УДК 633.11:575.116

Г.О. ЧЕБОТАР [1], С.В. ЧЕБОТАР [1],
І.І. МОЦНИЙ [2], Ю.М. СИВОЛАП [1]

[1] Південний біотехнологічний центр в рослинництві НААН України, Одеса
E-mail: sabina-chebotar@rambler.ru
[2] Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення, Одеса

УТОЧНЕННЯ СТУПЕНЯ ЗЧЕПЛЕННЯ ГЕНІВ *Rht8* ТА *Ppd-D1* НА ХРОМОСОМІ 2D ОЗИМОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ

На півдні України в сучасних сортах озимої м'якої пшениці широко розповсюджений гаплотип генів Rht8c та Ppd-D1a. Впродовж останніх 50 років селекції його було відібрано як один з найбільш важливих адаптивних комплексів для рослин цього регіону. Проведено уточнення генетичної відстані між генами Rht8 та Ppd-D1.

© Г.О. ЧЕБОТАР, С.В. ЧЕБОТАР, І.І. МОЦНИЙ, Ю.М. СИВОЛАП, 2013

Вступ. Використання генів короткостебловості для створення сортів високоінтенсивного типу є одним з важливих напрямів сучасної селекції озимої м'якої пшениці. В Україні найбільш розповсюджений гіберелін-чутливий алель гена короткостебловості *Rht8c*, який локалізований на хромосомі 2DS (рис. 1) та присутній у 90 % сучасних сортів пшениці України [1]. На півдні його наявність у сортах, що створені після 60-х років XX століття, становить 98 % [2]. Згідно з даними Worland et al. [3] ген *Rht8* (за сучасною класифікацією *Rht8c*) має переваги перед гіберелін-нечутливими генами короткостебловості, які в умовах Середземномор'я або Великих рівнин Америки можуть скоріше погіршити, ніж покращити врожаї пшениці [3–5].

Наразі групою дослідників з Великої Британії [6] ведуться клонування, секвенування та дослідження з порівняльної геноміки гена *Rht8* у пшениці та інших злаків, таких як *Brachypodium distachyon* та *Oriza sativa*, що дозволило ідентифікувати 11 нових маркерів, що фланкують локус *Rht8*. Цими авторами встановлено колінеарність між ділянками геному *Brachypodium* та рису, що оточують цей локус. В обох культур у означеній геномній ділянці розташовано близько 70 генів та багато транспозон-подібних елементів [6]. Оскільки немає відомостей щодо алель-специфічних маркерів до нуклеотидних послідовностей самого гена *Rht8*, для детекції гена *Rht8* найчастіше використовують мікросателіт (МС) *Xgwm261*, який знаходиться на відстані 0,6 сМ від гена. Алель МС-локусу *Xgwm261* – фрагмент ампліфікації довжиною в 192 п.н. – є діагностичним маркером, згідно з Korzun et al. [7], для короткостеблових ліній, в генотипах яких присутній ген *Rht8c*, а фрагмент 164 п.н. маркує алель *Rht8a*.

Ген *Ppd-D1*, що відповідає за чутливість/нечутливість рослин пшениці до фотоперіоду, також розташований на хромосомі 2D м'якої пшениці (рис. 1). Алель *Ppd-D1a* відповідає за відсутність чутливості до фотоперіоду та скорочує період до колосіння на три доби в порівнянні з алелем *Ppd-D1b* у рослин озимої м'якої пшениці в умовах південного степу України, що показано на прикладі F_5 популяції рекомбінантно-інбредних ліній від схрещування Одеська 16/Безоста 1 [9]. Сорти з нечутливим до фотоперіоду алелем *Ppd-D1a*,

який призводить до раннього цвітіння як в умовах короткого (10 год, або меньше світлового дня), так і довгого дня (14 год, або більше світлового дня), містять делецію розміром 2089 п.н. перед кодуючим районом [10]. Існує думка [11], що на місці цієї делеції в минулому був сайт зв'язування з транскрипційним фактором – негативним регулятором; через втрату цього сайту (або втрату можливості його пізнавати) стає неможливою транскрипція алеля *Ppd-D1b*. В результаті відбувається експресія скороченої нуклеотидної послідовності – алеля *Ppd-D1a*, яка спричиняє відсутність чутливості до фотоперіоду. Алель *Ppd-D1a* скоріш за все з'явився завдяки мутації всередині алеля *Ppd-D1b*. Найбільше розповсюдження цього алеля в Азії може свідчити на користь його східного походження [11].

