

Я.Ю. ШАРЫПИНА¹, В.Н. ПОПОВ²,
Т.А. ДОЛГОВА³, В.В. КИРИЧЕНКО¹

¹ Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева, Харьков

² Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева

³ Национальный фармацевтический университет, Харьков
E-mail: vnprop@mail.ru

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА.

1. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ОКРАСКИ ЛОЖНОЯЗЫЧКОВЫХ ЦВЕТКОВ, ВЕТВИСТОСТИ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЫ



Изучали наследование окраски ложноязычковых цветков подсолнечника на коллекционном материале Института растениеводства им. В.Я. Юрьева. В первом поколении выявили только желтую окраску, наиболее распространенную среди всех типов окрасок цветков. Во втором поколении в различных комбинациях скрещивания наблюдали расщепления на фенотипические классы в соотношениях 3 : 1 и 9 : 3 : 4, свидетельствующие о различии изучаемых форм по одному и двум генам соответственно. Изучение наследования ветвистости и восстановления фертильности пыльцы у исследованных инбредных линий подсолнечника выявило моногенный контроль различий по этим признакам. Установили, что все гены, контролирующие изучаемые признаки, наследуются независимо.

© Я.Ю. ШАРЫПИНА, В.Н. ПОПОВ, Т.А. ДОЛГОВА,
В.В. КИРИЧЕНКО, 2008

Введение. Внутривидовое разнообразие качественных признаков у подсолнечника довольно велико [1, 2]. В последнее время исследователей привлекает признак окраски ложноязычковых цветков (ОЛЦ), который имеет важное значение в селекции подсолнечника. Вовлечение в селекционный процесс генов, контролирующих разное проявление этого признака, позволяет создавать декоративные формы этой культуры [3–5]. Сегодня на мировом рынке представлено более 60 декоративных сортов и гибридов подсолнечника [3]. Кроме того, различные типы ОЛЦ могут быть использованы как морфологические маркеры для определения подлинности, чистоты и однородности селекционного материала этой культуры. В соответствии с этим во многих учреждениях ведется работа по созданию морфологических признаков коллекций подсолнечника. Такие признаковые коллекции, дающие представление о разнообразии изучаемого вида, сформированы на Североамериканской опытной станции (США) [6], во Всероссийском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова (Россия) [2], Институте масличных культур (Украина) [7] и др. При вовлечении в скрещивания коллекционных форм различного происхождения можно определить общее количество генов, контролирующих определенный признак, в том числе и ОЛЦ подсолнечника. В Институте растениеводства им. В.Я. Юрьева создана коллекция инбредных линий подсолнечника, у которых ОЛЦ варьирует от желтой до абрикосовой. При этом остается неизвестным количество генов ОЛЦ, по которым различаются упомянутые образцы подсолнечника.

В связи с этим целью настоящей работы было изучение изменчивости и наследования ОЛЦ, а также установление локализации относительно друг друга генов ОЛЦ, ветвистости и восстановления фертильности пыльцы коллекции инбредных линий подсолнечника Института растениеводства им. В.Я. Юрьева.

Материалы и методы. В качестве исходного материала были использованы 8 инбредных линий подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) мутантного происхождения, созданные в отделе селекции масличных культур Института растениеводства им. В.Я. Юрьева. Использование химических мутагенов позволило отобрать мутантные формы и на их основе путем многократного инцухта получить инбредные

линии со следующими вариантами ОЛЦ: желтая (ж.), лимонная (л.), оранжевая (ор.), светло-желтая (св.-ж.) и абрикосовая (абр.). Эти линии различались и по признаку «ветвистость». В скрещивания были вовлечены инбредные линии со следующими характеристиками морфологических признаков: Мх1829В (абр., ветвистая); Мх1823В (л., ветвистая); Мх4В (л., ветвистая); Мх217/8 (св.-ж., без ветвления), Мх168 (св.-ж., без ветвления); Мх215 (ор., без ветвления); Мх42 (ж., без ветвления); Мх262В (ж., без ветвления).

Для изучения генетического контроля переносимых признаков и проведения теста на наличие сцепления между генами, отвечающими за их контроль, были проведены реципрокные скрещивания по схеме, представленной в табл. 1. Всего получено 36 реципрокных гибридных комбинаций, а 2 комбинации (Мх168 × Мх42 и Мх217 × Мх215) удалось осуществить только в одном направлении.

