

УДК: 575.224:638.584.78

Генетичний контроль ознак форм соняшника з укороченим черешком О.А.Задорожна, Т.В.Чигрин

*Інститут рослинництва імені В.Я.Юр'єва НААН (Харків, Україна)
olzador@ukr.net*

Досліджено генетичний контроль таких морфологічних ознак соняшника, як «укорочений черешок», «подовжено-серцевидний лист», «галузистість». Генетичний контроль здійснюється двома генами, які взаємодіють за типом епістазу. Вихідна форма соняшника з укороченим черешком є носієм цінного маркерного алеля *Or₅*, що в подальшому дасть змогу добрати генотипи, стійкі до п'яти рас вовчка.

Ключові слова: *Helianthus annuus*, ознака, ген, успадкування, лист, черешок, галузистість, епістаз, алель.

Генетический контроль признаков форм подсолнечника с укороченным черешком О.А.Задорожная, Т.В.Чигрин

Прослежен генетический контроль таких морфологических признаков подсолнечника, как «укороченный черешок», «удлиненно-серцевидный лист», «ветвистость». Генетический контроль осуществляется двумя генами, взаимодействующими по типу эпистаза. Исходная форма подсолнечника с укороченным черешком является носителем ценного маркерного алеля *Or₅*, что в дальнейшем даст возможность отобрать генотипы, устойчивые к пяти расам заразики.

Ключові слова: *Helianthus annuus*, признак, ген, наследование, лист, черешок, ветвистость, эпистаз, аллель.

Genetic control of sunflower forms with short petiole traits O.A.Zadorozhna, T.V.Chigrin

Genetic control of such sunflower morphological traits as “short petiole”, “long-core-like leaf”, “branching” have been investigated. These traits are controlled by two genes interacted epistatically. Original sunflower form with short petiole carries valuable marker allele *Or₅*, which gives opportunity to select resistant to five races of broomrape genotypes.

Key words: *Helianthus annuus*, trait, gene, inheritance, leaf, petiole, branching, epistasis, allele.

Вступ

Сучасні вимоги селекції соняшнику ставлять завдання по створенню рослини соняшнику певного морфотипу, оптимального для сприйняття сонячної енергії та використання площі живлення. Водночас з традиційними морфометричними і статистичними методами (Осіпова и др., 1988; Кириченко, 2005) використовується і сучасне 3D моделювання (Rey et al., 2008).

Цікавою з точки зору використання густоти посіву є форма соняшника з укороченим черешком, так звана колоновидна форма соняшника. Вважається, що колоновидні мутанти є досить перспективними в створенні такої технічної культури, як соняшник, завдяки стеблу зі зручним габітусом для високої густоти посіву при умові стійкості до вилягання та оптимальним нахилом кошика. За даними відомих досліджень (Калайджян, 2007), площа проєкції колоновидних мутантів складає від 500 до 1500 см². В той час як для звичайних рослин вона складає 3500–6500 см², що дозволяє збільшити густоту посіву до 300 тис. рослин на гектар у порівнянні зі звичайними 40 тис.

У зв'язку з цим залучення ознаки соняшника «укорочений черешок» до гібридизації з метою створення нових селекційних ліній є перспективним і потребує досліджень. Дані про успадковування форми листа, зокрема черешка соняшнику, обмежені (Калайджян, 1991, 2007; Толмачев, Ведмедева, 1999; Ведмедева, 2004). Про характер успадковування ознаки «укорочений черешок» не повідомляється. Для аналогічної ознаки «керектоїдний черешок» генетичний аналіз проводився лише для однієї форми (Толмачев, Ведмедева, 1999).

Крім колоновидного морфотипу, при створенні нових форм важлива наявність різних цінних господарських характеристик. Швидка ідентифікація цінних генів можлива за допомогою молекулярних маркерів, які в подальшому дозволяють проводити ефективні добори (Marker assisted selection). Цінною ознакою соняшника є стійкість до вовчка (*Orobanche cumana* Walr.). Відомі дослідження з ідентифікації гена *Or5*, що обумовлює стійкість до 5 рас вовчка: А, В, С, D, Е (Задорожна, 2012). Тому перспективним є використання маркерів для встановлення гена *Or5* і проведення відповідних доборів.

