

И.В. СЕМЕНЮК<sup>1</sup>, С.В. ЧЕБОТАРЬ<sup>1</sup>,  
А.И. РЫБАЛКА<sup>2</sup>, Ю.М. СИВОЛАП<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Южный биотехнологический центр в растениеводстве  
НААН Украины, Одесса  
E-mail: ivpetrova-15@mail.ru

<sup>2</sup> Селекционно-генетический институт – Национальный центр  
семеноведения и сортоизучения, Одесса

## МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕЛЕКЦИОННЫХ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ С КРАХМАЛОМ АМИЛОПЕКТИНОВОГО ТИПА



*Использование ПЦР-анализа с праймерами к Wx-локусам генома T. aestivum L. позволило провести контролируемый отбор генотипов с нуль-аллелями Wx-генов при создании форм мягкой пшеницы с крахмалом амилопектинового типа. Микросателлитный анализ отобранных индивидуальных растений, являющихся носителями трех нуль-аллелей по Wx-генам (Wx-A1b, Wx-B1b, Wx-D1b), и кластерный анализ (UPGMA) позволили в совокупности выделить четыре генотипа, наиболее близкородственных материнской форме – сорту Куяльник.*

© И.В. СЕМЕНЮК, С.В. ЧЕБОТАРЬ, А.И. РЫБАЛКА,  
Ю.М. СИВОЛАП, 2011

**Введение.** Селекция озимой мягкой пшеницы с определенными технологическими качествами зерна – одно из важных направлений селекционной работы. Особое внимание уделяется контролю генов запасных белков, влияющих на хлебопекарные показатели, и генов, кодирующих синтез амилозы в крахмале.

Главным энергетическим компонентом зерна пшеницы является полисахарид крахмал. Его содержание в эндосперме колеблется от 60 до 80 %. Этот полисахарид у большинства высших растений состоит из крахмальных гранул, которые представлены двумя типами гомополимеров D-глюкозы – амилозой (20–30 %) и амилопектином (70–80 %).

Пшеничный крахмал – не только основной компонент рациона человека, но и важнейшее сырье для пищевой, фармацевтической и технической промышленности. Для обеспечения производств пищевой промышленности крахмалом с высокими технологическими качествами до недавнего времени использовали химическую модификацию и ферментативную обработку сырья [1]. Альтернативой упомянутым способам является создание сортов пшеницы с генетически обусловленным перераспределением соотношения амилозы и амилопектина в крахмале [2].

Крахмал амилопектинового типа отличается низкой температурой клейстеризации (80 °C), прозрачностью, повышенной вязкостью клейстеров, хорошо расщепляется амилолитическими ферментами, благодаря чему быстро усваивается [3]. Такие свойства обеспечивают широкие возможности использования пшеничного крахмала амилопектинового типа в качестве загустителя, эмульгатора, ценного компонента продуктов детского и диетического питания. Крахмал с «нулевым содержанием» амилозы рассматривается как структурообразующий компонент, не содержащий белки, при производстве продуктов питания для людей, которые страдают нарушением обмена аминокислот [4].

В синтезе амилозы ключевую роль играет, связанная с крахмальными гранулами синтаза *GBSSI*. Этот фермент, часто называемый Wx-протеином, кодируется генами под названием *Wx* (*Wx*). У пшеницы гены представлены в виде набора гомеоаллелей, для которых установлена хромосомная локализация: *Wx-A1* (7AS), *Wx-B1* (4AL), *Wx-D1* (7DS) [5]. Каждый локус

имеет множество аллелей, включая нефункциональные нуль-аллели, блокирующие синтез амилозы. Наличие трех нефункциональных аллелей приводит к полной элиминации *GBSSI*, блокированию синтеза амилозы и формированию крахмала амилопектинового типа [6].

