

УДК 577.21:575.222.73:632-57.082.13

А.В. ГАЛАЕВ<sup>1</sup>, Л.Т. БАБАЯНЦ<sup>2</sup>, Ю.М. СИВОЛАП<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Южный биотехнологический центр в растениеводстве  
УААН и МОН Украины

Овидиопольская дорога, 3, Одесса, 65036, тел. (0482)395-227  
E-mail: yuri@genome.intes.odessa.ua

<sup>2</sup> Селекционно-генетический институт, Одесса

## МОЛЕКУЛЯРНОЕ КАРТИРОВАНИЕ И МАРКИРОВАНИЕ ПЕРЕНЕСЕННОГО ОТ *AEGILOPS CYLINDRICA* В МЯГКУЮ ПШЕНИЦУ ГЕНА УСТОЙЧИВОСТИ К ТВЕРДОЙ ГОЛОВНЕ



*Интрогрессивные линии озимой мягкой пшеницы 5/55-91 и 378/2000 содержат ген устойчивости к *Tilletia caries* (DC.) Tul., переданный от *Aegilops cylindrica* Host. При помощи bulked segregant analysis и тестирования ISSR- и SSR-праймерами рекомбинантов популяции F<sub>2</sub> (378/2000 × Лютесценс 23397) идентифицировали сцепление микросателлитного локуса Xgwt 259 с геном устойчивости к твердой головне. ДНК маркирование и картирование позволило локализовать данный высокоэффективный ген в интеркалярной области длинного плеча хромосомы 1В пшеницы на расстоянии 7,6–8,5 см дистальнее микросателлитного локуса Xgwt 259. Данный маркер может быть использован в селекции при отборе генотипов пшеницы, устойчивость которых контролируется этим геном.*

© А.В. ГАЛАЕВ, Л.Т. БАБАЯНЦ, Ю.М. СИВОЛАП, 2006

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2006. № 2

**Введение.** Твердая головня, вызываемая грибами из рода *Tilletia*, является распространенным заболеванием пшеницы во всех регионах возделывания этой культуры. В Украине большинство сортов мягкой пшеницы проявляют восприимчивость к *Tilletia caries* (DC.) Tul. [1].

В борьбе с твердой головней принята интегрированная система защиты, в которой создание и возделывание устойчивых сортов является наиболее эффективным. Для селекции пшеницы на устойчивость к этому заболеванию необходим устойчивый исходный материал с высокоэффективными генами устойчивости. Количество эффективных Vt-генов ограничено, поэтому поиск пшениц с такими генами является весьма актуальным.

В Селекционно-генетическом институте (г. Одесса) в результате межвидовой гибридизации осуществлена успешная интрогрессия в *Triticum aestivum* (AABBDD; 2n = 42) высокоэффективных Vt-генов от *Aegilops cylindrica* (CCDD; 2n = 28) [2, 3]. Созданы линии озимой мягкой пшеницы, обладающие устойчивостью не только к твердой головне, но и другим распространенным на юге Украины заболеваниям пшеницы [4, 5], среди них линии 5/55-91 и 378/2000. Гибридологическим анализом установлено, что их устойчивость контролируется одним Vt-геном [3].

Для облегчения скрининга полученных интрогрессивных пшеничных линий, которые несут ген устойчивости к твердой головне, перенесенный от *Ae. cylindrica* в мягкую пшеницу, и ускоренного получения новых устойчивых сортов или передачу устойчивости уже существующим интенсивным сортам необходима идентификация молекулярных маркеров, сцепленных с геном устойчивости к твердой головне.

Для маркирования гена устойчивости к твердой головне использовали три системы молекулярного маркирования — RAPD-, ISSR- и SSR-ПЦР.

Цель нашего исследования — маркирование и картирование с помощью молекулярных маркеров перенесенного от *Ae. cylindrica* в мягкую пшеницу высокоэффективного гена устойчивости к твердой головне.

**Материалы и методы.** *Растительный материал:* сорт мягкой пшеницы Одесская полукарликовая (восприимчивая к твердой головне), местная популяция *Ae. cylindrica* (устойчивая);

интрогрессивная линия мягкой пшеницы 5/55-91 [(Одесская полукарликовая × *Ae. cylindrica*) × Одесская полукарликовая] $F_9$  ( $2n = 42$ )), обладающая одним переданным от *Ae. cylindrica* доминантным геном устойчивости к твердой головне. В результате беккроссирования растения линии 5/55-91 сортом Одесская полукарликовая и последующих пяти самоопылений выделена линия 378/2000, содержащая ген устойчивости к твердой головне.

Молекулярно-генетическое маркирование и картирование гена устойчивости к твердой головне осуществляли на основе популяции  $F_2$  (170 индивидуальных растений), полученной от скрещивания интрогрессивной линии 378/2000 (устойчивая) с линией мягкой пшеницы Лютесценс 23397 (восприимчивая). Устойчивость сортов и линий к твердой головне изучали в полевом инфекционном питомнике по общепринятой методике [6].

