

В.С. МАРТЫНЕНКО¹, В.В. СКОРИК²,
М.З. АНТОНЮК¹

¹ Институт агробиологии и биотехнологии УААН, Киев

² Носовская селекционно-опытная станция

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОРОТКОСТЕБЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЖИ (*SECALE CEREALE* L.) ПО ПРИЗНАКУ ВЫСОТА РАСТЕНИЯ



*Изложен ход выполнения и результаты генетического анализа короткостебельных популяций ржи *Secale cereale* L. по признаку высота растений. Анализ выполнен с использованием теста шкалирования на материале оценки родительских и гибридных популяций, полученных от циклического скрещивания между четырьмя популяциями в реципроках. Установлены моно-, ди- и тригенные различия между родительскими популяциями ржи по двум генам с неполным доминированием и одному мультиаллерльному гену с аддитивным типом межаллельного взаимодействия.*

© В.С. МАРТЫНЕНКО, В.В. СКОРИК, М.З. АНТОНЮК,
2003

Введение. Создание новых доноров генов, которые контролируют признаки, существенные для растительного вида как объекта культивирования, является важнейшей задачей генетиков. Нельзя считать, что новый донор создан и может использоваться в селекционных программах, пока не установлено, какая генетическая система принимает участие в контроле признака, в качестве фенотипического источника которого новый донор предлагается к использованию. Ответ на этот вопрос определяет, насколько целесообразно использовать новый донор как источник селекционно важного признака и какую именно схему работы с ним нужно использовать для передачи генов, контролирующих признак, в коммерческие сорта культурного вида.

Селекция ржи на устойчивость к полеганию в качестве важнейшего компонента комплекса признаков, обеспечивающих это свойство, включает высоту растения [1, 2]. На Носовской селекционно-опытной станции В. Скориком в результате нескольких скрещиваний между сортами ржи разного происхождения и последующим направленным отбором создано три популяции короткостебельной ржи: Гном 1 (в разных условиях выращивания средняя высота растений варьирует в пределах 80–100 см), Гном 2 (60–80 см) и Гном 3 (20–40 см) [3].

Тесты масштабного шкалирования используются для генетического анализа гомозиготных родительских линий и требуют наличия гибридов расщепляющихся популяций. Рожь посевная — вид с перекрестным опылением, обязательность которого на генетическом уровне контролируется по меньшей мере тремя генами самонесовместимости [4–6], и уже по этой причине в норме не может быть представлена линиями, гомозиготными по всем генам. Однако тот способ создания короткостебельных популяций, который использовал Скорик [3], а именно многолетний направленный отбор с постоянным удалением из популяций растений, высота которых превышала определенный, выбранный им уровень, позволяет предположить, что по генам, имеющим выраженное влияние на признак высота растений, в популяциях Гном 1, 2 и 3 достигнут высокий уровень гомозиготизации. То же касается короткостебельного сорта Болгарская короткостебельная, который был исходным компонентом скрещивания для всех трех короткостебельных популяций Гном и тоже в последующие 30 лет после инициального скрещивания подвергался стабилизи-

рующему отбору на определенное значение высоты растений. Это позволяет работать с четырьмя популяциями как с линиями, чистыми относительно интересующих нас генов. Та часть генотипа любой линии из состава популяции, которая не имела отношения к контролю признака высота растения, отбору на гомозиготность не подвергалась. Тем самым были сохранены условия для нормального перекрестного оплодотворения внутри каждой из популяций.

В настоящей работе представлены результаты генетического анализа популяций Болгарская короткостебельная, Гном 1, 2 и 3, выполненного с целью установления количества эффективных генов (QTLs), которые определяют высоту растений в этих популяциях, и выявления типа межаллельного и межгенного взаимодействия в системе идентифицированных генотипов.

Материал и методы. В качестве растительного материала использовали короткостебельные популяции Гном 1 (Г1), Гном 2 (Г2) и Гном 3 (Г3), короткостебельный сорт ржи Болгарская короткостебельная (к-1028) (БК) и гибриды между ними. Информация о получении гибридного материала представлена на рис. 1 и в табл. 1.