У зв'язку з цим метою даної роботи було визначити успадкування морфологічних ознак форми соняшника з «укороченим черешком» та наявність у створених форм гену *Or5* для оцінки перспективності цих форм для селекції.

Матеріал і методи

Матеріалом для досліджень були рослини соняшнику (*Helianthus annuus* L.) колоновидної низькорослої мутантної форми з листами з укороченими черешками (УКЧ-НР) з колекції лабораторії селекції і генетики соняшнику (рис. 1) та ліній соняшнику селекції Інституту рослинництва ім. В.Я.Юр'єва Х114В, Х711В, Х714В, Х720В, Х526В, Х843В. Лінії соняшнику Х114В (однокошикова), Х526В (однокошикова), Х843В (однокошикова), Х711В (галузиста), Х714В (галузиста), Х720В (галузиста) було запилено мутантною формою УКЧ-НР, і вивчено покоління F_1 (Задорожна, 2011а). Потім проведено самозапилення і висіяно потомство окремих кошиків (від 3 до 8). Проведено візуальний аналіз рослин F_2 за такими ознаками, як «укорочений черешок», «галузистість», «подовжено-серцевидний лист» (табл. 1–3). Польові досліді проводили на полях наукової сівозміни Інституту рослинництва ім. В.Я.Юр'єва (Харківська область). Посів проводили з відстанню між рядками 70 см та відстанню між рослинами в рядку 25 см. Планування, організацію та проведення польових досліджень, а також статистичну обробку дослідних даних проводили згідно методики польових досліджень (Доспехов, 1985). Розщеплення в F_2 вивчалось на більш ніж 200 рослинах. Обробка результатів проводилась за допомогою стандартних методів генетичного аналізу (Тихомирова, 1990), методів визначення трансгресії (Воскресенская, 1967) та варіаційної статистики (Вольф, 1966).

Для насіння гібридів F_1 та F_2 проводили мікросателітний аналіз з метою визначення наявності гену *Or5*, який свідчить про стійкість до п'яти рас вовчка (*Orobanche cumana* Wallr.). Для виділення ДНК та ПЛР аналізу використовували стандартні методики в нашій модифікації (Сиволап и др., 2011; Задорожна, 2012).



Рис. 1. Соняшник УКЧ-НР (перший ряд), гібрид F_1 (Х526В×УКЧ-НР) (задній план)

Результати та обговорення

За результатами досліджень встановлено, що по кошиковому аналізу в F_2 вищезазначених ліній за ознакою «укорочений черешок» спостерігалось розщеплення 3:1 або 9:7 (рослини з укороченим черешком : рослини із звичайним черешком) (рис. 2, 3). Це свідчить про те, що ознака «укорочений

черешок» може контролюватись двома генами. В F₁ спостерігали або одноманіття (всі рослини були з укороченими черешками), або розщеплення 3:1 (рослини з укороченим черешком : рослини зі звичайним черешком), що пояснювалось можливим залученням до гібридизації гетерозиготних за певними генами форм, і висловлювалось припущення про контроль ознаки «укорочений черешок» двома генами (Задорожна, 2011б). Ці гени називали А і В або *uk⁺* та *su⁺*. Ген, що пригнічує нормальний ріст черешка, тобто обумовлює розвиток укороченого черешка, можна позначити *uk⁺*, ген, що не пригнічує нормальний ріст черешка, – *uk*. Ген, що не заважає прояву гена *uk⁺*, можна позначити *su⁺*, ген, що стримує прояв гена *uk⁺*, який контролює розвиток укороченого черешка, при цьому можна позначити *su* (ген-супресор).



Рис. 2. Розщеплення в F₂ за фенотипом гібрида X114В/УКЧ-НР



Рис. 3. Розщеплення в F₂ за фенотипом гібрида X711/УКЧ-НР

Таблиця 1.