Для проверки существенности сцепления обнаруженных ДНК маркеров с геном устойчивости исследовали расщепляющуюся популяцию  $F_2$ , полученную от скрещивания интрогрессивной линии 378/2000 с сортом мягкой пшеницы Никония. Возможные кандидаты ДНК маркеров использованы для тестирования 24 сортов озимых пшениц одесской селекции, трех сортов селекции Мироновского института пшеницы им. В.И. Ремесло и 12 интрогрессивных линий, также обладающих эффективными генами устойчивости к твердой головне, перенесенных от *Ae. cylindrica* в пшеницу [3].

**Выделение ДНК.** Суммарную ДНК выделяли из этиолированных проростков с помощью СТАВ-буфера [7].

**Полимеразная цепная реакция и визуализация амплифицированных фрагментов.** Для амплификации использовали прибор «Терцик» («ДНК-Технология», Россия).

В работе использовали 351 RAPD-, 67 ISSR-праймеров и 95 пар праймеров к 107 микросателлитным локусам с известной локализацией на хромосомах мягкой пшеницы [8]. Состав реакционной смеси и условия амплификации для проведения RAPD-ПЦР и SSR-ПЦР описаны Сиволап и др. [9], ISSR-ПЦР описаны Куц и др. [10].

Электрофорез продуктов амплификации RAPD-ПЦР и ISSR-ПЦР проводили в 1×TBE-

буфере в 2%-ном агарозном геле длиной 10 см или в 7%-ном неденатурирующем полиакриламидном геле размером 17,5 × 22 и толщиной 0,75 мм при напряжении 500 В в течение 1–1,5 ч. Фрагменты SSR-ПЦР фракционировали в 2%-ном агарозном геле длиной 10 см в 1×TBE-буфере или в 10%-ном денатурирующем полиакриламидном геле размером 17,5×22 и толщиной 0,75 мм при напряжении 500 В в течение 2–2,5 ч.

Агарозные гели перед электрофоретическим разделением продуктов амплификации окрашивали бромистым этидием, после прохождения электрофореза гели фотографировали на пленку 127-ТАСМА-2-81-Б. Фрагменты ДНК в полиакриламидных гелях окрашивали серебром согласно Silver sequence TM DNA Sequencing System Technical Manual («Promega»). Для определения размера фрагментов амплификации ДНК (в п.н.) использовали программное обеспечение Image Master 1D. Калибровку молекулярной массы осуществляли с использованием стандартов pGEM,  $\lambda$ /Pst I и pBR/Msp I.

**Определение сцепления и картирование маркерных локусов.** Для идентификации маркеров, сцепленных с геном устойчивости, использовали bulked segregant analysis (BSA) [11]. Изучение сцепления и рекомбинационный анализ между геном устойчивости к твердой головне и молекулярными маркерами выполнены при помощи компьютерной программы «MAPMAKER ver. 3.0». Для установления сцепления ДНК маркера с генетическим локусом использовали двухточечный анализ. Преобразование генетической рекомбинации в расстояние на генетической карте (сМ, сантиморганд) выполняли с помощью картирующей функции Козамби [7]. Молекулярное картирование маркерных локусов осуществляли с использованием компьютерной программы «JOINMAP ver. 2.0» [12] с картирующей функцией Козамби и Холдейна. Для установления группы сцепления ДНК маркеров с геном устойчивости к твердой головне применяли многоточечный анализ. Соответствие наблюдаемого в популяциях расщепления теоретически ожидаемому определяли с помощью метода  $\chi^2$  [13].

**Результаты исследований и их обсуждение.** Наследование устойчивости к твердой головне. Фенотипическое проявление устойчивости к

твердой головне определяли на 170 растениях популяции  $F_2$  (378/2000 × Лютесценс 23397). Сорт Одесская полукарликовая и линия Лютесценс 23397, использованные при получении гибридов и в качестве рекуррентных родителей в беккроссировании, поражаются твердой головней. Растения  $F_1$  от скрещивания устойчивой линии 378/2000 с линией мягкой пшеницы Лютесценс 23397 твердой головней не поражались, что свидетельствует о доминантной природе гена устойчивости. Из 170 растений  $F_2$  32 были восприимчивы к твердой головне, что соответствует расщеплению 3:1 ( $\chi^2 = 2,13$ ; при  $P = 0,25-0,10$ ). Из 138 устойчивых растений  $F_2$  34 семьи в  $F_3$  гомозиготны по устойчивости к твердой головне и 104 — гетерозиготны. Однако соотношение семей, происходящих от устойчивых  $F_2$  и не расщепляющихся, и семей, происходящих от устойчивых  $F_2$  и расщепляющихся, а также семей, происходящих от восприимчивых  $F_2$ , не соответствует теоретически ожидаемому расщеплению 1:2:1 ( $\chi^2 = 7,66$ ; при  $P = 0,025-0,01$ ). В данном случае наблюдается отклонение теоретических классов от эмпирических: недостача обоих типов гомозигот и избыток гетерозигот. Фактор, искажающий расщепление, вероятно, связан с расположением гена устойчивости в составе чужеродной транслокации, вследствие чего могут происходить определенные отклонения. Способность патогена уменьшать жизнеспособность пораженных растений также является фактором, оказывающим влияние на недостачу восприимчивых гомозигот по устойчивости к твердой головне.