Весь растительный материал был выращен в 2002 г. в полевых условиях двумя рандомизированными блоками без изоляторов с площадью питания 5×30 см. Для его оценки по изучаемому признаку каждое растение во всех родительских и гибридных популяциях было измерено от основания стебля до верхушки главного колоса во

время уборки зрелых растений. Статистическая обработка данных включала вычисление популяционных статистик первого и второго порядка и проверку распределения отклонений от среднего значения в каждой из изученных популяций на соответствие нормальному закону [7]. Генетический анализ выполнен с использованием объединенного теста Кавалли [8].

Результаты исследований и их обсуждение. Родительские популяции в течение четырех лет, с 1999 по 2002 гг., изучали на фенотипическую однородность по высоте растений. Не было выявлено ни одного случая несоответствияциальному закону распределения отклонений вариант от среднего значения, хотя абсолютные величины средних значений сильно варьируют по годам в зависимости от условий выращивания. Это может быть рассмотрено как косвенное доказательство отсутствия в популяции групп, разнородных в отношении генов, которые вносят существенный вклад в рассматриваемый признак. Результаты такой оценки для родительских и гибридных популяций за 2002 г. представлены в табл. 1 и на рис. 2. Нормальное распределение частот вариант оказалось характерным и для F_1 (рис. 2, б) от всех комбинаций скрещивания. Это свидетельствует в пользу нашего предположения о генетической гомогенности родительских популяций относительно генов высоты растений. Иная картина наблюдается в расщепляющихся популяциях (табл. 1 и рис. 2, в): несоответствие распределений частот разных вариантов нормальному закону проявляется либо как двугорбое распределение, либо как отклонение в сторону более высокорослого родителя, что может быть частным случаем двугорбости с обширной областью трансгрессии. Это позволяет предположить, что в контроле рассматриваемого признака участвует небольшое число генов с выраженным вкладом в фенотип растения. Чтобы получить хотя бы общее представление о структуре геномов исходных форм относительно генов высоты растений, мы обратились к тесту совместного шкалирования.

Количество оцененных популяций в подавляющем большинстве комбинаций скрещивания позволяло испытать модель со взаимодействием двух несцепленных генов. Из десяти изученных комбинаций только в двух были получены значения χ^2 , превышающие табличные при $p = 0,05$ и соответствующие числа степеней свободы (табл. 2).

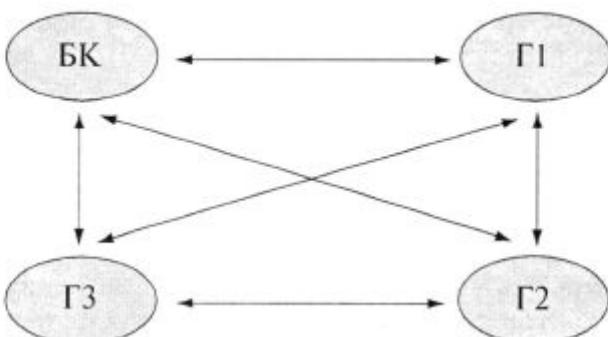


Рис. 1. Схема циклического скрещивания между родительскими формами. Все гибриды F_1 получены в рецепторах. От всех гибридов F_1 получены популяции F_2 (за исключением комбинации $G3 \times G1$) и бекроссы к материнскому и отцовскому компоненту скрещивания, кроме тех комбинаций, где материнским компонентом был Г3

Таблица 1

Величины выборок изученного растительного материала и соответствие распределения отклонений вариант от средних значений нормальному закону (χ^2)