За допомогою діагностичних молекулярних маркерів ідентифіковано шість гаплотипів *Ppd-D1* у 492 сортів пшениці різного географічного походження та 55 зразків *Aegilops tauschii* Coss., донора D геному пшениці [11]. Перший гаплотип містить делецію 2089 п.н. перед кодуючим регіоном та асоціюється з фотоперіодичною нечутливістю (*Ppd-D1a*) [11]. Другий гаплотип (*Ppd-D1b*) не містить цієї делеції, третій має додаткову інсерцію транспозонного елемента в 1-му інтроні (наприклад, як у сортів Mercia та Capelle-Desprres), четвертий має делецію 5 п.н. у 7-му екзоні, що призводить до зсуву рамки зчитування, в результаті транслюється нефункціональний протеїн, п'ятий та шостий мають інсерцію 16 п.н. у 8-му екзоні біля 3′-кінця, додатково шостий гаплотип має інсерції 24 та 15 п.н., що розділені 105 п.н. у регіоні 2089 п.н., який делетований у першому гаплотипі [11]. Алель *Ppd-D1a* надзвичайно важливий для м'якої пшениці південної Європи, оскільки наявність його в генотипі призводить до більш раннього колосіння та цвітіння, що допомагає уникати посухи під час наливу зерна [3, 12, 13]. Проте він не має жодної селективної переваги в умовах Північної Європи або Америки [13–15]. Pestsova et al. [8] доповідали про існування нерівноважного зчеплення на сегменті 28 сМ хромосоми 2D, в межах якого гени *Rht8c* і *Ppd-D1a* зчеплені на відстані 20,9 сМ.

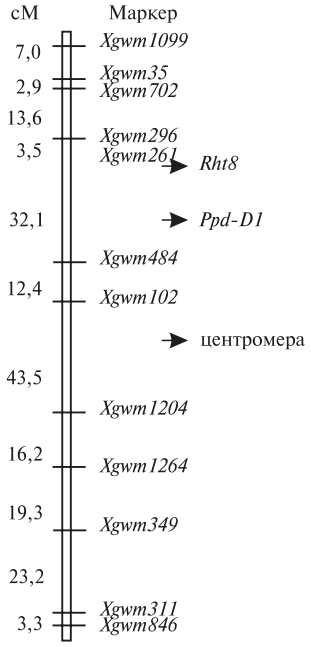

Рис. 1. Хромосомна локалізація мікросателітних маркерів та генів на хромосомі 2D (цит. за [8])

Внаслідок накопичених даних можна запропонувати гіпотезу, що у хромосомі 2D знаходиться адаптивно важливий регіон, який було дібрано в процесі селекції сортів пшениці ряду селекційних центрів світу. Можливо, цей регіон пов'язаний з синтезом брасиностероїдів або з реалізацією шляху сигналювання за їхньої участі [6]. Відомо, що брасиностероїди впливають не тільки на висоту рослин, а й на строки колосіння та цвітіння [16, 17]. У свою чергу брасиностероїди – це фітогормони, стресові адаптогени, які пов'язані з ріст-стимулюючою активністю. Брасиностероїди є промоторами переходу до цвітіння [18] і так само, як і гіберелова кислота, прискорюють цей процес.