В наших исследованиях с помощью метода спектрофотометрической оценки содержания амилозы показано, что у селекционных линий мягкой пшеницы с тремя нуль-аллелями *Wx*-генов средние величины абсорбции амилозы в зависимости от длины волны варьировали от 0,03 до 0,070 единиц абсорбции, в то время как в норме этот показатель составляет 0,18–0,23 [7].

Как упоминалось, сорта мягкой пшеницы с крахмалом амилопектинового типа имеют перспективу для практического внедрения в пищевую промышленность в качестве сырья специальной группы. С 2000 г. в СГИ – НЦСС развернута селекционная программа по созданию сортов пшеницы с частично или полностью блокированным синтезом амилозы в крахмале на основе генотипов отечественных сортов с привлечением *Wx*-линий зарубежной селекции.

Целью настоящей работы была разработка технологии маркерного отбора *Wx*-генов в процессе создания сортов и линий мягкой пшеницы, а также микросателлитный анализ генотипов с нуль-аллелями *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* генов, отобранных из расщепляющейся популяции  $F_5$  (Куяльник  $\times$  *Wx-12*), для выявления растений, максимально генетически подобных исходной материнской форме – сорту Куяльник.

Работа состояла из двух этапов: 1) молекулярно-генетический анализ селекционной популяции  $F_5$  (Куяльник  $\times$  *Wx-12*) для отбора генотипов с нуль-аллелями *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* генов; 2) микросателлитный анализ отобранных генотипов.

**Материалы и методы.** Генетическим материалом служили расщепляющиеся популяции  $F_3$  (43 семьи),  $F_5$  (96 семей), полученные от скрещивания сорта Куяльник с линией *Wx-12* (99ID524). Сорт Куяльник, созданный в лаборатории селекции интенсивных сортов пшеницы СГИ – НЦСС С.Ф. Лыфенко и соавторами путем сложной ступенчатой гибридизации, с 2003 г. представлен в Государственном реестре сортов растений Украины. Сорт Куяль-

ник был привлечен для создания отечественных сортов пшеницы с низким содержанием амилозы и использован в скрещиваниях как материнский генотип, так как обладает хорошими показателями зимостойкости и засухоустойчивости, а также высокой устойчивостью к грибковым заболеваниям. По качеству зерна Куяльник можно отнести к группе сверхсильной пшеницы (массовая доля клейковины в зерне от 30,2–31,1 % и более). Сорт обладает хорошими хлебопекарными свойствами: сила муки 460–510 е.а., объем хлеба 1400 см<sup>3</sup>, общая оценка хлеба 5,0 баллов, содержание белка 13,0–13,7 %, выход муки 76 %. Линия *Wx-12* (99ID524) (USDA–ARS, National Small Grains Collection, Aberdeen, USA) с нуль-аллелями генов *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1*, использованная в скрещивании как отцовская форма, создана в 1998 г. Р. Грейбошем (University of Nebraska, Lincoln, USA).

Выделение ДНК из фрагментов листьев проводили согласно стандартной методике с помощью лизирующего буфера следующего состава: 1,4 М NaCl, 20 мМ Na<sub>3</sub>ЭДТА, 100 мМ трис-HCl pH 8,0 при 25 °С, 2 % СТАВ. Депротеинизацию осуществляли смесью хлороформ : изоамиловый спирт (24:1). ДНК растворяли до концентрации 20 нг/мкл для использования в ПЦР.

С целью отбора селекционных линий с нуль-аллелями *Wx*-генов проводили амплификацию ДНК с праймерами, позволяющими детектировать аллели *Wx-A1b*, *Wx-B1b*, *Wx-D1b* (табл. 1).

Реакционная смесь для проведения ПЦР с праймерами к локусам *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* объемом 20 мкл содержала 40 нг ДНК, 1,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 10 пмоль каждого праймера, по 0,2 мМ dATP, dCTP, dTTP, dGTP, 2 мкл 10 $\times$ ПЦР буфера и 1 ед. Taq-полимеразы.