Гибридизацию осуществляли на фертильной основе по следующей схеме. До начала цветения обеспечивали изоляцию корзинок подсолнечника, помещая их под пергаментные изоляторы. С началом зацветания первого яруса трубчатых цветков проводили их кастрацию в утренние часы (с 6.00 до 8.00). Удаление тычинок выполняли на 3–4 ярусах корзинки подсолнечника. Во избежание попадания пыльцы на рыльца с цветков, расположенных в центральной части корзинки, их удаляли скальпелем. Кастрированные цветки опыляли пыль-

цей отцовской формы 3–4 раза. Расщепляющиеся популяции F₂ получали путем самоопыления индивидуальных корзинок F₁ под пергаментными изоляторами.

Проверку нулевой гипотезы о соответствии фактического расщепления теоретически ожидаемому, а также тест на сцепление между генами выполняли с применением критерия χ^2 [8].

Результаты исследований и их обсуждение. Из источников литературы известно, что среди образцов подсолнечника выявлено существенное разнообразие по ОЛЦ, которую можно разграничить на две группы – антоциановой и неантоциановой природы. ОЛЦ неантоциановой природы встречается в разных вариантах, начиная от бледно-желтой и заканчивая абрикосовой, с различными промежуточными типами окрасок цветков. Среди образцов подсолнечника наиболее распространенной является желтая ОЛЦ, которая контролируется комплементарно взаимодействующими доминантными аллелями разных генов [4]. Эти гены в гомозиготном рецессивном состоянии контролируют другие типы окрасок, например, ген *o* обуславливает оранжевую окраску, *l* – лимонную, гены *ly* и *ap* – светло-желтую и абрикосовую соответственно [9–12].

Изучение коллекции инбредных линий подсолнечника показало, что исследуемые образцы характеризовались высокой автофертильностью, которая позволила получить достаточное количество семян, внутрилинейной стабильностью (константность) и четким про-

Таблица 1

Схема скрещиваний между инбредными линиями подсолнечника

♀	♂							
	Мх262В, ж.	Мх42, ж.	Мх1829, абр.	Мх4В, л.	Мх1823, л.	Мх215, ор.	Мх217, св.-ж.	Мх168, св.-ж.
Мх262В, ж.	—	—	+	+	—	+	+	—
Мх42, ж.	—	—	+	+	+	+	—	—
Мх1829, абр.	+	+	—	+	+	+	+	—
Мх4В, л.	+	+	+	—	+	+	+	—
Мх1823, л.	—	+	+	+	—	+	—	+
Мх215, ор.	+	+	+	+	+	—	—	—
Мх217, св.-ж.	+	—	+	+	—	+	—	+
Мх168, св.-ж.	—	+	—	—	+	—	+	—

Примечание. «+» – прямое и обратное скрещивание; «+*» – скрещивание реализовано только в одном направлении; «—» – скрещивание не проводилось или не удалось осуществить.

Таблица 2

Расщепление по разным типам окраски ложноязычковых цветков подсолнечника в F₂

♀	♂							
	Мх262В, ж.	Мх42, ж.	Мх1829, абр.	Мх4В, л.	Мх1823, л.	Мх215, ор.	Мх217, св.-ж.	Мх168, св.-ж.
Мх262В, ж.	—	—	100:35 ¹ ж.:абр. (0,07)	125:36 ¹ ж.:л. (0,6)	—	110:37 ¹ ж.:ор. (0,0)	79:28 ¹ ж.:св.-ж. (0,08)	—
Мх42, ж.	—	—	66:17 ¹ ж.:абр. (0,91)	118:36 ¹ ж.:л. (0,22)	74:27 ¹ ж.:л. (0,16)	91:20 ¹ ж.:ор. (2,83)	—	—
Мх1829, абр.	75:25 ¹ ж.:абр. (0,0)	93:36 ¹ ж.:абр. (0,59)	—	54:12:14 ² ж.:абр.:л. (4,2)	61:21:23 ² ж.:абр.:л. (0,56)	91:25:28 ² ж.:ор:абр. (3,17)	63:19:25 ² ж.:св.- ж.:абр. (0,31)	—
Мх4В, л.	109:26 ¹ ж.:л. (2,37)	114:40 ¹ ж.:л. (0,08)	91:32:34 ² ж.:абр.:л. (1,01)	—	—	76:27:34 ² ж.:ор.:л. (0,09)	80:20:31 ² ж.:св.-ж.:л. (0,31)	—
Мх1823, л.	—	101:29 ¹ ж.:л. (0,51)	108:39:40 ² ж.:абр.:л. (1,5)	—	—	39:6:12 ² ж.:ор.:л. (3,91)	—	98:26:332 ж.:св.-ж.:л. (2,46)
Мх215, ор.	118:27 ¹ ж.:ор. (3,15)	25:13 ¹ ж.:ор. (1,72)	59:24:33 ² ж.:ор:абр. (1,28)	81:24:36 ² ж.:ор.:л. (0,28)	50:9:15 ² ж.:ор.:л. (4,06)	—	—	—
Мх217, св.-ж.	126:29 ¹ ж.:св.-ж. (3,27)	—	84:29:32 ² ж.:св.- ж.:абр. (0,7)	67:20:34 ² ж.:св.-ж.:л. (0,81)	—	82:33:35 ² ж.:св.- ж.:ор. (1,08)	—	—
Мх168, св.-ж.	—	69:28 ¹ ж.:св.-ж. (0,77)	—	—	55:14:28 ² ж.:св.-ж.:л. (1,55)	—	—	—