Основываясь на реакции к твердой головне  $F_2$  и  $F_3$  семей, отобрали растения поколения  $F_2$ , гомозиготные по устойчивости (34 растения) и по восприимчивости (32 растения).

*ISSR- и SSR-анализ интрогрессии элементов генома эгилопса в геном мягкой пшеницы.* Для поиска участков генома донора в пшенице провели сравнительный анализ интрогрессивных и родительских форм с использованием 7 ISSR- и 95 пар SSR-праймеров. В 15 индивидуальных растениях линии 5/55-91 выявлено 137 ISSR-локусов, шесть из которых отнесены к интрогрессивным, т.е. принадлежащим *Ae. cylindrica*. Среди индивидуальных растений линии 5/55-91 обнаружены ISSR-локусы, не

найденные в исследуемой выборке родительских форм (сорта Одесская полукарликовая и местной популяции вида *Ae. cylindrica*) [14].

При проведении микросателлитного (МС) анализа в генотипах 15 индивидуальных растений линии 5/55-91 идентифицировано девять интрогрессивных фрагментов, при этом, согласно данным микросателлитной карты мягкой пшеницы Roder et al. [8], два фрагмента локализовали на хромосомах пшеницы генома А, четыре — генома В и три — генома D. Четыре фрагмента отнесены к терминальным транслокациям (из них два фрагмента детектировали делецию МС локуса пшеницы), три — к интеркалярным транслокациям и один — к прицентромерным. МС-анализ семи локусов пшеницы позволил обнаружить фрагменты, не характерные для родительских форм (рис. 1, а). МС-анализ линии 378/2000 по локусам, выявившим интрогрессивные и новые аллели у линии 5/55-91, позволил детектировать маркеры к «стабильным» фрагментам генома *Ae. cylindrica* в геноме мягкой пшеницы и новым фрагментам амплификации МС локуса, отсутствующим у родительских форм (рис. 1, б) [15].

С помощью двух методов полимеразной цепной реакции — ISSR и SSR — провели детекцию чужеродного генетического материала в геноме мягкой пшеницы и выявили генетическую гетерогенность в генотипах гибридного происхождения.

Молекулярные ISSR-маркеры, детектировавшие изменения в интрогрессивной линии 5/55-91 BC<sub>1</sub>F<sub>9</sub>, и SSR-маркеры к «стабильным» интрогрессивным и новым ампликонам, обнаруженным в геноме мягкой пшеницы, использованы для маркирования перенесенного от *Ae. cylindrica* в мягкую пшеницу гена устойчивости к твердой головне.

*Маркирование гена устойчивости к твердой головне методом ISSR-, RAPD- и SSR-анализа.* Для выяснения возможного сцепления обнаруженных ISSR- и SSR-маркеров с геном устойчивости к твердой головне проводили сравнение электрофоретических спектров родительских форм: сорт Одесская полукарликовая, линия Лютесценс 23397, *Ae. cylindrica*, интрогрессивных линий 5/55-91 и 378/2000, а также растений расщепляющейся популяции  $F_2$ . BSA проводили на ДНК 66 отобранных