Результати гібридологічного аналізу рослин соняшнику з нормальним та укороченим черешком, F₂

№ п/п	Назва комбінації	Фенотип рослин F ₁	Кількість досліджених рослин (з кошиків)	Фенотип рослин F ₂	Фактичне розщеплення УКЧ: НЧ	Теоретичне розщеплення УКЧ: НЧ	Значення χ^2
1	X114В/УКЧ-НР	УКЧ:НЧ	220 (3)	УКЧ:НЧ	165:55	165:55 (3:1)	0
2	X526В/УКЧ-НР	УКЧ:НЧ (3:1)	205 (5)	УКЧ:НЧ	161:44	154:51 (3:1)	1,28
			159 (3)	УКЧ:НЧ	100:59	89:70 (9:7)	3,07
3	X711В/УКЧ-НР	УКЧ:НЧ (3:1)	233 (5)	УКЧ:НЧ	184:49	175:58 (3:1)	1,86
4	X714В/УКЧ-НР	УКЧ:НЧ (3:1)	104 (3)	УКЧ:НЧ	77:27	78:26 (3:1)	0,13
			36 (1)	УКЧ:НЧ	21:15	20:16 (9:7)	0,11
5	X720В/УКЧ-НР	УКЧ	139 (4)	УКЧ:НЧ	100:39	104:35 (3:1)	0,61
			36(2)	УКЧ:НЧ	19:17	20:16 (9:7)	0,11
6	X843В/УКЧ-НР	УКЧ	206 (3)	УКЧ:НЧ	147:59	155:51 (3:1)	1,66

Примітки: χ^2 – критерій, що показує ступінь відміни фактичного розподілу від теоретичного; $\chi^2_{теор.} = 3,841$ – теоретичне значення розподілу; варіанти довжини черешка: УКЧ – укорочений черешок, НЧ – нормальний черешок.

Штучне запилення кошиків соняшнику проводиться з використанням трудомісткої методики, що включає кастрацію материнського суцвіття «кошик» на протязі трьох діб ще до повного виходу пиляків із квіток та наступне запилення кастрованих квіток материнського кошика пилюком батьківського кошика. В запиленому суцвітті при P_1 з нормальним черешком ($ukuksu^+su$) та P_2 з укороченим черешком ($uk^+uk^+su^+su$) можливо утворення гібридних насінин F_1 з генотипами uk^+uksu^+su , $uk^+uksu^+su^+$, $uk^+uksusu$. Рослини F_1 за фенотипом мали укорочений черешок. Після покошикового самозапилення рослин F_1 в F_2 спостерігали розщеплення (9:7) або (3:1). Характер розщеплення визначався комбінацією генів в F_1 :

P_1 норм. черешок $ukuksu^+su$ × P_2 укор. черешок $uk^+uk^+su^+su$
 F_1 укор. черешок uk^+uksu^+su ; $uk^+uksu^+su^+$ та норм. черешок $uk^+uksusu$ (далі не аналізувались):
 F_1 укор. черешок uk^+uksu^+su
 F_2 9 укор. черешок ($9uk^+_su^+_$) : 7 норм. черешок ($3uk^+_susu$, $3ukuksu^+_$, $1ukuksusu$)
 або
 F_1 укор. черешок $uk^+uksu^+su^+$
 F_2 3 укор. черешок ($uk^+_su^+su^+$) : 1 норм. черешок ($1ukuksu^+su^+$)

Тобто спостерігається стримування домінантного алеля uk^+ одного гена рецесивним алелем su гена-супресора, гени взаємодіють за принципом подвійного рецесивного епістазу.

Отримані дані підтвердили попереднє припущення про можливу гетерозиготність вихідних форм.

Відомо, що в селекційних лініях зустрічається поліморфізм, наприклад, за ознакою продуктивності та її складових. Селекціонери навіть ефективно його використовують, проводячи внутрішньолінійний добір (Веселий, 2011).