Материнский компонент скрещивания	Отцовский компонент скрещивания			
	Болгарская короткостебельная	Гном 1	Гном 2	Гном 3
F_1				
Болгарская короткостебельная	90(6,91)	106(7,91)	59(2,34)	153(6,58)
Гном 1	157(2,37)	93(5,01)	114(10,14)	160(8,69)
Гном 2	102(6,01)	217(10,32)	68(3,88)	111(3,85)
Гном 3	25(6,59)	21(—)	9(—)	29(6,24)
F_2				
Болгарская короткостебельная	×	171(4,17)	38(3,02)	84(1,89)
Гном 1	48(9,53*)	×	34(34,28**)	213(10,88)
Гном 2	33(4,03)	82((53,29**))	×	179(9,27)
Гном 3	105(15,99**)	Нет	72(7,52)	×
Беккросс к высокорослому компоненту скрещивания				
Болгарская короткостебельная	×	88(8,57)	65(5,41)	29(5,36)
Гном 1	182(2,17)	×	80(14,83**)	373(45,60**)
Гном 2	82(6,02)	126(13,90*)	×	49(7,28)
Беккросс к низкорослому компоненту скрещивания				
Болгарская короткостебельная	×	79(9,93*)	133(12,77**)	44(15,68**)
Гном 1	72(14,42**)	×	50(16,20**)	125(7,20)
Гном 2	74(11,01*)	166(11,30*)	×	44(6,34)

Примечание. Жирным шрифтом выделены характеристики родительских форм. В скобках приведены значения χ^2 . Превышение эмпирическим значением стандартного для определяемого величиной выборки числа степеней свободы обозначено: * на уровне значимости $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

В остальных восьми случаях были получены ряды теоретических средних значений, прекрасным образом совпадающие с эмпирическими аналогами (данные в статье не приведены). Следующие соображения заставляют отнести к полученным результатам осторожно. Во-первых, каким бы подготовленным ни был наш растительный материал, выращенный в полевых условиях в двух повторностях, после принудительного самоопыления внутри популяции под общим изолятором (вполне возможен отбор против некоторых гамет или зигот), он, безусловно, не является модельным в том плане, что ошибки как генетического фона, так и фона условий выращивания здесь не сведены к минимуму. На формирование

эмпирических средних значений помимо генетических эффектов в одних и тех же условиях выращивания могут влиять следующие факторы, какие мы не можем учесть в рамках выполненного эксперимента: 1) родительские популяции могли быть не полностью гомозиготными или полиморфными по главным генам, контролирующими признак; 2) главный ген (гены) может быть сцеплен с одним из генов самонесовместимости, и в зависимости от силы сцепления это отразится в той или иной степени на формировании фенотипического расщепления в некоторых популяциях; 3) материнский эффект может искажать картину расщепления на фенотипическом уровне; 4) нельзя исключить влияния дифференциальной