Дослідження ступеня зчеплення алелів генів короткостебловості *Rht8c* та фотоперіодичної нечутливості *Ppd-D1a* проводилися дослідниками з Великої Британії, зокрема Worland, Law [19]. У 1986 р. не існувало молекулярних маркерів, придатних для аналізу алельного стану гена *Ppd-D1*; визначення алелів цього гена проводилося в умовах короткого дня. Отож, внаслідок появи більш

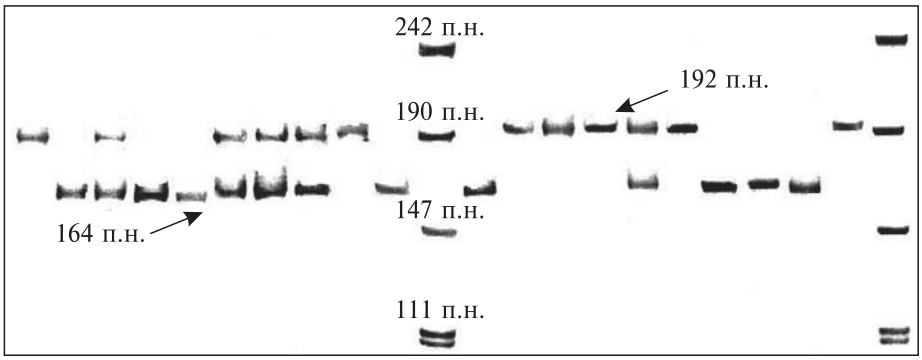

Рис. 2. Електрофорез фрагментів ампліфікації ДНК в 7%-ному неденатуруючому ПААГ з праймерами до локусу *Xgwm261*: *1–18* – індивідуальні рослини з популяції F_2 Кооператорка × Кооператорка К-90; *19* – Кооператорка; *20* – Кооператорка К-90; М – маркер молекулярної маси pUC19/MspI

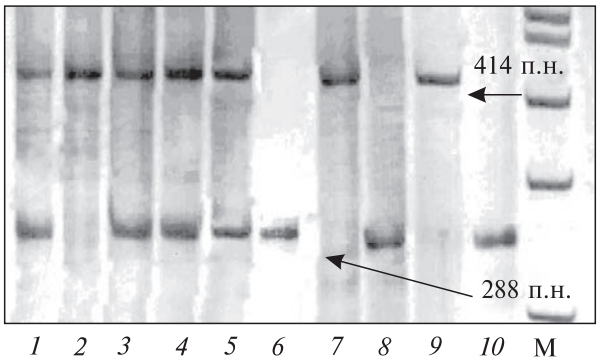

Рис. 3. Електрофорез фрагментів ампліфікації ДНК в 7%-ному неденатуруючому ПААГ з праймерами до локусу *Ppd-D1*: *1–8* – індивідуальні рослини з популяції F_2 Кооператорка × Кооператорка К-90; *9* – Кооператорка; *10* – Кооператорка К-90; М – маркер молекулярної маси pUC19/MspI

досконалих та точних методів визначення алелів гена *Ppd-D1*, молекулярні маркери до якого розроблено Beales et al. [10], автори вважають за потрібне перевірити та уточнити відстань між генами *Rht8c* та *Ppd-D1a*. Це має сенс також тому, що у генотипах українських сортів алелі *Rht8c* та *Ppd-D1a* часто успадковуються разом як єдиний гаплотип.

Метою роботи було визначення генетичної відстані між генами *Rht8* та *Ppd-D1* на популяції F_2, що отримана від схрещування Кооператорка × Кооператорка К-90, і встановлення поширення гаплотипу *Rht8c Ppd-D1a* у генотипах сучасних сортів.

Матеріали та методи. Як батьків у схрещування було залучено рослини високорослого сорту Кооператорка (висота рослин (ВР) 127 см; дата колосіння (ДК) 18.05; дата цвітіння (ДЦ) 24.05; носій домінантних алелів *Rht8a* та *Ppd-D1b*) та його короткостеблову лінію-аналог Кооператорка К-90 (ВР 89 см; ДК 14.05; ДЦ 18.05; *Rht8c* та *Ppd-D1a*) [20]. Дослідження проводили на 83 рослинах F_2. Наявність різних алелів генів *Rht8* та *Ppd-D1* досліджували у 26 сортів сучасної селекції різних селекційних центрів: Ремеслівна, Богдана, Донецька 48, Дар Луганщини, Ліона, Дальницька, Косовиця, Місія одеська, Благодарка одеська, Кірія, Антонівка, Польовик, Куяльник, Подяка, Запорука, Апогей луганський, Бунчук, Світанок 1, Станична, Либідь, Веснянка, Землячка одеська, Володарка, Ясочка, Писанка та сортів російської селекції Доля і Побєда 50.