При аналізі фенотипу рослин F_2 гібрида X526В/УКЧ-НР ідентифікували нову подовжено-серцевидну форму листа (рис. 4). Генетичний аналіз показує розщеплення в F_2 13:3, що свідчить про контроль цієї ознаки двома генами, що взаємодіють за типом домінантного епістазу, та припускає, що один з них пригнічує прояв іншого (табл. 2).



Рис. 4. Форма соняшника з подовжено-серцевидним листям

Лист соняшнику (*Helianthus annuus* L.) в нормі має серцевидну форму (Вавилов и др., 1979). Якщо позначити A – ген, що забезпечує подовжений ріст серцевидного листа, a – ген, що забезпечує нормальний ріст серцевидного листа, B – ген, що пригнічує продовжений ріст листа, b – ген, що не пригнічує подовжений ріст листа, розщеплення за генотипом та наявності в F_2 рослин з нормальним серцевидним листом (НСЛ) та подовженим серцевидним листом (ПСЛ) буде мати такий вигляд:

P_1 НСЛ $aabb$ × P_2 ПСЛ $AABB$
 F_1 НСЛ $AaBb$
 F_2 13 НСЛ ($9A_B_$, $3aaB_$, $1aabb$) : 3 ПСЛ ($3A_bb$)

Таблиця 2.
Результати розщеплення в F₂ гібрида Х526В×УКЧ-НР з вищепленням ознаки «подовжено-серцевидний лист»

№ п/п	Назва комбінації	Фенотип рослин F ₁	Кількість досліджених рослин (з кошиків)	Фенотип рослин F ₂	Фактичне розщеплення НЛ:СЛ	Теоретичне розщеплення НЛ:СЛ	Значення χ^2
1	Х526В×УКЧ-НР	НСЛ	364 (8)	НСЛ:ПСЛ	305:77	296:68 (13:3)	1,46

Примітки: χ^2 – критерій, що показує ступінь відміни фактичного розподілу від теоретичного; $\chi^2_{теор.} = 3,841$ – теоретичне значення розподілу; НСЛ – нормальний серцевидний лист, ПСЛ – подовжено-серцевидний лист.

Як зазначалось вище, при гібридизації досліджувалась також ознака галузистості. В схрещуваннях використовувались однокошикові та галузисті форми. У гібридів F₁ спостерігали одноманіття першого покоління. Гібриди F₁ були однокошикові, якщо один з батьків (материнська форма) був однокошовим, і галузисті, якщо обидва батьки були галузисті. При попередніх дослідженнях F₁ та F₂ гібрида Сх2552А/УКЧ-НР, утвореного однокошовою та галузистою формами, в F₂ спостерігали розщеплення 3:1 (однокошові : галузисті), що свідчить про контроль цієї форми галузистості одним рецесивним геном (Задорожна, 2011б). При аналізі F₂ гібридів Х114В×УКЧ-НР, Х526В×УКЧ-НР, Х843В×УКЧ-НР, батьківські форми яких були однокошовими і галузистими, спостерігали як однокошові, так і галузисті форми у співвідношенні 3:1 або 9:7 (табл. 3). Це може свідчити про контроль ознаки «галузистість» двома генами, які взаємодіють за типом подвійного рецесивного епістазу. Один з цих генів у рецесивному стані подавляє прояв іншого (*susu*).

Таблиця 3.
Результати гібридологічного аналізу однокошових та галузистих рослин соняшнику, F₂

№ п/п	Назва комбінації	Фенотип рослин F ₁	Кількість досліджених рослин (з кошиків)	Фенотип рослин F ₂	Фактичне розщеплення УКЧ: НЧ	Теоретичне розщеплення УКЧ: НЧ	Значення χ^2
1	Х114В×УКЧ-НР	ОК	68 (1)	ОК:ГЛ	47:21	51:17 (3:1)	1,25
			152 (2)	ОК:ГЛ	94:58	86:67 (9:7)	1,94
2	Х526В×УКЧ-НР	ОК	68 (2)	ОК:ГЛ	46:22	51:17 (3:1)	1,96
			36(1)	ОК:ГЛ	22:14	20:16 (9:7)	0,45
3	Х843В×УКЧ-НР	ОК	206 (3)	ОК:ГЛ	155:51	155:51 (3:1)	0

Примітки: χ^2 – критерій, що показує ступінь відміни фактичного розподілу від теоретичного; $\chi^2_{теор.} = 3,841$ – теоретичне значення розподілу; ОК – однокошові рослини; ГЛ – галузисті рослини.