Примечание. ¹ – расщепление соответствует 3 : 1, ² – расщепление соответствует 9 : 3 : 4. В скобках приведены фактические значения χ^2 .

явлением по изучаемым признакам. Все перечисленные факторы являются необходимым условием для проведения генетического анализа.

В F₁ выявили единообразие по ОЛЦ, т.е. у всех гибридных растений подсолнечника наблюдалась только желтая окраска цветков. Эти результаты свидетельствуют о доминировании желтой окраски над остальными типами ОЛЦ в том случае, если в скрещивания вовлекались родительские линии, которые обладают упомянутой окраской (линии Мх262В и Мх42). Появление желтой окраски у гибридов F₁, полученных в скрещиваниях с участием линий, которые имеют альтернативные типы ОЛЦ

(абрикосовая, лимонная, оранжевая и светло-желтая), свидетельствует о неаллельности обсуждаемых генов, что было подтверждено при анализе растений F₂.

В реципрочных скрещиваниях Мх4В × Мх1823 (лимонные × лимонные) у гибридов F₁ все растения были идентичны родительским линиям, т.е. имели лимонную ОЛЦ, что указывает на аллельность этих генов. В то же время все гибриды первого поколения от скрещивания между собой некоторых линий, имеющих светло-желтую ОЛЦ (Мх217 и Мх168), в прямом и обратном направлении имели желтую окраску. Это подтверждает неаллельность генов, контролирующих разли-

чия по данной окраске цветков подсолнечника. При проведении самоопыления по этим гибридным комбинациям нам, к сожалению, не удалось получить достаточного количества семян F_2 , чтобы установить характер расщепления по ОЛЦ.

Результаты расщеплений гибридов F_2 от скрещиваний линий, которые имеют желтую ОЛЦ, типичную для подсолнечника, с линиями других вариантов окраски показали, что фактическое расщепление по всем гибридным комбинациям соответствует теоретически ожидаемому 3 : 1, характерному для моногенного типа наследования (табл. 2). Реципрокных эффектов в указанных комбинациях скрещивания обнаружено не было.

Полученные нами данные согласуются с результатами других авторов [3, 12–14]. Следует отметить, что абрикосовая ОЛЦ является мало распространенной по сравнению с другими типами окрасок цветков, но востребованной в селекции декоративных форм подсолнечника [4, 12]. В литературе имеется только одна работа по изучению наследования окраски, в которой показано, что абрикосовая ОЛЦ контролируется одним геном *ap* [12]. Такой же характер наследования был подтвержден и нами, но до сих пор остается открытым вопрос об аллельности генов абрикосовой окраски, выявленной у образцов подсолнечника, которые имеют разное происхождение.

В F_2 , полученном от скрещиваний инбредных линий подсолнечника с различными вариантами окраски (абрикосовая, лимонная, светло-желтая, оранжевая), фактическое расщепление соответствовало 9 : 3 : 4, характерному для взаимодействия генов по типу рецессивного эпистаза (табл. 2). Однако следует отметить, что только в некоторых гибридных комбинациях, полученных при скрещивании растений с разными типами окрасок цветков, можно четко определить какой ген эпистатичен по отношению к другим генам. Так, например, в реципрокных скрещиваниях растений с лимонными цветками и растений с оранжевыми и светло-желтыми ложноязычковыми цветками был выявлен рецессивный эпистаз гена лимонной окраски по отношению к генам, контролирующим оранжевую и светло-желтую ОЛЦ. Эти данные совпадают с

результатами Фика [13], который показал аналогичное взаимодействие этих генов. В работах Толмачева [4] выявлен эпистаз только гена лимонной окраски над геном светло-желтой, а в других скрещиваниях типа лимонные × оранжевые было установлено комплементарное взаимодействие генов.