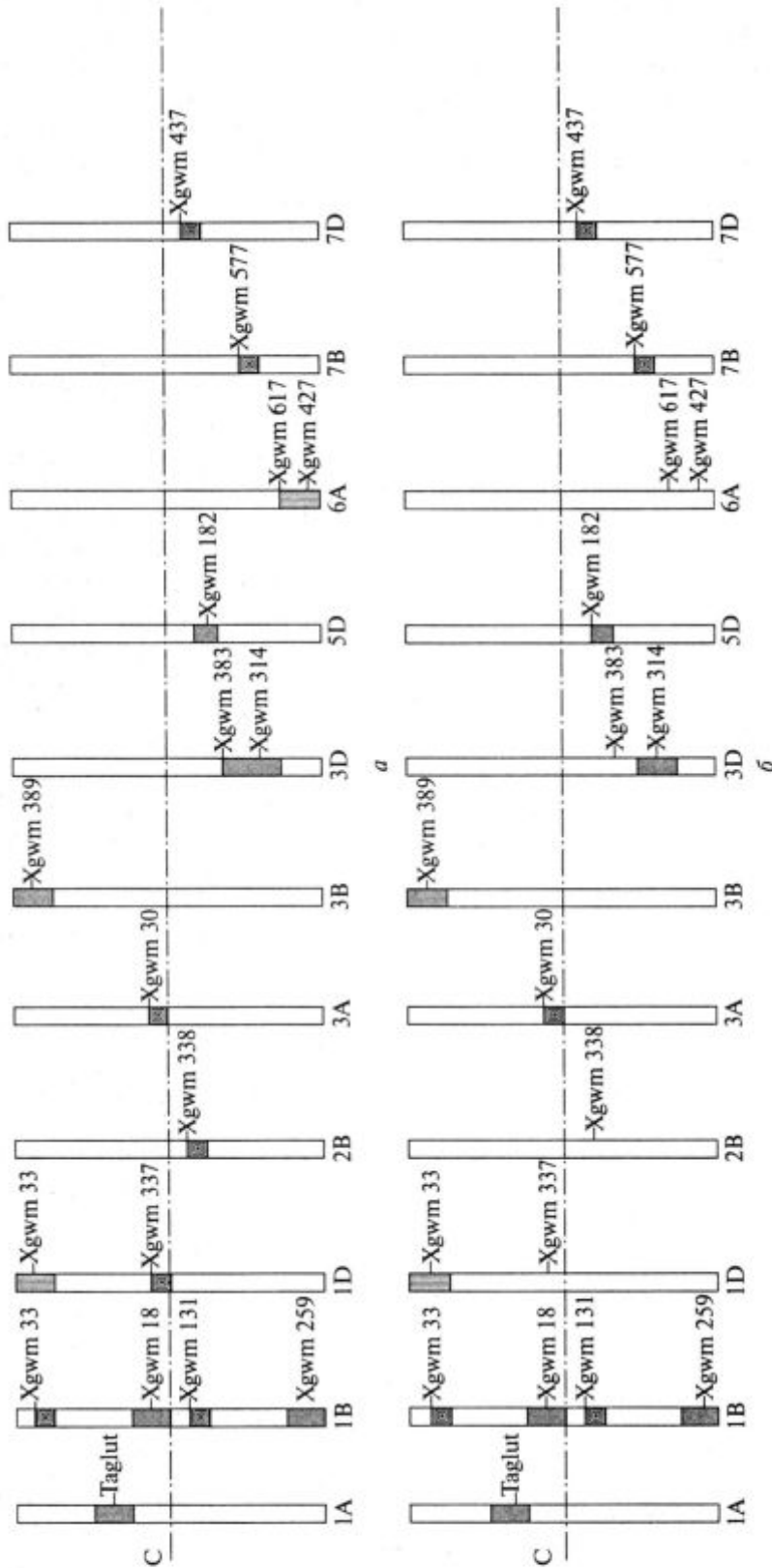


Рис. 1. Схематическое изображение хромосом линии 5/55-91 BC,F<sub>6</sub> (а) и 378/2000 BC,F<sub>6</sub> (б) с распределением МС маркеров, детектировавших изменения генома пшеницы. Схема локализации МС маркеров основана на генетической МС карте пшеницы согласно Roder et al. [8]. С — центромера; □ — новые фрагменты амплификации МС локусов, отсутствующие у родительских форм; ■ — интрогрессивный фрагмент; ▨ — делеция МС локуса пшеницы