Визначення генів короткостебловості та фотоперіодичної нечутливості в популяції F_2, що розщеплюється, та сортах сучасної селекції проводили за допомогою діагностичного МС-локусу *Xgwm261* [7] та алель-специфічних праймерів до гена *Ppd-D1*, що розроблені Beales et al. [10]. ПЛР-аналіз здійснювали в трьох повторностях. Фрагменти ампліфікації фракціонували за допомогою електрофорезу в 7%-ному неденатуруючому ПААГ та у 6%-ному ПААГ на генетичному аналізаторі ALF-express II («Amersham», Biotech, Австрія). Статистичну обробку отриманих результатів про-

водили за допомогою програми «Gene2» [21] та «JOINMAP» ver. 3.0 [22] з картуючою функцією Козамбі.

Результати досліджень та їх обговорення. Досліджено популяцію F_2 за алелями МС-локусу *Xgwm261* та гена *Ppd-D1* (рис. 2 і 3).

За результатами ПЛР-аналізу вказаних генів популяцію було розділено на класи гомота гетерозиготних рослин. Результати розщеплення в популяції від схрещування Кооператорка × Кооператорка К-90, що отримані за допомогою ПЛР та обчислені за допомогою програми Gene2, представлено в табл. 1.

Розподіл частот алелів гена *Ppd-D1* відповідає (P = 98,2 %) теоретично очікуваному за Менделем розщепленню 1:2:1 (табл. 1), яке характеризує наявність лише двох альтернативних станів одного і того ж гена. До класу гетерозигот входять 42 рослини, а в класі домінантної та рецесивної гомозиготи – 20 та 21 рослина відповідно. За геном *Rht8* також спостерігається розщеплення 1:2:1 (P = 29,8 %). Ці дані дозволяють проводити подальші розрахунки розщеплення за двома локусами одночасно.

За допомогою розрахунку рекомбінаційних характеристик встановлено, що МС-локус *Xgwm261* та ген *Ppd-D1* знаходяться на відстані 19,0 ± 0,03 % рекомбінації (χ^2_L = 83,7; P = 0,00; фаза притягнення, табл. 2). При перерахунку 19,0 % рекомбінації у сМ отримали відстань 23,9 ± 0,05 сМ між МС-локусом *Xgwm261* та геном *Ppd-D1*. Проте необхідно враховувати, що локус *Xgwm261* розташований дистально від гена *Rht8* за останніми даними на 1,95 сМ [6], отож генетична дистанція між генами *Rht8* та *Ppd-D1* за нашими даними дорівнює 21,95 ± 0,05 сМ.

За даними Yang et al. [23] зустрічальність алеля *Ppd-D1a* ілюструє адаптивну значимість цього нечутливого до фотоперіоду гена серед китайських сортів пшениці. Присутність алеля *Ppd-D1a* в місцевих сортах-популяціях та поліпшених сортах збільшується з півночі на південь Китаю. Цей алель присутній у всіх сортах, створених після 1970 р., окрім ярих пшениць високих широт північно-східного Китаю та озимих пшениць провінцій Гансу та Хін'янг. Загалом 66 % сортів м'якої пшениці Китаю мають алель *Ppd-D1a* [23] і 46,8 % – *Rht8c* [24]. В Болгарії 84 % тестованих сучасних сортів пшениці мають гаплотип *Rht8c* та *Ppd-D1a*, в той час як у Німеччині та Великій Британії майже всі сорти місцевої селекції не несуть цих алелів [15, 25, 26].