В остальных гибридных комбинациях независимо от направления реципрокных скрещиваний (абрикосовые × светло-желтые, абрикосовые × лимонные, абрикосовые × оранжевые, светло-желтые × оранжевые) доля растений в F_2 с альтернативными окрасками цветков была практически одинакова, что не позволяет сделать окончательный вывод о том, какой из генов эпистатичен по отношению к другому. Полученные нами данные не совпадают с результатами Толмачева [4] и Першиной [3], в исследованиях которых было показано отношение фенотипических классов 9 : 3 : 3 : 1 с появлением в определенных скрещиваниях нового оттенка ОЛЦ: светло-абрикосового, лимонно-абрикосового или светло-желто-оранжевого, которые не были выявлены в полученных нами гибридных комбинациях.

Следовательно, за проявление разных типов ОЛЦ, кроме желтой, отвечают рецессивные аллели различных генов. Для того чтобы с уверенностью сказать об идентичности или различии генов ОЛЦ, а также установить количество генов, контролирующих упомянутый признак, необходимо привлечь в исследование линии подсолнечника из разных коллекций с обязательным проведением биохимических анализов пигментов.

Учитывая характер расщеплений в скрещиваниях инбредных линий желтой ОЛЦ с линиями других окрасок (моногенное расщепление) и в серии скрещиваний линий между собой с альтернативными типами окрасок (дигенное расщепление), генотипы исходных родительских форм можно записать следующим образом: линии с желтой окраской цветков — *LLOOLyLyApAp*; лимонной — *llOOLyLyApAp*; оранжевой — *LLooLyLyApAp*, абрикосовой — *LLOOLyLyapap* и одна из линий со светло-желтой — *LLOOlylyApAp*, генотип же другой линии с неаллельным геном этой окраской ОЛЦ до проведения дополнительного теста на аллелизм обозначить пока невозможно.

Представляло интерес выявление связи между признаками ОЛЦ, а также ветвистостью и восстановлением фертильности полученных гибридов, в связи с чем дополнительно проводили изучение наследования этих признаков у инбредных линий подсолнечника. Из данных литературы известно, что ветвистость у подсолнечника может иметь различную природу: доминантную или рецессивную; первая контролируется системой генов *Br*, вторая – *b* [1]. При скрещивании однокорзинных образцов с ветвистыми формами у гибридов F_1 наблюдали доминирование признака однокорзинности во всех гибридных комбинациях, а наличие ветвления проявлялось только в случае, если обе родительские формы были ветвистыми. Во всех исследованных гибридных комбинациях расщепление по ветвистости было моногенным, т.е. соотношение фенотипических классов однокорзинных и ветвистых растений соответствовало 3 : 1. Полученные данные свидетельствуют о контроле этого признака по рецессивному типу. По литературным данным существуют три таких рецессивных гена (b_1 – b_3), которые имеют различное действие на проявление ветвистости подсолнечника, заключающееся в различном типе ветвления – нижнее, верхнее или по всему стеблю [1]. Инбредные линии подсолнечника, вовлеченные нами в скрещивания, имели ветвление по всему стеблю. Такое проявление ветвления, по данным Пута [14], контролируется геном b_1 , поэтому мы предполагаем наличие этого гена в исследуемом материале. Такой тип ветвления (по всему стеблю) может быть также вызван совместным действием двух генов – b_2 и b_3 [15], при этом по отдельности эти гены контролируют нижнее и верхнее ветвление соответственно. В полученных гибридных комбинациях F_2 мы не наблюдали растений с нижним и верхним типом ветвления стебля, что подтверждает наше предположение о моногенном контроле признака «ветвистость стебля».