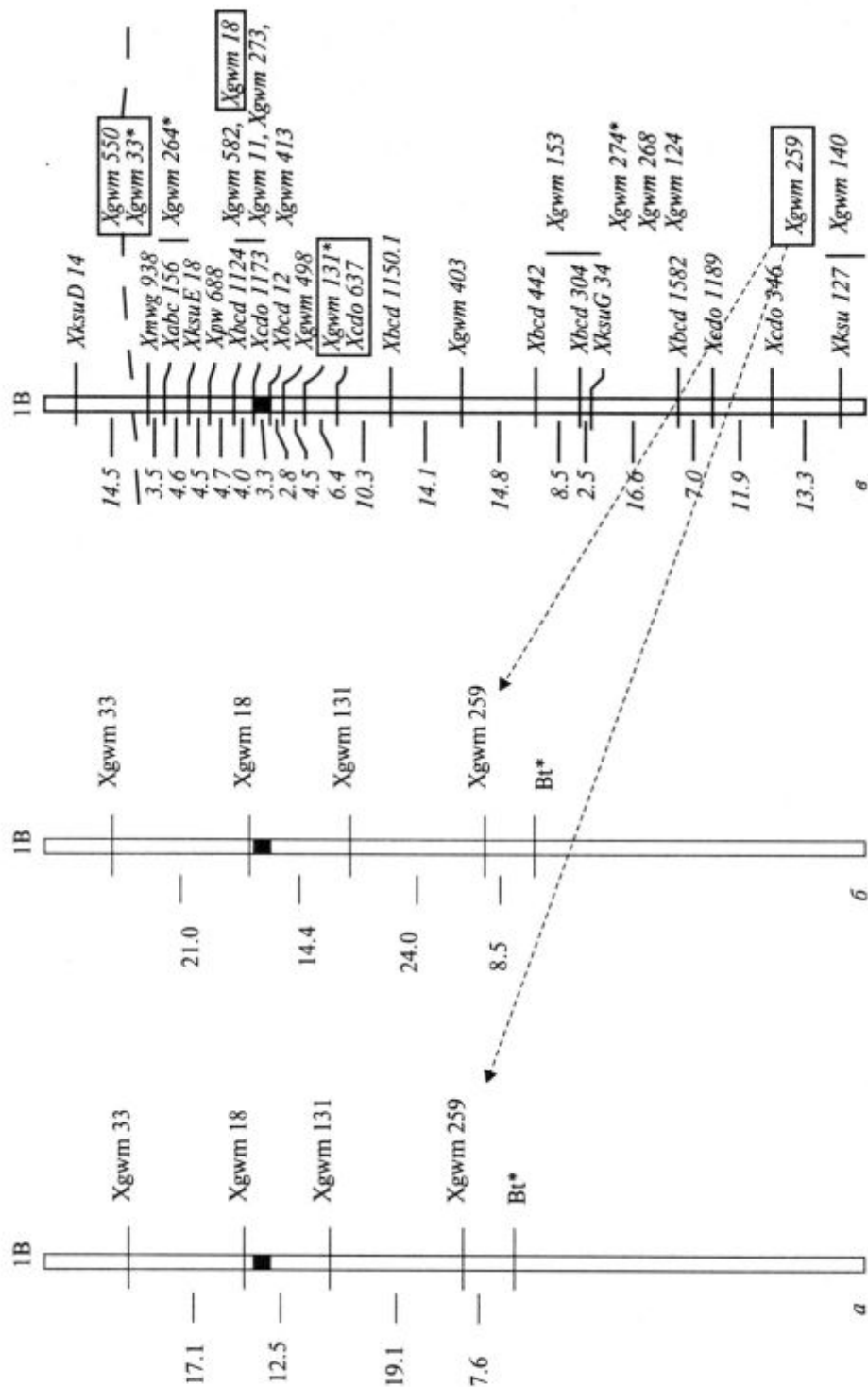
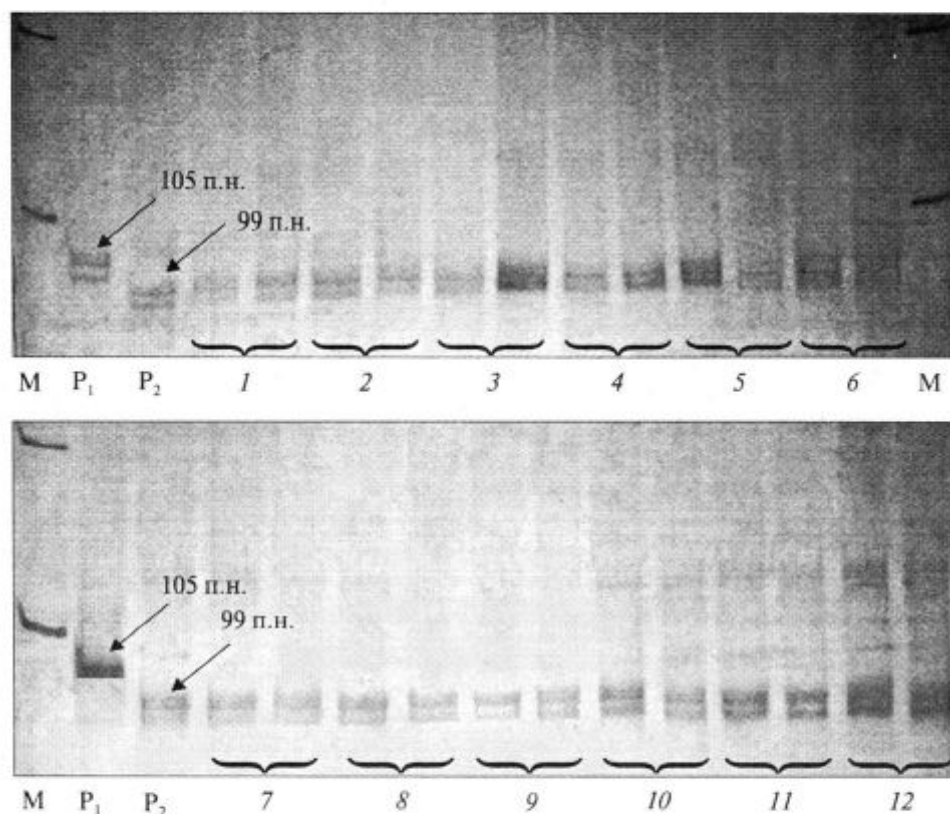


Рис. 2. Результаты построения молекулярно-генетической карты 1В хромосомы мягкой пшеницы с помощью компьютерной программы JOINMAP ver. 2.0 с использованием картирующей функции Козамби (а) и картирующей функции Холдейна (б). Молекулярная карта хромосомы 1В (в) мягкой пшеницы (Roder et al. [8]). Слева даны расстояния между маркерами в сантиморганах. Черным цветом обозначена область локализации центromеры. \* Локализация переданного от *Ae. cylindrica* в мягкую пшеницу гена устойчивости к твердой головне



**Рис. 3.** Электрофореграмма продуктов амплификации ДНК 12 интрогрессивных линий мягкой пшеницы с микросателлитным маркером Xgwm 259. Контроль: P1 — сорт мягкой пшеницы Одесская полукарликовая, P2 — *Aegilops cylindrica*. Линии: 1 — 1/74-91, 2 — 5/35-91, 3 — 5/20-91, 4 — 4/11-91, 5 — 5/43-91, 6 — 5/37-91, 7 — 5/81-91, 8 — 8/2-91, 9 — 8/16-91, 10 — 8/77-91, 11 — 3/36-91, 12 — 4/3-91. М — маркер pUC19/MspI. Стрелками обозначены аллели маркера Xgwm 259

гомозиготных растений популяции F<sub>2</sub> (34 устойчивых и 32 восприимчивых).