За даними Worland et al. [3, 25] комбінація генів *Rht8c* та *Ppd-D1a* призводить до збільшення кількості зерен в колосі, підвищує фертильність, покращує налив зерна до початку літньої посухи та підвищує врожайність в умо-

Таблиця 1

Розщеплення в популяції F_2, що отримана від схрещування Кооператорка × Кооператорка К-90

Ген (алелі)	Розщеплення		Відповідність гіпотезі	
	дослідне	очікуване	χ^2	P, %
Rht8 (a/c)	26:35:22	1:2:1	2,42*	29,8
Ppd-D1 (a/b)	20:42:21	1:2:1	0,04*	98,2

* Критичні значення χ^2 = 5,99 при df = 2; P = 5,0 %.

Таблиця 2

Розподіл рослин F_2 за генотипами алелів генів *Rht8* і *Ppd-D1* (комбінація Кооператорка × Кооператорка К-90)

Ген	Алелі	*Ppd-D1*			Рекомбінаційні характеристики			
		aa	*ab*	*bb*	Фаза	χ_L^{2*}	Відсоток рекомбінації	Генетична дистанція, сМ **
Rht8	*aa*	17	3	0	Притягнення	83,7	19,00 ± 0,03	23,90 ± 0,05
	ac	9	24	9				
	cc	0	8	13				

* Критерій зчеплення генів *Rht8* та *Ppd-D1*. ** За картуючою функцією Козамбі.

вах Північної Європи. Guo et al. [11] на виборці з 492 сортів встановили, що ген *Ppd-D1* впливає на такі ознаки, як маса 1000 зерен, висота рослин та час до колосіння. Проте згадані автори не досліджували алелі генів короткостебловості у цих сортів, зокрема ген *Rht8c*, який зчеплено успадковується та самостійно зменшує, за даними [3, 13, 25], висоту рослин в середньому на 10 см. На наш погляд вплив алелів генів на агрономічні ознаки більш коректно досліджувати на спеціально створеному матеріалі (близько ізогенних лініях), в якому можливо відокремити вплив генів *Ppd-D1* та *Rht8* один від одного, тому що означені гени можуть епістатично взаємодіяти між собою, що призводить до модифікації їхніх ефектів.

Завдяки зчепленому успадкуванню *Ppd-D1a* з *Rht8c* більшість середньорослих та короткостеблових сортів пшениці є нечутливими до фотоперіоду та характеризуються більш ранніми строками цвітіння [26]. Такі фенотипові прояви можуть бути дуже доречними за умов спекотного літа, яке розпочинається на початку червня в Південній Європі [26], та інших регіонах світу зі схожими кліматичними умовами, наприклад в Австралії [3]. Слабка фотоперіодична реакція дає можливість більш інтенсивного росту листя, збільшення фотосинтетичної поверхні, кращого використання весняних запасів вологи і більш інтенсивного накопичення біологічного врожаю, а також спричиняє підвищення адаптивного потенціалу генотипу до несприятливих факторів літнього періоду вегетації (цит. за [12]). В умовах Лісостепу України сорти зі слабкою чутливістю до довжини дня завдяки більш пізнім строкам посіву на відміну від чутливих уникають зараження бурою іржею [27], пошкодження посухою, жуком Кузькою [28], однак вони менш морозостійкі [12].

На виборці з 27 сортів ми простежили, що саме гаплотип *Ppd-D1a Rht8c* є найбільш розповсюдженим в генотипах сучасних сортів озимої м'якої пшениці, лише сорт Доля був носієм *Ppd-D1b* з *Rht8a*. За даними досліджень Чеботар та ін. [20] сорти селекції першої половини XX століття, такі як Кооператорка, Одеська 3, Степняк, Одеська 16, Гостіанум 237, характеризуються алелями *Ppd-D1b* та *Rht8a*. Ми вважаємо, що гаплотип *Ppd-D1a*, *Rht8c* переданий до зародкової плазми українських сортів пшениці шляхом схрещування сортів Південного регіону України з сортом Безоста 1. За даними Worland et al. [3], алель *Rht8c* перенесений в сорт Безоста 1 через сорт Безоста 4, в який він потрапив із сорту Скороспєлка 2, а в цей сорт – із сорту Клейн 33. Клейн 33 успадкував алель *Rht8c* від сорту Ардіто, в родоводі якого присутній японський сорт Акакомугі.