При анализе реципрокных скрещиваний между инбредными линиями в некоторых потомствах среди растений F_2 были выявлены не только фертильные, но и стерильные растения подсолнечника, т.е. имела место цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС). ЦМС

у подсолнечника, как и у большинства видов растений, проявляется только в случае стерильной цитоплазмы и гомозиготности растения по рецессивному аллелю гена *Rf*, следовательно генотип таких растений будет ЦИТ^{srfrfrf}. Другие сочетания плазматенов и ядерных генов приводят к нормальному развитию андроеца подсолнечника. Принимая во внимание вышеперечисленное и характер наследования в F_1 – F_2 , установили генотипы исходных форм. В первом поколении все растения подсолнечника были фертильными, и эти результаты свидетельствуют о гомозиготности исходных форм по изучаемому признаку. Расщепление в F_2 на два фенотипических класса (фертильные и сте-

Таблица 3
Расщепление по признакам «ветвление» и «восстановление фертильности пыльцы» подсолнечника в F_2

Комбинация скрещивания	Ветвление (однокорзинность : ветвистость)		Восстановление фертильности (фертильность : стерильность)	
	фактическое	χ^2	фактическое	χ^2
Mx1829B × Mx42	99 : 30	0,21	102 : 27	1,15
Mx1829B × Mx215	112 : 32	0,59	113 : 31	0,92
Mx1823B × Mx168	122 : 35	0,61	121 : 36	0,36
Mx1823B × Mx42	97 : 28	0,45	87 : 38	1,95
Mx4B × Mx42	101 : 26	1,39	95 : 32	0,003
Mx42 × Mx4B	123 : 31	1,95	–	–
Mx4B × Mx215	102 : 39	0,53	104 : 37	0,12
Mx1829B × Mx262B	71 : 29	0,85	–	–
Mx262B × Mx1829B	92 : 43	3,76	–	–
Mx1829B × Mx217/8	80 : 27	0,003	79 : 28	0,08
Mx262B × Mx4B	95 : 40	1,55	–	–
Mx262B × Mx217/8	–	–	79 : 28	0,08
Mx262B × Mx215	–	–	120 : 27	3,48
Mx4B × Mx217/8	88 : 34	0,54	98 : 24	1,85

рильные) в соотношении 3 : 1 указывает на то, что родительские линии различаются по одному гену, и зависит оно от направления скрещивания (табл. 3). Так, расщепление наблюдали только в прямых скрещиваниях, что указывает на присутствие цитоплазматического эффекта. В некоторых прямых и обратных скрещиваниях не происходило расщепления по изучаемому признаку, что свидетельствует о скрещивании линий, имеющих нормальную цитоплазму. В связи с этим по результатам расщепления линиями, имеющими стерильную цитоплазму, являются Мх1829В, Мх1823В, Мх4В и Мх262В, а линии Мх217/8, Мх215, Мх168 и Мх42 созданы на основе нормальной цитоплазмы. Таким образом, учитывая тот факт, что наследование плазмагенов происходит только по материнскому типу, а также состояние гена *Rf* и его взаимодействие с плазмагенами, можно сделать вывод, что генотипы инбредных линий, вовлекаемых в скрещивания с учетом цитоплазмы, будут ЦИТ^с*RfRf* × ЦИТ^н*rf* (показано направление скрещивания, при котором происходит расщепление).

Результаты анализа совместного наследования изучаемых признаков во всех исследованных гибридных комбинациях (всего 15) показали подтверждение гипотезы об их независимом наследовании для моделей 9 : 3 : 3 : 1 и 27 : 9 : 12 : 9 : 3 : 4 (из-за большого объема табличный материал по результатам соотношения фенотипических классов при совместном наследовании изучаемых признаков не приводится). Для всех комбинаций скрещивания рассчитанный критерий χ^2 не превышал теоретического.

Таким образом, установлено, что ОЛЦ в изученной коллекции инбредных линий контролируется разными генами, и при скрещивании контрастных форм происходит расщепление либо по одному, либо по двум генам. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что за проявление абрикосовой, светло-желтой, оранжевой и лимонной ОЛЦ отвечают рецессивные аллели генов *ap*, *ly*, *o* и *l* соответственно. Выявлено, что лимонная ОЛЦ наследуется по принципу рецессивного эпистаза по отношению к оранжевой и светло-желтой окраске. При изучении сцепления генов ОЛЦ, ветвистости и фертильности пыльцы инбредных ли-

ний подсолнечника установили независимое их наследование, т.е. эти гены, по-видимому, расположены в различных группах сцепления. Изученные в работе гены при установлении их хромосомной локализации могут служить маркерами соответствующей хромосомы и быть включены в анализ по маркированию генов, ответственных за проявление хозяйственно ценных признаков.