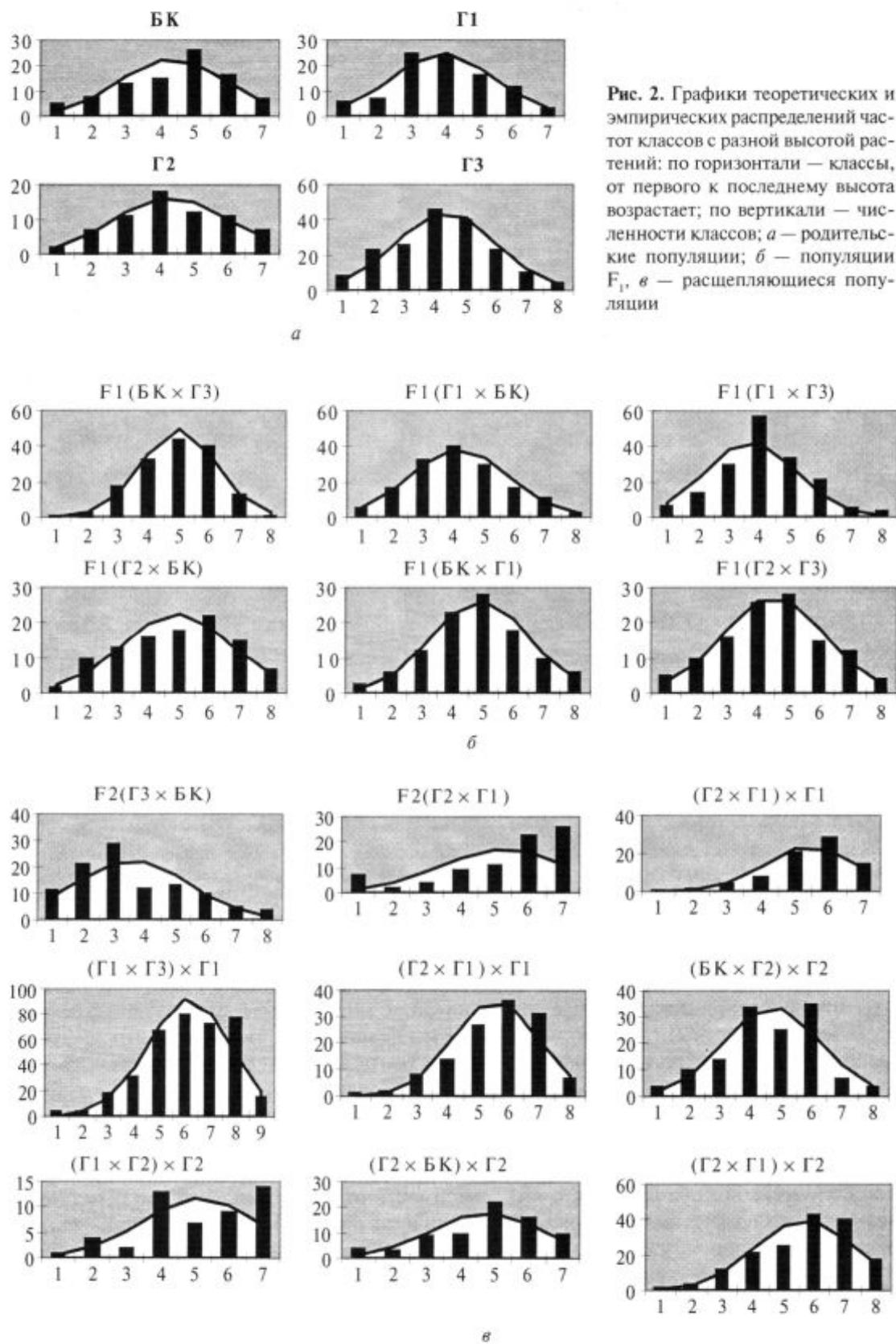


Рис. 2. Графики теоретических и эмпирических распределений частот классов с разной высотой расстений: по горизонтали — классы, от первого к последнему высота возрастает; по вертикали — численности классов; *a* — родительские популяции; *б* — популяции F_1 ; *в* — расщепляющиеся популяции

Таблица 2
Результаты теста совместного шкалирования для популяций ржи Болгарская короткостебельная,
Гном 1, 2 и 3 по признаку высота растений

Параметры	Значения генетических эффектов \pm ошибка				
	БК \times Г1	БК \times Г2	БК \times Г3	Г1 \times Г2	Г1 \times Г3
m	116,42 \pm 0,59	108,43 \pm 0,75	789,60 \pm 0,61	103,91 \pm 0,96	74,02 \pm 0,63
[d]	4,60 \pm 0,65	12,99 \pm 0,91	42,87 \pm 0,61	8,38 \pm 0,96	38,29 \pm 0,63
[h]	—	—	27,95 \pm 5,62	-18,63 \pm 4,77	22,99 \pm 3,03
[i]	—	—	—	—	—
[j]	-7,52 \pm 3,13*	-24,97 \pm 3,96	-48,99 \pm 7,20	-8,69 \pm 4,28*	-7,31 \pm 2,90*
[l]	-5,14 \pm 1,40	-0,72 \pm 1,18"	-21,20 \pm 5,65	21,14 \pm 4,58	-16,1 \pm 2,91
χ^2	1,01	2,64	0,00	0,50	17,91