Для отбора из популяции  $F_5$  (Куяльник  $\times$  линия *Wx-12*) селекционных линий, максимально генетически подобных исходной материнской форме – Куяльник, применяли микросателлитный анализ с праймерами к локусам *Xgwm18* (1B), *Xgwm382* (2A), *Xgwm261* (2D), *Xgwm155* (3A), *Xgwm389* (3B), *Xgwm186* (5A), *Xgwm179* (5A), *Xgwm156* (5A), *Xgwm304* (5A), *Xgwm595* (5A), *Xgwm408* (5B), *Xgwm499* (5B), *Xgwm443* (5B), *Xgwm190* (5D), *Xgwm577* (7B),

*Xgwm437* (7D). ПЦР выполняли согласно рекомендациям [9].

Продукты амплификации ДНК исследованных форм с праймерами фракционировали в 10%-ном денатурирующем полиакриламидном геле (10%-ный акриламид, 10 × TBE, 8 М мочевины) размером 20 × 20 см и толщиной 0,75 мм в 1 × TBE-буфере.

После электрофоретического разделения в полиакриламидных гелях продукты амплификации окрашивали AgNO<sub>3</sub> согласно рекомендациям Silver sequence TMDNA sequencing Sistem Technical Manual (Promega) [10].

При генетическом анализе для оценки соответствия фактического расщепления теоретически ожидаемому определяли значение отклонения. Для статистической оценки отклонения применяли метод  $\chi^2$  [11].

На основе результатов микросателлитного анализа селекционных линий была составлена матрица данных, где наличие фрагмента амплификации, характерного для сорта Куяльник, обозначали как 1, для Wx-линии – 0. Для расчета генетических дистанций по данным полиморфизма продуктов амплификации SSR-локусов использовали алгоритм Нея и Ли [12]. Кластерный анализ генетических дистанций осуществляли методом UPGMA [13]. Для построения дендрограммы использовали программу «TREES» [14].

**Результаты исследований и их обсуждение.** Анализ продуктов амплификации в расщепля-

ющейся популяции F<sub>5</sub> 96 семей (288 индивидуальных растений) по локусу *Wx-A1* позволил выявить фрагменты амплификации размером 389:389 п.н. (гомозигота) у 117 растений. Фрагменты амплификации размером 370:370 п.н. (гомозигота) 154 индивидуальных растения и 17 растений с аллелями 370:389 п.н. (гетерозигота). Теоретически ожидаемое отношение расщепления 15:2:15. Соответствие фактически наблюдаемых классов расщепления теоретически ожидаемым по локусу *Wx-A1* в исследуемой популяции было оценено с помощью критерия  $\chi^2 = 5,05$ , (0,20 > P > 0,05).

При тестировании описанной популяции по локусу *Wx-D1* выявлены 123 гомозиготных растения (размер фрагментов амплификации 775:775 п.н.), 147 гомозигот (280:280 п.н.), 16 гетерозигот (280:775 п.н.). При оценке отклонения с помощью критерия  $\chi^2$  получили следующие данные:  $\chi^2 = 2,352$  (0,50 > P > 0,20).

При анализе продуктов амплификации ДНК с парой праймеров WMC262 выявлено 158 растений (гомозиготных, размер фрагментов амплификации 170:170 п.н.) и 111 растений с аллелями 210:210 п.н. (гомозигота), а также 19 гетерозиготных растений по упомянутому локусу (170:210 п.н.). При сопоставлении теоретически ожидаемых и фактических данных по локусу *Wx-B1* в расщепляющейся популяции F<sub>5</sub> получили  $\chi^2 = 7,65$  (0,05 > P > 0,01). Это свидетельствует о том, что расщепление 158:19:111 не соответствует теоре-