Данные ПЦР-анализа по признаку присутствия/отсутствия интрогрессивного фрагмента сопоставляли с результатами гибридологического анализа по ответу растения на заражение (устойчивость : восприимчивость). ISSR- и SSR-анализ показал, что наибольшее совпадение результатов гибридологического и ДНК-анализа проявил SSR-аллель с молекулярной массой 99 п.н. по локусу Xgwm 259 (рис. 1). Маркер Xgwm 259 позволил отличить гомозиготные растения, несущие аллели мягкой пшеницы или *Ae. cylindrica*, и гетерозиготные, несущие оба аллеля родительских форм. Для определения сцепления с геном устойчивости к твердой головне провели генотипирование рекомбинантов популяции F<sub>2</sub> маркером Xgwm 259. С помощью компьютерной программы

«MAPMAKER ver. 3.0» определили расстояние MC-маркера Xgwm 259 от гена устойчивости к твердой головне, которое составило на хромосомной карте пшеницы 8,3 сМ.

Согласно данным о расположении локуса Xgwm 259 на микросателлитной карте мягкой пшеницы [8] удалось локализовать ген устойчивости к твердой головне в теломерной области длинного плеча хромосомы 1В пшеницы.

Для насыщения ДНК-маркерами района локализации гена устойчивости к твердой головне, переданного от *Ae. cylindrica*, использовали RAPD- и ISSR-анализ. 351 RAPD- и 60 ISSR-праймеров позволили проанализировать 3982 RAPD- и 904 ISSR-локусов. Тестирование полиморфных ампликонов, выявленных при амплификации с RAPD- и ISSR-праймерами, не позволило обнаружить сцепление с геном устойчивости к твердой головне.

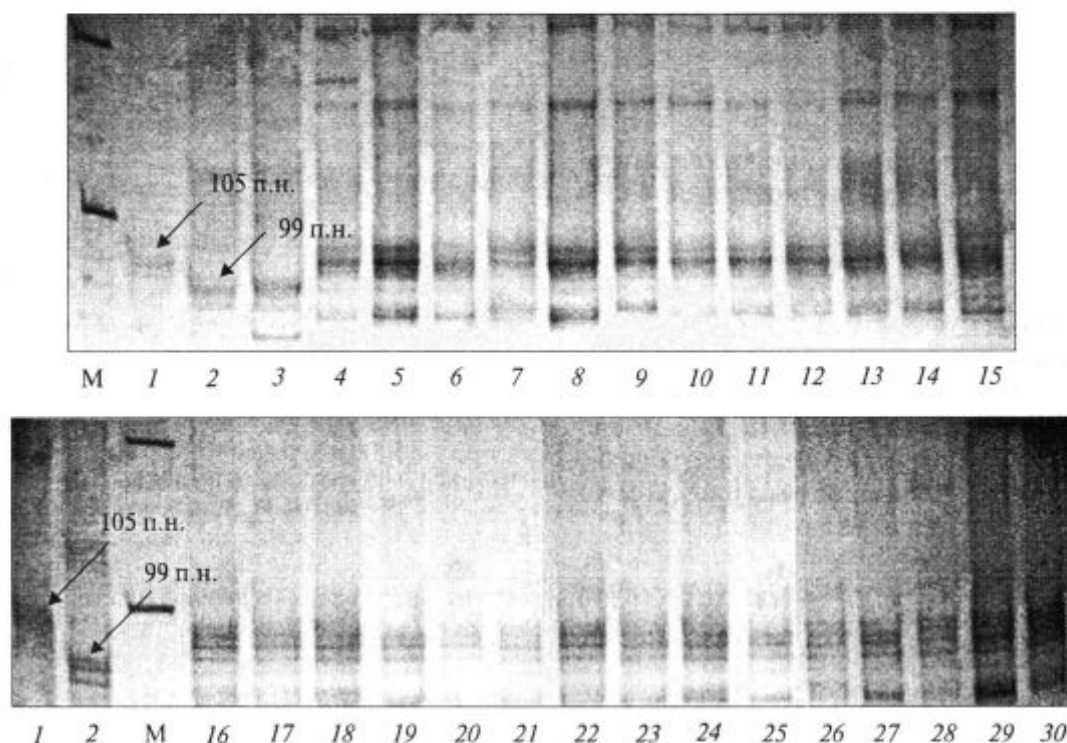


Рис. 4. Электрофорезграмма продуктов амплификации ДНК 30 сортов мягкой пшеницы с микросателлитным маркером Xgwm 259. Контроль: 1 — сорт Одесская полукарликовая, 2 — *Aegilops cylindrica*, 3 — интрогрессивная линия 378/2000. Сорта: 4 — Сирена, 5 — Одесская 132, 6 — Одесская 267, 7 — Одесская 16, 8 — Одесская 51, 9 — Безостая 1, 10 — Зирка, 11 — Кооператорка, 12 — Гирка, 13 — Чайка, 14 — Скороспелка, 15 — Альбатрос, 16 — Украинка одесская, 17 — Одесская красноколосая, 18 — Прогресс, 19 — Обрий, 20 — Лузановка, 21 — Одом, 22 — Якорь, 23 — Куяльник, 24 — Никония, 25 — Кирия, 26 — Струмок, 27 — Повага, 28 — Мироновская 808, 29 — Мироновская юбилейная, 30 — Мироновская 264. М — маркер pUC19/MspI