Позначимо ген, що контролює домінують однокошовість, – О, відсутність домінують однокошовості – о. Ген, що не заважає прояву гену О, можна позначити *su*⁺, ген, що стримує прояв гену О, при цьому можна позначити *su* (ген-супресор). В F₂ спостерігали розщеплення за фенотипом 3:1 та 9:7. Слід очікувати таку схему розщеплення за генотипом:

$$P_1 \text{ однокошові } OOsu^+ su \times P_2 \text{ галузисті } oosu^+ su \\ F_1 \text{ однокошові } Oosu^+ su; Oosu^+ su^+$$

F₁ однокошикові $Oosu^+su^+$
F₂ 3 однокошикові ($O_su^+su^+$) : 1 галузисті ($1oosu^+su^+$)

або

F₁ укор. черешок $Oosu^+su$
F₂ 9 однокошикові ($9 O_su^+_$) : 7 галузисті ($3 O_susu$, $3 oosu^+_$, $1 oosusu$)

Тобто характер розщеплення F₂ визначався комбінацією генів в F₁. Аналогічний генетичний контроль ми спостерігали при встановленні успадковування ознаки «укорочений черешок».

У більшості вивчених ліній та гібридів в F₁ досліджувались також висота рослин. У всіх гібридів за цією ознакою спостерігали гетерозис (Задорожна, 2011а). У переважної більшості гібридів F₂ спостерігали позитивну трансгресію за ознакою висота рослин (табл. 4).

Таблиця 4.

Трансгресивна мінливість деяких морфологічних ознак гібридів F₂ соняшнику

Назва і характеристика гібрида	Висота рослини		Площа листа		Площа листкової поверхні	
	Ступінь трансгресії %	Частота трансгресії, %	Ступінь трансгресії %	Частота трансгресії, %	Ступінь трансгресії %	Частота трансгресії, %
X114В/УКЧ кч-гл	48,0	100	-54,3	-	-56,5	-
X114В/УКЧ кч-ок	53,4	100	-40,0	-	-30,4	-
X114В/УКЧ нч-гл	43,0	100	-39,0	-	-45,9	-
X114В/УКЧ нч-ок	40,0	100	-22,0	-	-16,2	-
X711В/УКЧ кч-гл	49,8	100	-31,7	-	-17,3	-
X711В/УКЧ нч-гл	29,4	100	24,1	80	61,9	80
X720В/УКЧ кч-гл	57,1	100	-28,3	-	-25,1	-
X720В/УКЧ нч-гл	52,8	100	-2,4	-	-0,1	-
X526В/УКЧ кч-гл	-0,5	-	-39,3	-	-40,5	-
X526В/УКЧ кч-ок	2,6	27,3	-37,9	-	-42,7	-
X526В/УКЧ нч-гл	-3,4	-	-27,0	-	-36,8	-
X526В/УКЧ нч-ок	-2,2	-	6,3	45,5	17,5	64

Примітка: кч – короткий черешок, нч – нормальний черешок, ок – однокошикові рослини; гл – галузисті рослини.

Наявність негативної трансгресії у вивчених гібридів значно не зменшує перспективність використання колоновидних форм соняшника внаслідок достатнього збільшення кількості рослин на одиницю площі.