Таблица 1

Пары праймеров для детекции нефункциональных аллелей *Wx*-генов

Праймер	Локус	Последовательность праймеров (5'–3')	Оптимальная t отжига	Размер детектируемых фрагментов, п.н.		Источник литературы
				Дикий тип (a-аллель)	Wx-тип (b-аллель)	
AFC	<i>Wx-A1</i>	tcgtgttcgtcgccgccgagatgg	65	389	370	[6]
AR2	(7AS)	ccgcgctgtagcagtggaagtacc				
Wx98F1	<i>Wx-B1</i>	tcctcctccttctgccaattcc	55	308	–	[8]
Wx98R1	(4AL)	tcaccaccttctcacgtcg				
WMC262L	<i>Wx-B1</i>	gctttaacaagatccaagtggcat	60	170	210	[8]
WMC262R	(4AL)	gtaaacatccaacaagtccaagg				
WxD1b1F	<i>Wx-D1</i>	acaggatctcctctggaag	55	775	280	[8]
WxD1b1R	(7DS)	gcaaggaaaatagtgaagc				

Примечание. «–» отсутствие фрагмента амплификации (нуль-аллель).

тически ожидаемому расщеплению 15:2:15. Однако растения с аллелями 210:210 п.н., что должно было соответствовать гомозиготному состоянию локуса *Wx-B1b*, были отобраны для дальнейшего анализа. Дополнительно нами проанализирована популяция F<sub>3</sub>, насчитывающая 215 индивидуальных растений, которые представляют 43 семьи, с молекулярным маркером Wx98, разработанным к последовательности *Wx-B1* локуса [8]. У 122 растений мы выявили продукт амплификации размером 308 п.н., характерный для аллеля *Wx-B1a*. У 93 растений наблюдалось отсутствие продукта амплификации, что характерно для растений, несущих аллель *Wx-B1b*. Теоретически ожидаемое отношение расщепления 5:3 согласовывалось с фактически наблюдаемыми данными  $\chi^2 = 2,844$  ( $0,20 > P > 0,05$ ).

По результатам анализа F<sub>5</sub> с маркерами для детекции *Wx*-генов из F<sub>5</sub> популяции отобрано 10 гомозиготных растений (65/1, 65/2, 180/2, 180/3, 170/1, 170/2, 170/3, 234/1, 234/2, 234/3), имеющих генотип *Wx-A1b*, *Wx-B1b*, *Wx-D1b*. Как сказано выше, такое сочетание аллелей трех *Wx*-локусов в геноме одного растения приводит к инактивации фермента *GBSS1* и блокированию синтеза амилозы.

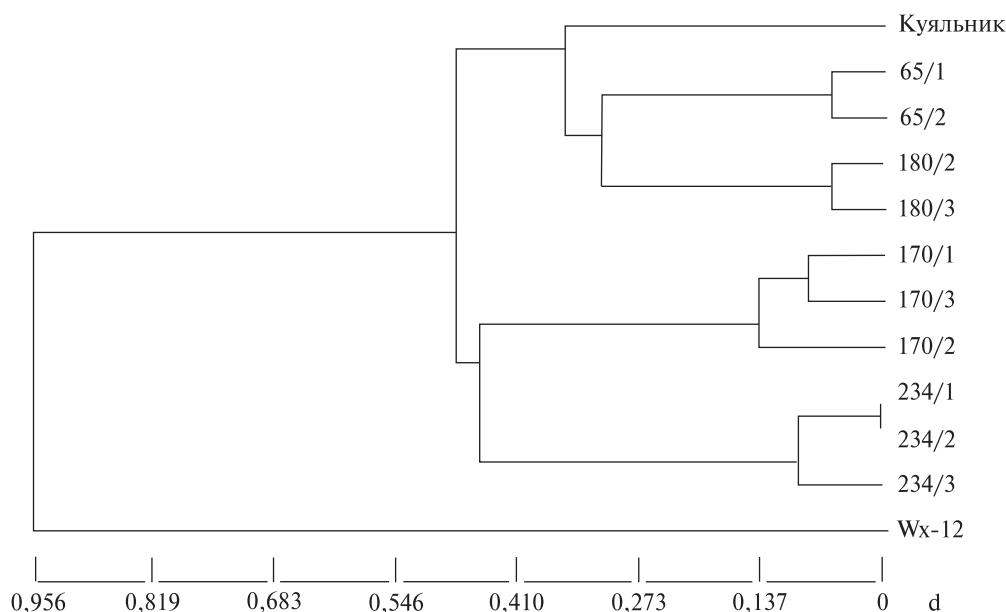
Микросателлитный анализ генотипов 65/1, 65/2, 180/2, 180/3, 170/1, 170/2, 170/3, 234/1, 234/2, 234/3 с низким содержанием амилозы в крахмале проводили с целью выявления растений, максимально генетически подобных исходной материнской форме – сорту Куяльник. Маркеры для проведения микросателлитного анализа были отобраны в значительной мере произвольным образом, за исключением диагностического MC-маркера *Xgwm261* к гену *Rht8c*.