Параметры	Значения генетических эффектов \pm ошибка				
	Г2 \times Г3	Г1 \times БК	Г2 \times БК	Г3 \times БК	Г2 \times Г1
m	73,91 \pm 0,64	116,77 \pm 0,59	109,13 \pm 0,75	78,67 \pm 0,64	103,18 \pm 0,99
[d]	29,79 \pm 0,85	4,59 \pm 0,75	13,23 \pm 0,91	42,89 \pm 0,65	8,64 \pm 0,92
[h]	—±	—	—	7,83 \pm 1,19	—
[i]	-8,44 \pm 1,10	—	—	—	—
[j]	-41,25 \pm 5,15	17,63 \pm 3,09	-14,26 \pm 4,30	—	4,10 \pm 2,7"
[l]	—	-4,02 \pm 1,2**	-6,62 \pm 1,27	—	-5,38 \pm 1,11
χ^2	2,36	29,08	1,96	0,33	0,99

Примечание. Отношение параметра к своей ошибке (значимость по t-критерию) помечена * при $p < 0,05$; ** при $p < 0,01$ и " при $p > 0,05$. В остальных случаях значимость теоретического среднего m и генетических эффектов определяется на уровне $p < 0,001$.

Таблица 3
Статистические характеристики изученных популяций: $x \pm m_x$ и s (последнее только для беккроссов)

Материнский компонент скрещивания	Отцовский компонент скрещивания			
	Болгарская короткостебельная	Гном 1	Гном 2	Гном 3
F_1				
Болгарская короткостебельная	121,47 \pm 1,03	111,68 \pm 1,20	107,73 \pm 0,83	85,35 \pm 0,85
Гном 1	112,83 \pm 1,01	112,3 \pm 1,08	106,43 \pm 0,97	80,91 \pm 0,66
Гном 2	102,30 \pm 0,94	97,98 \pm 0,82	95,53 \pm 1,58	74,98 \pm 1,04
Гном 3	70,28 \pm 3,21	±	71,89 \pm 2,25	35,72 \pm 0,67
F_2				
Болгарская короткостебельная	—	114,62 \pm 1,80	104,76 \pm 2,29	87,24 \pm 1,94
Гном 1	104,60 \pm 2,16	—	97,62 \pm 3,34	85,33 \pm 1,07
Гном 2	106,52 \pm 2,18	101,93 ±	—	73,61 \pm 0,94
Гном 3	75,38 \pm 1,79	—	80,85 \pm 1,60	—

Окончание табл. 3

Материнский компонент скрещивания	Отцовский компонент скрещивания			
	Болгарская короткостебельная	Fном 1	Fном 2	Fном 3
Беккросс к более высокорослому компоненту скрещивания				
Болгарская короткостебельная	— 114,95 ± 1,13 10,58	109,42 ± 1,78 14,38	96,48 ± 2,38 12,79	
Fном 1	123,17 ± 0,80 10,74	— 102,05 ± 1,18 10,57	97,93 ± 0,72 13,92	
Fном 2	111,60 ± 1,39 12,59	106,96 ± 0,62 6,97	— 74,67 ± 2,0 14,00	
ВС к более низкорослому компоненту скрещивания				
Болгарская короткостебельная	— 114,3 ± 0,84 7,47	108,17 ± 0,78 9,05	78,11 ± 2,65 17,59	
Fном 1	110,5 ± 1,16 9,86	— 98,1 ± 1,52 10,71	62,06 ± 1,12 12,54	
Fном 2	105,55 ± 1,36 11,72	96,08 ± 0,86 11,12	— 66,20 ± 1,54 10,21	

Примечание. Жирным шрифтом выделены характеристики родительских форм.