Висновки. Через адаптивну цінність гаплотип *Rht8c* та *Ppd-D1a* краще розповсюдився як такий, що має переваги у південних регіонах, ніж генотипи з окремими генами. Це підтверджується і для сортів української селекції. У 26 із 27 досліджених сучасних сортів (1997–2009 рр.) озимої м'якої пшениці виявлено наявність гаплотипу *Rht8c* та *Ppd-D1a*. За допомогою молекулярних маркерів уточнено відстань між генами *Rht8* та *Ppd-D1*, яка становить 21,95 ± 0,05 сМ.

G.A. Chebotar, S.V. Chebotar,
I.I. Motsnyy, Yu.M. Sivolap

South Plant Biotechnol. Center NAAN Ukraine, Odesa
E-mail: sabina-chebotar@rambler.ru

CLARIFICATION OF *Rht8* AND *Ppd-D1* GENE LINKAGE ON THE 2D CHROMOSOME OF WINTER BREAD WHEAT

In the south part of Ukraine the haplotype of *Rht8c* and *Ppd-D1a* genes is highly distributed among modern bread wheat varieties. During the time of breeding program it has been selected as one of the most important adaptive complex for plants of this region. Genetic distance between *Rht8c* and *Ppd-D1a* was clarified.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Chebotar G.A., Chebotar S.V., Motsnyy I.I., Kulbida M.P., Sivolap Yu. M. Rht* genes in Ukrainian varieties of bread wheat and their effects on agronomical traits // AGRISAFE Final Conference (21–23 March 2011). – Budapest, 2011. – P. 147–150.
2. *Chebotar S.V., Korzun V., Worland A.J., Röder M., Böner A.* Allele distribution at locus *Xgwm*261 marking the dwarfing gene *Rht8* in the Ukrainian hexaploid wheat varieties // Abst. 12th Int. EWAC Workshop (1–6 July 2002). – Norwich, UK, 2002. – P. 39.
3. *Worland A.J., Korzun V., Röder M.S., Ganal M.W., Law C.N.* Genetic analysis of the dwarfing gene *Rht8*