Молекулярное картирование переданного от *Ae. cylindrica* в мягкую пшеницу гена устойчивости к твердой головне, предварительно локализованного в теломерной области длинного плеча хромосомы 1В пшеницы, проводили с помощью четырех микросателлитных маркеров хромосомы 1В (Xgwm 33-1BS, Xgwm 18-1BS, Xgwm 131-1BL и Xgwm 259-1BL), детектировавших интрогрессивные и новые аллели у родительской линии 378/2000. Полученные данные генотипирования рекомбинантов F<sub>2</sub> (170 индивидуальных растений) и фенотипического проявления устойчивости к твердой головне анализировали с помощью компьютерной программы «JOINMAP ver. 2.0» с картирующей функцией Козамби (рис. 2, а) и Холдейна (рис. 2, б).

Согласно данным микросателлитной карты мягкой пшеницы Roder et al. [8] маркер Xgwm

259 локализован в теломерной области длинного плеча хромосомы 1В мягкой пшеницы (рис. 2, в), при этом по нашим данным указанный маркер локализован в интеркалярной области длинного плеча хромосомы 1В. На основании результатов маркирования можно предположить, что произошла транслокация терминального интрогрессивного фрагмента в интеркалярную область длинного плеча хромосомы 1В мягкой пшеницы, или инверсия фрагмента хромосомы 1В, или локализация маркера Xgwm 259 в интеркалярной области характерна для анализируемых сортов одесской селекции.

Проверка существенности сцепления маркера Xgwm 259 с геном устойчивости к твердой головне. Ценность обнаруженного маркера Xgwm 259 к гену устойчивости к твердой головне проверяли на расщепляющейся популяции F<sub>2</sub>,

полученной от скрещивания линии 378/2000 с сортом мягкой пшеницы Никония. Из 360 растений F<sub>2</sub> 85 восприимчивы к твердой головне, что соответствует расщеплению 3 : 1 ( $\chi^2 = 0,37$ ; при P = 0,75–0,50). Данные микросателлитного анализа рекомбинантов популяции F<sub>2</sub> по маркеру Xgwm 259 сопоставляли с результатами гибридологического анализа по ответу растения на заражение (устойчивость : восприимчивость). В связи с тем, что в F<sub>2</sub> проявляются только гомозиготные по устойчивости к твердой головне растения, проводили оценку способности обнаруженного маркера идентифицировать восприимчивые растения. Маркер Xgwm 259 идентифицировал 85 восприимчивых по фенотипу растений как 83 восприимчивых гомозиготных и 2 устойчивых гетерозиготных генотипа. Из 275 устойчивых по фенотипу растений популяции F<sub>2</sub> маркер Xgwm 259 идентифицировал 16 восприимчивых гомозиготных генотипов. Суммарный процент ошибки маркера по обнаружению восприимчивых растений составил 5 %. Аллель 99 п.н. по локусу Xgwm 259, маркирующий устойчивые к твердой головне генотипы, присутствовал во всех 12 интрогрессивных линиях мягкой пшеницы (BC<sub>1</sub>F<sub>9</sub>), также обладающих устойчивостью к твердой головне, переданной от *Ae. cylindrica* (рис. 3). В тестируемых 24 сортах мягкой пшеницы одесской селекции и трех сортах селекции Мироновского института пшеницы им. В.И. Ремесло не обнаружен аллель 99 п.н. локуса Xgwm 259 (рис. 4).

Таким образом, проведенное ДНК маркирование и картирование перенесенного от *Ae. cylindrica* в мягкую пшеницу гена устойчивости к твердой головне позволило локализовать данный ген в интеркалярной области длинного плеча хромосомы 1В пшеницы на расстоянии 7,6–8,5 сМ дистальнее МС-маркера Xgwm 259. Данный маркер может быть использован в селекции при отборе генотипов пшеницы, устойчивость которых контролируется этим геном.

**SUMMARY.** Introgression lines 5/55-91 and 378/2000 of bread wheat contain the gene of resistance to *Tilletia caries* (DC.) Tul. transferred from *Aegilops cylindrica* Host. Using bulked segregant analysis with ISSR and SSR PCR the linkage of microsatellite locus Xgwm 259 with the gene of common bunt resistance has been identified in F<sub>2</sub> popu-

lation of 378/2000 × Lutestens 23397. DNA mapping made it possible to localize this highly effective gene in the intercalary region of the long arm of wheat chromosome 1B at the distance of 7.6–8.5 cM of the microsatellite Xgwm 259 locus which thus can be used in wheat breeding for selection of genotype resistance to common bunt.