У використаних для гібридизації ліній встановлена наявність домінантного або рецесивного алеля гена Or_5 (Задорожна, 2012). Так, відомо, що для форми УКЧ-НР характерний ген Or_5 . Для ліній X114В, X714В, X843В характерний тільки рецесивний алель or_5 . У ліній X711В, X720В, X526В зустрічаються Or_5 та or_5 внаслідок невіривняності ліній за наявністю алелів гена Or_5 . В F₁ всіх гібридів можна очікувати або одноманіття алелі Or_5 (RTS29_320), що характерна для стійких генотипів, або – кодомінування алелів (RTS29-320 та RTS29_338), що характерні відповідно для стійких та нестійких генотипів. В F₂ для гібридів необхідно проводити добір за маркерами, що дозволить селекціонерам добрати генотипи з цінними морфологічними ознаками та носіїв гену Or_5 .

Таким чином, за результатами проведених досліджень встановлено генетичний контроль таких морфологічних ознак соняшника, як «укорочений черешок», «подовжено-серцевидний лист», «галузистість». Генетичний контроль кожної ознаки здійснюється двома генами, один з яких – ген-супресор. Форма соняшника УКЧ-НР та деякі із залучених до схрещувань селекційних ліній є носіями цінного маркерного алеля RTS29_320, що є характерним для генотипів, стійких до п'яти рас вовчка, та дає можливість в подальшому добирати стійкі генотипи з перспективними ознаками листа.