in wheat. 2. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening // Theor. Appl. Genet. – 1998. – **96.** – P. 1110–1120.
4. *Ahmad M., Sorrells M.E.* Distribution of microsatellite alleles linked to *Rht8* dwarfing gene in wheat // Euphytica. – 2002. – **123.** – P. 235–240.
5. *Bai G., Das M.K., Carver B.F., Xu X., Krenzer E.G.* Covariation for microsatellite marker alleles associated with *Rht8* and coleoptile length in winter wheat // Crop Sci. – 2004. – **44.** – P. 1187–1194.
6. *Gasperini D., Greenland A., Hedden P. et al.* Genetic and physiological analysis of *Rht8* in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroids // J. Exp. Bot. – 2012.
7. *Korzun V., Röder M.S., Ganal M.W. et al.* Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. 1. Molecular mapping of *Rht8* an the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. – 1998. – **96**, № 8. – P. 1104–1109.
8. *Pestsova E.G., Korzun V., Röder M.S.* Pedigree analysis of wheat chromosome 2D // Abst. 12th Int. EWAC Workshop (1–6 July 2002). – Norwich, UK, 2002. – P. 122–124.
9. *Мокану Н.В., Файт В.И.* Различия эффектов аллелей генов *Vrd1* и *Ppd-D1* по зимо-морозостойкости и урожаю у озимой пшеницы // Цитология и генетика. – 2008. – **42**, № 6. – С. 26–33.
10. *Beales J., Turner A., Griffiths S. et al.* A *Pseudo-Response Regulator* is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. – 2007. – **115.** – P. 721–733.
11. *Guo Z., Song Y., Zhou R. et al.* Discovery, evaluation and distribution of haplotypes of the wheat *Ppd-D1* gene // New Phytol. – 2010. – **185.** – P. 841–851.
12. *Федорова В.Р.* Відмінності ефектів генів фотоперіодичної реакції в озимої м'якої пшениці : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Одеса, 2004. – 19 с.
13. *Voss H.-H.* Inheritance of quantitative resistance and aggressiveness in the wheat/*Fusarium* pathosystem with emphasis on *Rht* dwarfing genes : Dis. Doktors der Agrarwissenschaften. – Stuttgart, 2010. – 56 p.
14. *Worland A.J., Sayers E.J., Korzun V.* Allelic variation at the dwarfing gene *Rht8* locus and its significance in international breeding programmes // Wheat in Global Environment. – Netherlands : Kluwer Acad. Publ., 2001. – P. 747–753.
15. *Ganeva G., Korsun V., Landjeva S. et al.* Identification, distribution and effects on agronomic traits of the semi-dwarfing *Rht* alleles in Bulgarian common wheat cultivars // Euphytica. – 2005. – **145.** – P. 305–315.
16. *Azpiroz R., Wu Y., LoCascio J.C., Feldmann K.A.* An Arabidopsis brassinosteroid-dependant mutant is blocked in cell elongation // Plant Cell. – 1998. – **10.** – P. 219–230.
17. *Domagalska M.A., Schomburg F.M., Amasino R.M. et al.* Attenuation of brassinosteroid signaling enhances FLC expression and delays flowering // Development. – 2007. – **134.** – P. 2841–2850.
18. *Domagalska M.A., Sarnowska E., Nagy F., Davis S.J.* Genetic analysis of interactions among gibberellin, abscisic acid and brassinosteroids in the control of flowering time in Arabidopsis thaliana // PLoS ONE. – 2010. – **5,** № 11. – www.plosone.org
19. *Worland A.J., Law C.N.* Genetic analysis of chromosome 2D of wheat. The location of genes acceleration height, day length insensitivity, hybrid dwarfism and yellow rust resistance // Z. Pflanzenzucht. – 1986. – **96.** – P. 331–345.
20. *Чеботар Г.О., Моцний І.І., Чеботар С.В., Сиволап Ю.М.* Вплив алелів генів короткостебловості та гена *Ppd-D1* на агрономічні ознаки м'якої пшениці // Зб. СГІ-НЦНС. – 2010. – **16** (56). – С. 148–160.
21. *Король А.Б., Прейгель И.А., Медведик В.И.* Программа оценки рекомбинаций в контролируемых скрещиваниях: Gene2. – Кишинев, 1990.
22. *Stam P.* Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: JoinMap // Plant J. – 1993. – **3**. – P. 739–744.
23. *Yang F.P., Zhang X.K., Xia X. C., Laurie D.A., Yang W.X.* Distribution of the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* allele in Chinese wheat cultivars // Euphytica. – 2009. – **165**, № 3. – P. 445–452.
24. *Zhang X., Yang S., Zhou Y., He Z., Xia X.* Distribution of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers // Euphytica. – 2006. – **152**, № 1. – P. 109–116.
25. *Worland A.J., Börner A., Korzun V. et al.* The influence of photoperiod genes on the adaptability of European wheats // Euphytica. – 1998. – **100.** – P. 385–394.
26. *Knopf C., Becker H., Ebmeyer E., Korsun V.* Occurrence of three dwarfing *Rht* genes in German winter wheat varieties // Cereal. Res. Communs. – 2008. – **36.** – P. 553–560.
27. *Лыфенко С.Ф.* Селекция сортов озимой пшеницы интенсивного типа в условиях юга Украины : Дис. ... д-ра. с.-х. наук – Одесса, 1988. – 47 с.
28. *Удачин Р.А., Косов В.Ю.* Биологические особенности озимой мягкой пшеницы в связи с селекцией на скороспелость и продуктивность // Рекомбинационная селекция в Сибири. – Новосибирск, 1989. – С. 44–54.

Надійшла 19.07.11