Ya. Yu. Sharypina, V.N. Popov, V.V. Kirichenko

STUDY OF INHERITANCE OF MORPHOLOGICAL TRAITS IN SUNFLOWER. 1. GENETIC CONTROL OF SUNFLOWER FLOWERS, BRANCHINESS AND RESTORATION OF POLLEN FERTILITY

The inheritance of sunflower flowers color has been investigated in inbred lines collection of Yurjev Plant Production Institute. It has been shown, that in F₁ occurs yellow color only being most found among all the types of flowers' coloration. The 3:1 and 9 : 3 : 4 types of segregation ratios have been revealed in F₂ that is indicative of difference parents by one and two genes, respectively. Studies of the inheritance of branching and male fertility restoration have indicated a monogenic control of these traits in investigated inbred lines. It is established that all genes controlling the studied traits were independently inherited.

Я.Ю. Шарыпина, В.М. Попов,
Т.А. Долгова, В.В. Кириченко

ВИВЧЕННЯ УСПАДКОВУВАННЯ
МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК СОНЯШНИКА.
1. ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ КОЛЬОРУ
НЕСПРАВЖНЬОЯЗИЧКОВИХ КВІТОК,
ГІЛЛЯСТОСТІ ТА ВІДНОВЛЕННЯ
ФЕРТИЛЬНОСТІ ПИЛКУ

Вивчали успадкування кольору несправжньоязичкових квіток соняшника в колекційному матеріалі Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва. Було показано, що в першому поколінні виявляється тільки жовтий колір, який є найбільш розповсюдженим серед усіх типів кольорів квіток. У другому поколінні в різних комбінаціях схрещування спостерігаються розщеплювання на фенотипові класи у співвідношеннях 3 : 1 та 9 : 3 : 4, що свідчать про відмінності між формами за одним та двома генами відповідно. Вивчення успадкування гіллястості та відновлення фертильності пилку у дослідних інбредних ліній соняшника виявило моногенний контроль відмінностей за цими ознаками. Встановлено, що всі гени, які контролюють досліджувані ознаки, успадковуються незалежно.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Miller J., Fick G. The genetics of sunflower // Sunflower Technology and Production. — USA, 1997. — P. 441—495.

2. Гаврилова И.Н., Анисимова И.Н. Генетика культурных растений. Подсолнечник. — С.-Петербург, 2003. — 204 с.
3. Першина И.М. Генетична база селекції декоративного соняшника : Автореф.... канд. с.-г. наук. — Запоріжжя, 2000. — 14 с.
4. Толмачев В.В. Генетический контроль окраски язычковых цветков подсолнечника // Науч.-техн. бюл. ВНИИМК. — 2006. — Вып. 1 (134). — С. 10–15.
5. Константинова Е.А. Генетический контроль и селекционная ценность окраски язычковых цветков у подсолнечника : Автореф....канд. биол. наук. — Саратов, 2004. — 18 с.
6. Marek L., Larsen I., Block C., Gardner C. The sunflower collection at the Central Regional Plant Introduction Station // 16th International Sunflower Conference. — Fargo, USA, 2004. — 2 — P. 761–766.
7. Ведмедева К. В. Створення колекції джерел морфологічних маркерних ознак соняшника і вивчення їх генетичного контролю : Автореф.... канд. біол. наук. — Одеса, 2004. — 16 с.
8. Орлова Н.Н. Генетический анализ. — М.: Изд-во МГУ, 1991. — 318 с.
9. Leclerg P. Heredite de quelques caracteres qualitatifs chez le tournesol // Ann. Amelior. Plants. — 1968. — 18. — P. 307–315.
10. Skaloud V., Kovacik A. Inheritance of some weakly known phenotypic manifestations of morphological traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Sci. Agricult. Bohemosl. — 1975. — 7(24). — P. 11–17.
11. Fick G. N. Genetics of floral colour and morphology in sunflower // J. Heredity. — 1976. — 67. — P. 227–230.
12. Толмачев В.В. Наследование и взаимодействие генов неантоциановой пигментации язычковых цветков подсолнечника // Наук.-техн. бюл. Ин-ту олійних культур УААН. — 1998. — Вип. 3. — С. 75–81.
13. Fick G.N. Breeding and genetics // In sunflower scient and technology. — Vadison, 1978. — P. 279–339.
14. Putt E. Recessive branching in sunflower // Crop Sci. — 1964. — 4. — P. 444–445.
15. Hockett E.A., Knowles P.F. Inheritance of branching in sunflowers *Helianthus annuus* L. // Crop Sci. — 1970. — 10. — P. 432–436.

Поступила 07.03.07