Список літератури

- Вавилов П.П., Гриценко В.В., Кузнецов В.С. и др. Растениеводство. – М.: Колос, 1979. – 519с. /Vavilov P.P., Gritsenko V.V., Kuznetsov V.S. i dr. Rastenyevodstvo. – M.: Kolos, 1979. – 519s./
- Ведмедева К.В. Створення колекції джерел морфологічних маркерних ознак соняшнику і вивчення їх генетичного контролю. Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.15 / Селекц.-генет. ін-т – Нац. центр насіннезнавства та сортівивчення УААН. – О., 2004. – 16с. /Vedmedyeva K.V. Stvorenniya kolektsii dzherel morfologichnykh markernykh oznak sonyashnyku i vyvchennya ikh genetychnogo kontrolyu. Avtoref. dys. ... kand. biol. nauk: 03.00.15 / Selektiv.-genet. in-t – Nats. tsentr nasinnyeznavstva ta sortovyvchennya UAAN. – O., 2004. – 16s./
- Веселий В.О. Внутрішньолінійний добір за продуктивністю в селекції материнських форм гібридного соняшнику. Автореф. дис. ... канд. с.-г. наук: 06.01.05 / Інститут рослинництва ім. В.Я.Юр'єва НААН. – Харків, 2011. – 20с. /Veselyy V.O. Vnutrishnyoliniynnyy dobir za produktivnistyu v selektsii materyns'kykh form gibrydnogo sonyashnyku. Avtoref. dys. ... kand. s.-g. nauk: 06.01.05 / Instytut roslynnytstva im. V.Ya.Yur'yeva NAAN. – Kharkiv, 2011. – 20s./
- Вольф В.Г. Статистическая обработка опытных данных. – М.: Изд-во «Колос», 1966. – 255с. /Volf V.G. Statisticheskaya obrabotka opytnykh dannykh. – M.: Izd-vo «Kolos», 1966. – 255s./
- Воскресенская Г.С., Шпот В.И. Трансгрессия признаков у гибридов Brassica и методика количественного учета этого явления // Докл. ВАСХНИЛ. – 1967. – №7. – С. 18–20. /Voskresenskaya G.S., Shpot V.I. Transgressiya priznakov u gibridov Brassica i metodika kolichestvennogo ucheta etogo yavleniya // Dokl. VASKhNIL. – 1967. – №7. – S. 18–20./
- Задорожна О.А. Ідентифікація у соняшнику гену стійкості до вовчка Or₅ за допомогою молекулярних маркерів // Аграрний вісник Причорномор'я. – 2012. – Вип.61. – С. 158–163. /Zadorozhna O.A. Identifikatsiya u sonyashnyku genu stiykosti do vovchka Or₅ za dopomogoyu molekulyarnykh markeriv // Agrarnyy visnyk Prychornomor'ya. – 2012. – Vyp.61. – S. 158–163./
- Задорожна О.А. Спадкові ознаки колоновидного соняшнику (*Helianthus annuus* L.) // Науковий вісник ЛугНАУ. Серія: Біол. науки. – 2011а. – №28. – С. 27–31. /Zadorozhna O.A. Spadkovi oznaky kolonovydnoho sonyashnyku (*Helianthus annuus* L.) // Naukovyy visnyk LugNAU. Seriya: Biol. nauky. – 2011a. – №28. – S. 27–31./
- Задорожна О.А. Успадковування деяких ознак листів соняшнику // Вісник Харківського національного університету. Серія біологія. – 2011б. – Вип.13 (№947). – С. 87–92. /Zadorozhna O.A. Uspadkovuvannya deyakykh oznak lystiv sonyashnyku // Visnyk Kharkivsk'ogo natsional'nogo universytetu. Seriya biologiya. – 2011b. – Vyp.13 (№947). – S. 87–92./
- Калайджян А.А. Бесчерешковый мутант подсолнечника // Селекция и семеноводство. – 1991. – №3. – С. 24–25. /Kalaydzhyan A.A. Beschereshkovyy mutant podsolnechnika // Selekttsiya i semenovodstvo. – 1991. – №3. – S. 24–25./
- Калайджян А.А., Хлевной Л.В., Нещадим Н.Н. и др. Российский солнечный цветок. – Краснодар: Совет. Кубань, 2007. – 352с. /Kalaydzhyan A.A., Khlevnoy L.V., Neshhadim N.N. i dr. Rossiyskiy solnechnyy tsvetok. – Krasnodar: Sovet. Kuban', 2007. – 352s./
- Кириченко В.В. Селекция и семеноводство подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). – Харьков, 2005. – 385с. /Kirichenko V.V. Selekttsiya i semenovodstvo podsolnechnika (*Helianthus annuus* L.). – Khar'kov, 2005. – 385s./
- Осипова Л.С., Литун П.П., Бондаренко Л.В. Экспресс-метод определения площади поверхности листьев подсолнечника // Селекция и семеноводство. – 1988. – Вып.64. – С. 68–70. /Osipova L.S., Litun P.P., Bondarenko L.V. Ekspress-metod opredeleniya ploshchadi poverkhnosti list'yev podsolnechnika // Selekttsiya i semenovodstvo. – 1988. – Vyp.64. – S. 68–70./
- Сиволап Ю.М., Кожухова Н.Э., Календарь Р.Н. Варибельность и специфичность геномов сельскохозяйственных растений. – Одесса: Астропринт, 2011. – 336с. /Sivolap Yu.M., Kozhuhova N.E., Kalendar' R.N. Variabel'nost' i spetsifichnost' genomov sel'skokhozyaystvennykh rasteniy. – Odessa: Astroprint, 2011. – 336s./
- Тихомирова М.М. Генетический анализ: Учеб. пособие. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. – 280с. /Tikhomirova M.M. Geneticheskyy analiz: Ucheb. posobiye. – L.: Izd-vo Leningr. un-ta, 1990. – 280s./
- Толмачев В.В., Ведмедева Е.В. Генетический контроль некоторых морфологических признаков подсолнечника // Збірник наукових праць Інституту олійних культур УААН. – Запоріжжя, 1999. – Вип.4. – С. 27–35. /Tolmachev V.V., Vedmedeva Ye.V. Geneticheskyy kontrol' nekotorykh morfologicheskikh priznakov podsolnechnika // Zbirnyk naukovykh prats' Instytutu oliynykh kul'tur UAAN. – Zaporizhzhya, 1999. – Vyp.4. – S. 27–35./
- Rey H., Dautat J., Chenu K. et al. Using a 3D virtual sunflower to simulate light capture at organ, plant and plot levels: contribution of organ interception, impact of heliotropism and analysis of genotypic differences // Annals of Botany. – 2008. – Vol.101. – P. 1139–1151.

Представлено: Р.В.Рожков / Presented by: R.V.Rozhkov

Рецензент: О.В.Горенська / Reviewer: O.V.Gorenskaya

Подано до редакції / Received: 14.06.2012