Таблица 4
Результаты тестирования генетических различий между компонентами скрещивания на соответствие
аддитивно-доминантной модели наследования признака высота растения

Популяции	Теоретические значения признака и генетических параметров				
	BK × Г1	BK × Г2	BK × Г3	Г1 × Г2	Г1 × Г3
P ₁	121,50	121,14	122,07	111,76	113,88
F ₁	111,77	107,90	86,33	105,46	82,84
F ₂	114,35	107,65	82,71	104,35	79,07
P ₂	112,34	95,03	36,11	94,73	36,70
χ ₂	0,05	4,22	12,28	15,23	46,05
m	116,92 ± 0,70	108,09 ± 0,78	79,09 ± 0,64	103,25 ± 0,80	75,29 ± 0,63
[d]	4,58 ± 0,73	13,06 ± 0,81	42,98 ± 0,65	8,51 ± 0,81	38,59 ± 0,66
[h]	-5,15 ± 1,48	-0,88 ± 1,21 ^а	7,24 ± 1,11	2,21 ± 1,27 ^а	7,55 ± 1,04
Популяции	Теоретические значения признака и генетических параметров				
	Г2 × Г3	Г1 × BK	Г2 × BK	Г3 × BK	Г2 × Г1
P ₁	96,50	120,43	121,58	121,56	112,47
F ₁	76,27	110,80	102,51	70,84	98,23
F ₂	71,29	113,31	105,57	75,76	101,18
P ₂	36,14	111,21	95,70	35,78	95,78
χ ₂	8,16	41,35	0,48	0,33	0,61
m	66,32 ± 0,71	115,82 ± 0,71	108,64 ± 0,78	78,67 ± 0,64	104,12 ± 0,77
[d]	30,18 ± 0,74	4,61 ± 0,72	12,94 ± 0,81	42,89 ± 0,65	8,35 ± 0,81
[h]	9,94 ± 1,25	-5,03 ± 1,22	-6,13 ± 1,26	7,83 ± 1,19	-5,89 ± 1,21

Примечание. Во всех случаях, кроме обозначенных пометкой ^а, значимость теоретического среднего m и генетических эффектов [d], [h] по t-критерию определяется на уровне p < 0,001. P₁ — всегда более высокорослый компонент скрещивания.

жизнеспособности разных генотипов на формирование распределения частот разных значений признака в расщепляющихся популяциях. Первые два из перечисленных факторов могут оказаться взаимообусловленными. Наличие материнского эффекта можно выявить при соответствующем увеличении количества популяций за счет поколений от скрещивания (не самоопыление), и также легко учесть его в модели теста шкалирования. Дифференциальную жизнеспособность можно выявить, но учесть при построении модели сложно без проведения дополнительных экспериментов. Более других интересуют нас первых два фактора как наиболее существенных для решения вопроса об оптимальной стратегии использования нового гена (генов) короткостебельности в селекции. Этот вопрос может быть разрешен при условии, что нам удастся найти сцепление между главным геном (генами) высоты растений и какими-либо генетическими маркерами. Однако прежде всего нужно все же установить генетический контроль признака.

Из табл. 2 видно, что наблюдается известное совпадение величин m [d] [h] в реципрокных скрещиваниях и большой разнобой в параметрах взаимодействия генов. На наш взгляд, это имеет совсем простое объяснение: модель со взаимодействием двух несцепленных генов использует параметры межгенного взаимодействия для «подгонки» теоретических средних к эмпирическим аналогам. Вместе с тем внимательное рассмотрение эмпирических средних значений (табл. 3) у родительских популяций и гибридов первого поколения и результаты сравнения средних значений гибридов F_1 от реципрокных скрещиваний друг с другом и с арифметической средней между родителями показывают, что вряд ли какие-то генетические эффекты, кроме аддитивных и неполного доминирования, играют роль в определении фенотипов четырех исходных популяций и гибридов между ними.