Аллельные характеристики селекционных форм по микросателлитным локусам представлены в табл. 2. На основе полученных данных полиморфизма микросателлитных локусов рассчитаны генетические дистанции и проведен кластерный анализ, а также построена дендрограмма, отображающая генетическое подобие исследованных селекционных линий (рисунок).

На представленной дендрограмме генотипы распределены на два кластера, в границах которых происходит разделение на субкластеры. Наибольшая генетическая дистанция, составляющая 0,95, наблюдалась между родительскими формами, сортом Куяльник и линией Wx-12. Генотипы 65/1 та 65/2 по результатам микросателлитного анализа (MC-анализа) име-

Таблица 2  
Аллельные характеристики микросателлитных локусов (п.н.) у родительских и селекционных форм, отобранных из популяции F<sub>5</sub> от скрещивания Куяльник × Wx-12

MC-локусы	Исследованные генотипы											
	Куяльник	Wx-12	65/1	65/2	180/2	180/3	170/1	170/2	170/3	234/1	234/2	234/3
<i>Xgwm18</i> (1B)	196	192	192	192	192	192	192	192	192	192	192	192
<i>Xgwm155</i> (3A)	191	170	191	191	191	191	170	170	170	191	191	191
<i>Xgwm156</i> (5A)	230	225	230	230	230	230	230	230	230	225	225	225
<i>Xgwm179</i> (5A)	182	180	180	180	180	180	180	180	180	180	180	180
<i>Xgwm186</i> (5A)	113	129	129	129	113	113	113	129	113	129	129	129
<i>Xgwm190</i> (5D)	209	216	209	209	216	216	209	209	209	209	209	216
<i>Xgwm261</i> (2D)	192	165	165	165	165	165	165	165	165	165	165	165
<i>Xgwm304</i> (5A)	203	206	206	206	206	206	206	206	206	203	206	206
<i>Xgwm382</i> (2A)	80	78	80	80	78	78	78	78	78	78	78	78
<i>Xgwm389</i> (3B)	117	132	117	117	117	117	117	117	117	117	117	117
<i>Xgwm408</i> (5B)	180	188	180	180	180	180	180	180	180	180	180	180
<i>Xgwm437</i> (7D)	131	103	103	103	131	103	103	103	103	103	103	103
<i>Xgwm443</i> (5B)	121	133	133	133	133	133	133	133	133	133	133	133
<i>Xgwm499</i> (5B)	160	131	131	160	160	160	131	131	131	131	131	131
<i>Xgwm577</i> (7B)	152	131	131	131	131	131	131	131	131	152	152	152
<i>Xgwm595</i> (5A)	312	304	304	304	312	312	304	304	304	304	304	304



Дендрограмма распределения форм с аллельным составом по *Wx*-генам (*Wx-A1b*, *Wx-B1b*, *Wx-D1b*), отобранных из расщепляющейся популяции F<sub>5</sub>, которая получена от скрещивания сорта Куяльник × *Wx*-12. Генетические дистанции рассчитаны согласно алгоритму [12] по данным анализа 16 микросателлитных локусов

ли одинаковые аллели с сортом Куяльник по 6–7 микросателлитным локусам (МС-локусам).

