 1198–1205.
 19. Klein P.E., Klein R.R., Vrebalov J., Mullet J.E. Sequence-based alignment of sorghum chromosome 3 and rice chromosome 1 reveals extensive conservation of gene order and one major chromosomal rearrangement // Plant J. — 2003. — **34**, № 5. — P. 605–621.
 20. Gale M.D., Devos K.M. Comparative genetics in the grasses // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1998. — **95**, № 5. — P. 1971–1974.
 21. Bennetzen J.L., Freeling M. Grasses as a single genetic system: genome composition, colinearity and compatibility // Trends Genet. — 1993. — **9**, № 8. — P. 259–261.
 22. Saha M.C., Cooper J.D., Mian M.A.R., Chekhovskiy K., May G.D. Tall fescue genomic SSR markers: development and transferability across multiple grass species // Theor. and Appl. Genet. — 2006. — **113**, № 8. — P. 1449–1458.
 23. Dirlewanger E., Cosson P., Tavaud M., Aranzana M.J., Poizat C. et al. Development of microsatellite markers in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] and their use in genetic diversity analysis in peach and sweet cherry (*Prunus avium* L.) // Theor. and Appl. Genet. — 2002. — **105**, № 1. — P. 127–138.
 24. Kuleung C., Baenziger P.S., Dweikat I. Transferability of SSR markers among wheat, rye, and triticale // Theor. and Appl. Genet. — 2004. — **108**, № 6. — P. 1147–1150.
 25. Zeid M., Yu J.K., Goldowitz I., Denton M.E., Costich D.E. et al. Cross-amplification of EST-derived markers among 16 grass species // Field Crops Res. — 2010. — **118**, № 1. — P. 28–35.
 26. Ramu P., Kassahun B., Senthilvel S., Kumar C.A., Jayashree B. et al. Exploiting rice–sorghum synteny for targeted development of EST-SSRs to enrich the sorghum genetic linkage map // Theor. and Appl. Genet. — 2009. — **119**, № 7. — P. 1193–1204.

Надійшла 30.07.10