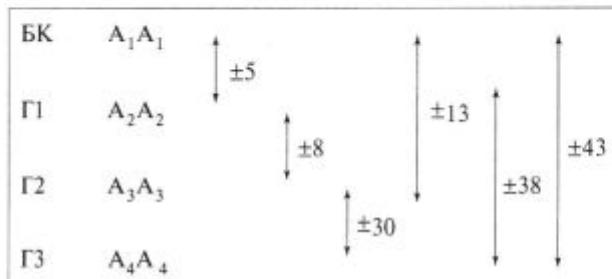


Рис. 3. Качественные выражения (см) эффектов замены одной пары аллелей гена A на другую пару. При замене в направлении от A_1 до A_4 эффекты со знаком минус, в обратном направлении — со знаком плюс

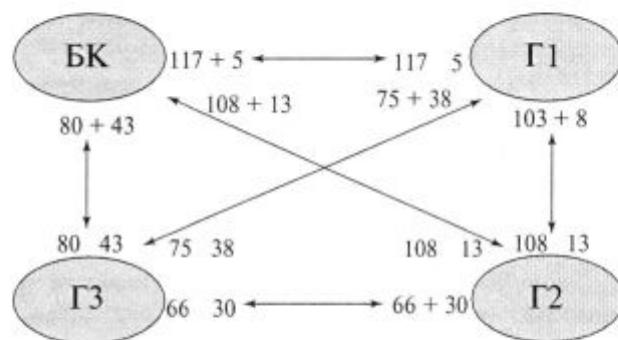


Рис. 4. Вклад аддитивных генов в фенотипические средние родительских форм, выраженный как $m \pm d$, см

Учитывая то обстоятельство, что возможное искажение фенотипического расщепления за счет сцепления исследуемых нами генов с генами самонесовместимости или любым другим фактором отбора против определенных гамет скажется в расщепляющихся поколениях, мы рассчитали аддитивно-доминантные модели для всех комбинаций скрещивания на том же самом материале, исключив данные оценки беккроссов (табл. 4). В отличие от модели со взаимодействием, при испытании АД-модели для половины комбинаций скрещиваний получили значения χ^2 , превышающие стандартные для $k = 1$ и $p = 0,05$. Однако

Генотипы исследованных популяций и отношения гетерогенности между ними

Популяция	Генотип	Уровень гетерогенности для сравниваемой пары			
Болгарская короткостебельная	A_1A_1bbCC				
Гибрид 1	A_2A_2BBCC	ди			
Гибрид 2	A_3A_3BBCC	ди	ди	моно	
Гибрид 3	A_4A_4bbcc			три	три

совпадение теоретических средних и генетических эффектов [d] и [h] в реципрокных скрещиваниях имело место практически всегда. Сопоставление эмпирических средних (табл. 3) с полученными теоретическими (табл. 4) показывает, что несоответствие двух рядов средних во всех случаях без исключения обеспечивается отклонением эмпирического среднего F_2 от теоретического. Если именно расщепляющееся поколение есть источник несоответствия двух рядов, это показывает, что скорее всего п. 4 из нашего приведенного перечня возможных причин отклонения результатов наблюдений от теоретически ожидаемых является источником искажения расщепления против теоретически ожидаемого на основе АД-модели.

Полученные результаты позволили нам предположить, что в контроле признака высота растений принимают участие немногие гены с аддитивным действием и неполным доминированием. Учитывая, что все три популяции Гном имеют в качестве своего прародителя сорт короткостебельной ржи Болгарская короткостебельная и инициальные скрещивания, выполненные 30 лет назад, включали в качестве родительского компонента этот сорт в довольно не выровненном относительно высоты растений виде, мы предположили, что он мог быть полиморфным по нескольким аллелям одного и того же гена короткостебельности с аддитивным межаллельным действием. Каждая из трех разновысоких популяций Гнома, произошедшая от этого сорта, в силу действия направленного отбора явилась результатом фиксации разных аллелей гена (обозначим A), в разной степени уменьшающих длину стебля. По результатам теста шкалирования популяциям можно приписать разные генотипы по этому гену и определить вклад аддитивных аллелей в фенотипическую среднюю (рис. 3). Поскольку эффект неполного доминирования также установлен при циклическом скрещивании четырех популяций, мы использовали сопоставление дисперсий в беккросах к обоим родителям (табл. 3), чтобы установить, какой из компонентов скрещивания имеет гены с эффектом доминирования (по наличию меньшей дисперсии в соответствующем беккроссе [8]). По результатам такого сравнения в сочетании с итогами теста совместного шкалирования можно предположить, что популяции Гном 1 и Гном 2 имеют один и тот же ген с неполным доминированием (B), уменьшающий