Селекционные формы под номерами 180/2 та 180/3 имели общие аллели с материнской формой по 7–8 МС-локусам. Эти генотипы составляли первый субкластер, генетическая дистанция которого по отношению к сорту Куяльник равна 0,319. Генотипы 170/1 и 170/3 имели меньшее аллельное сходство с сортом Куяльник (общие аллели по пяти локусам). Генотип 170/2 имел с материнской формой, сортом Куяльник, общие аллели по четырем локусам. Генотипы 234/1, 234/2, 234/3 составили отдельную группу. Образцы 234/1 и 234/2 имели минимальную генетическую дистанцию 0,001. Между ними и генотипом 234/3 генетические дистанции составили 0,111. Наблюдалось наличие общих аллелей по 4–6 МС-локусам с сортом Куяльник. Образцы 170/1, 170/3, 170/2, 234/1, 234/2, 234/3 вошли в состав второго субкластера, генетическая дистанция которого по отношению к материнской форме (сорту Куяльник) составила 0,454.

По локусу *Xgwm261* все селекционные формы с нуль-аллелями по *Wx*-генам имеют аллель 164 п.н., как и отцовская форма линия *Wx*-12, тогда как материнская форма сорт Ку-

яльник имеет аллель 192 п.н. В предыдущих исследованиях показано, что локус *Xgwm261* является диагностическим для гена короткостебельности *Rht8c* [15]. Исследованные селекционные формы имеют аллель дикого типа по гену короткостебельности *Rht8a* и являются высокорослыми. Следовательно, они будут склонны к полеганию при неблагоприятных погодных условиях. Сорт Куяльник имеет аллель гена короткостебельности *Rht8c*, и средняя высота растений по данным 2007 г. составила 93 см. Rebetzke et al. [16] показали, что аллель 192 п.н. корреляционно связан с повышением таких показателей, как количество зерновок, индекс урожайности, и в целом с урожайностью мягкой пшеницы. В исследованиях австралийских авторов линии пшеницы с аллелем 164 п.н. имели достоверно меньшее количество зерна на 1 м<sup>2</sup> (P < 0,05), более низкий индекс урожайности и урожай зерна (P < 0,01).

Таким образом, для создания высокопродуктивных сортов мягкой пшеницы на основе селекционных форм носителей трех нуль-аллелей *Wx*-локусов, которые максимально приближены к генотипу исходной материнской формы сорту Куяльник, предлагаем провести скрещивания указанных форм с сортом Куяльник и

отобрать растения с *Wx* нуль-аллелями и *Rht8c* аллелем при помощи молекулярных маркеров.

Целью селекционной программы СГИ было создание высокопродуктивного сорта озимой мягкой пшеницы с крахмалом амилопектинового типа. Проведенный нами микросателлитный анализ линий — носителей трех нуль-аллелей по *Wx*-генам (*Wx-A1b*, *Wx-B1b*, *Wx-D1b*) и кластерный анализ (UPGMA) показали, что генотипы 65/1, 65/2, 180/2, 180/3, 234/1 являются наиболее приближенными к сорту Куяльник и могут быть использованы в селекции для создания высокопродуктивных сортов с низким содержанием амилозы. На основе полученных результатов нами предложена технология маркерного отбора *Wx*-генов, которая позволяет контролировать отбор нужных генотипов при создании форм пшеницы с крахмалом амилопектинового типа.

I.V. Semenjuk, S.V. Chebotar, A.I. Rybalka, Yu.M. Sivolap

MOLECULAR-GENETIC ANALYSIS  
OF THE BREEDING BREAD WHEAT LINES  
WITH STARCH OF AMYLOPECTIN TYPE

PCR-analysis with primers to *Wx*-loci of *T. aestivum* L. genome lets us run the controlled selection of genotypes with null-alleles of *Wx*-genes while creating bread wheat lines with amylopectin type of starch. Microsatellite analysis of selected individual plants which were the carriers of three null-alleles of *Wx*-genes (*Wx-A1b*, *Wx-B1b*, *Wx-D1b*) and the cluster analysis in the complex allowed us to pick out four genotypes, which were very close related genetically to the parent form variety Kuyalnik.