**РЕЗЮМЕ.** В інтрогрессивних лініях озимої м'якої пшениці 5/55-91 та 378/2000 ідентифіковано ген стійкості до *Tilletia caries* (DC.) Tul., що перенесений від *Aegilops cylindrica* Host. За допомогою bulked segregant analysis та тестування ISSR- і SSR-праймерами рекомбінантів популяції F<sub>2</sub> (378/2000 × Лютеценс 23397) визначили зчеплення мікросателітного локуса Xgwm 259 з геном стійкості до твердої сажки. ДНК маркування та картування дозволило локалізувати даний ген в інтеркалярній області довгого плеча хромосоми 1В пшениці на відстані 7,6–8,5 сМ дистальніше мікросателітного локуса Xgwm 259. Даний маркер може бути використаний в селекції при доборі генотипів пшениці, стійкість яких до твердої сажки контролюється цим геном.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бабаянц Л.Т., Дубинина Л.А., Юценко Г.М. Выявление неаллельных известным генов устойчивости к *Tilletia caries* (DC) Tul. линий пшеницы от межвидовой гибридизации (*Triticum aestivum* × *Aegilops cylindrica*) // Цитология и генетика. — 2000. — 34, № 4. — С. 32–40.
2. Бабаянц Л.Т., Рыбалка О.И., Аксельруд Д.В. Нове джерело стійкості пшениці до основних хвороб // Реалізація потенційних можливостей сортів і гібридів Селекційно-генетичного інституту в умовах України: Зб. наук. пр. — Одеса, 1996. — С. 111–116.
3. Бабаянц Л.Т., Барановская В.Л., Дубинина Л.А. Устойчивость озимой пшеницы к твердой головне в Украине // Зб. наук. пр. СГІ. — 2004. — Вип. 6 (46). — С. 254–260.
4. Бабаянц Л.Т., Васильев А.А., Новицкая Н.А. Генетическая основа устойчивости межвидовых гибридов пшеницы к *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *Triticici* // Цитология и генетика. — 1998. — 32, № 6. — С. 20–26.
5. Бабаянц Л.Т., Рыбалка А.И., Бабаянц О.В., Бушулян М.А., Васильев А.А., Дубинина Л.А., Мирось С.Л. Новый исходный материал для селекции пшеницы на устойчивость к возбудителям инфекционных заболеваний // Пшеница и тритикале : Материалы науч.-практ. конф. «Зеленая революция П.П. Лукьяненко». — Краснодар : Сов. Кубань, 2001. — С. 329–336.
6. Методы селекции и оценки устойчивости пшени-



- цы и ячменя к болезням в странах — членах СЭВ. — Прага, 1988. — С. 178—188.
7. *Использование ПЦР-анализа в генетико-селекционных исследованиях* : Науч.-метод. руководство / Под ред. Ю.М. Сиволапа. — К.: Аграр. наука, 1998. — 156 с.
  8. *Roder M.S., Korzun V., Plachke J., Tixier M.-H., Leroy P., Ganal M.W.* A microsatellite map of wheat // *Genetics*. — 1998. — **149**. — P. 2007—2023.
  9. *Сиволап Ю.М., Чеботарь С.В., Топчиева Е.А., Корзун В.Н., Тоцький В.Н.* Исследование молекулярно-генетического полиморфизма сортов *Triticum aestivum* L. с помощью RAPD- и SSRP-анализа // *Генетика*. — 1999. — **35**, № 12. — С. 1665—1673.
  10. *Куц О.О., Чеботарь С.В., Сиволап Ю.М., Тоцький В.М.* Молекулярно-генетичний поліморфізм *Triticum aestivum* L., визначений шляхом inter-SSR ПЛР // *Вісн. ОДУ*. — 2000. — **5**, вип. 1. — С. 97—102.
  11. *Michelmore R.W., Paran I., Kessell R.V.* Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis : A rapid method to detect markers in specific genomic region by using segregation populations // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. — 1991. — **88**. — P. 9828—9832.
  12. *Stam P.* Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package : JoinMap // *Plant J.* — 1993. — **3**. — P. 739—744.
  13. *Тоцький В.М.* Генетика / 2-е вид., випр. та доп. — Одеса : Астропринт, 2002. — 712 с.
  14. *Галаев А.В., Бабаянц Л.Т., Сиволап Ю.М.* Детекция интрогрессии элементов генома *Aegilops cylindrica* Host в геном *Triticum aestivum* L. с помощью ISSR- и SSR-анализа // *Генетика*. — 2004. — № 12. — С. 1654—1661.
  15. *Галаев А.В., Сиволап Ю.М.* Молекулярно-генетический анализ генома пшеницы (*T. aestivum* L.) с интрогрессией генетических элементов *Ae. cylindrica* Host // *Цитология и генетика*. — 2005. — **39**, № 3. — С. 57—66.

Поступила 10.10.05