высоту растения. Его рецессивные аллели свойственны Болгарской короткостебельной и популяции Гном 3. Ген с неполным доминированием, действующий в сторону увеличения признака (*C*), имеется у Болгарской короткостебельной, Гнома 1 и Гнома 2, а Гном 3 несет рецессивные аллели этого гена. Поскольку результатом нашего исследования является только предварительная идентификация генотипов относительно содержащихся в них QTL высоты растений, мы даем им сугубо условные обозначения, не придерживаясь общепринятой номенклатуры (табл. 5).

Сложность генетического анализа вида, который является облигатным перекрестником, понятна, и мы далеки от мысли, что установленные нами генотипы не будут пересмотрены после того, как, используя результаты, полученные на этом этапе, мы сумеем подключить к анализу генетические маркеры. Однако то обстоятельство, что исследование выполнено на специально и целенаправленно подготовленном материале и скрещивания выполнены как циклические и реципрокные (рис. 4), позволяет надеяться, что полученные результаты в основном адекватно описывают реальное состояние исследованных генотипов и помогут сделать правильный выбор в определении комбинаций скрещивания, которые наиболее пригодны для их изучения с помощью генетических маркеров.

SUMMARY. The process and results of genetic analysis of the short-stem rye populations (*Secale cereale* L.) for the trait "plant height" are described. The analysis has been performed with the joint scaling test using data of estimation of the parental and hybrid populations developed in the cyclic reciprocal crosses between four initial populations. Monogenic, digenic, and trigenic differences between parental rye populations for two genes of incomplete dominance and one multiallelic gene with additive allelic interaction were determined.

РЕЗЮМЕ. Наведено хід виконання та результати генетичного аналізу короткостеблих популяцій жита *Secale cereale* L. з ознакою висота рослин. Для аналізу застосовано тест сумісного шкалювання на матеріалі оцінки батьківських та гібридних популяцій, які отримано від циклічного скрещування між чотирма популяціями у реципроках. Встановлено моно-, ди- та тригенні розбіжності між батьківськими популяціями жита за двома генами з неповним домінуванням та одному мультиалельному гену з адитивним типом міжалельної взаємодії.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Brown C.M., Forsberg R.A. Oat. Principles of Cultivar Development. Vol. 2. / Ed. Fehr. — New York; London, 1987. — P. 295–345.

2. Скорик В.В. Рекуррентная селекция озимой ржи на короткостебельность // Селекция и семеноводство. — Киев : Урожай, 1986. — 61. — С. 21–30.
3. Скорик В.В., Скорик Н.В. Генетико-статистична характеристика нових різновисоких донорів короткостеблості озимого жита // Цитологія і генетика. — 2002. — 36, №6. — С. 16–20.
4. Voylokov A.V., Fuong F.T., Smirnov V.G. Genetic studies of self-fertility in rye (*Secale cereale* L.). 1. The identification of genotypes of self-fertile lines for the *Sf* alleles of self-incompatibility genes // Theor. Appl. Genet. — 1993. — 87. — P. 616–618.
5. Fuong F.T., Voylokov A.V., Smirnov V.G. Genetic studies of self-fertility in rye (*Secale cereale* L.). 2. The search for isozyme marker genes linked to self-incompatibility loci // Theor. Appl. Genet. — 1993. — 87. — P. 619–623.
6. Voylokov A.V., Korzun V., Börner A. Mapping of three self-fertility mutations in rye (*Secale cereale* L.) using RFLP, isozyme and morphological markers // Theor. Appl. Genet. — 1997. — 97. — P. 147–153.
7. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. — Минск : Выш. шк., 1973.
8. Mather K., Jinks J.L. Biometrical genetics. The study of continuous variation. — London, 1971. — 382 p.

Поступила 19.06.03