I.V. Семенов, С.В. Чеботарь, О.И. Рыбалка, Ю.М. Сиволап

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ  
СЕЛЕКЦІЙНИХ ЛІНІЙ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ  
З КРОХМАЛЕМ АМІЛОПЕКТИНОВОГО ТИПУ

Використання ПЛР-аналізу з праймерами до *Wx*-локусів геному *T. aestivum* L. дозволило провадити контрольований добір генотипів з нуль-аллелями *Wx*-генів при створенні форм м'якої пшениці з крохмалем амилопектинового типу. Мікросателітний аналіз добраних індивідуальних рослин, що є носіями трьох нуль-алелів *Wx*-генів (*Wx-A1b*, *Wx-B1b*, *WxD1b*), та кластерний аналіз (UPGMA) дозволили у сукупності виділити чотири генотипи, найбільш генетично наближені до материнської форми — сорту Куяльник.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Starch: Properties and potential* / Ed. T. Galliard. — Chichester etc.: John Wiley and Sons Publ., 1987. — 505 p.
2. Рыбалка О.И., Червоніс М.В., Топораши І.Г. Пшениця

ваксі з унікальними властивостями крохмалю: Можливі напрямки її використання // Зберігання та переробка зерна. — 2005. — 7, № 73. — С. 24–28.

3. Dong Soon Suh, Zihua Ao, Lay-Lin Iane. Effects of starch structure on its application // Крахмал и крахмалосодержащие источники — структура, свойства и новые технологии : Сб. докл. Междунар. конф. — М., 2001. — С. 37.
4. Жушман А.И., Карпов В.Г., Бакулина Л.Ф., Буравлева Т.Н. Разработка технологии диетических продуктов питания на основе крахмала // Там же. — С. 160.
5. Nakamura T., Hoshino H., Hidaka S. Identification of three *Wx* proteins in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Biochem. Genet. — 1993. — 31. — P. 75–86.
6. Nakamura T., Vrinten P., Saito M., Konda M. Rapid classification of partial waxy wheats using PCR-based markers // Genome. — 2002. — 45. — P. 1150–1156.
7. Петрова І.В., Хохлов О.М., Чеботарь С.В., Сиволап Ю.М. Метрологічна характеристика методу спектрофотометричного визначення вмісту амілози в крохмалі зерна селекційних ліній пшениці // Фізіологія та біохімія культур. рослин. — 2010. — 42, № 2. — С. 146.
8. McLaughlan A., Ogbonnaya F.C., Hollingsworth B. Development of robust PCR-based DNA markers for each homoeo-allele of granule-bound starch synthase and application in wheat breeding programs // Aust. J. Agric. Res. — 2001. — 52. — P. 1409–1416.
9. Roder M.S., Korsun V., Wendehake K., Plaschke J., Leroy P., Ganai M.W. A microsatellite map of wheat // Genetics. — 1998. — 49. — P. 2007–2023.
10. GenePrint STR Systems (Silver Stain Detection) // Technical Manual. — 2001. — № D004. — P. 1–47.
11. Лобашов М.Е. Генетика. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. — С. 132–144.
12. Nei M., Li W.-H. Mathematical model for studying genetics variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1979. — 76. — P. 5269.
13. Sneath P.H., Socol R.R. Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. — San Francisco: W.H. Freeman, 1973.
14. Календарь Р.Н. Компьютерная программа для построения эволюционных деревьев на основе электрофоретических маркеров и селекция растений : Материалы конф. — К., 1994. — С. 25–26.
15. Korzun V., Roder M., Ganai M. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. — 1998. — 96. — P. 1104–1109.
16. Rebetzke G.J., Richards R.A. Gibberellic acid-sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat // Aust. J. Agric. Res. — 2000. — 51. — P. 235–245.

Поступила 28.08.10