

УДК 577.21:631.527:633.367

*Е. Н. СЫСОЛЯТИН¹, В. С. АНОХИНА², Н. В. АНИСИМОВА¹,
О. Г. БАБАК¹, А. В. КИЛЬЧЕВСКИЙ¹*

**ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ТИПИРОВАНИЕ ОБРАЗЦОВ
ЛЮПИНА УЗКОЛИСТНОГО (*LUPINUS ANGUSTIFOLIUS* L.)
ПО ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ**

¹*Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Беларусь,
e-mail: E.Sysoliatin@igc.by, N.Anisimova@igc.by, O.Babak@igc.by, Kilchev@presidium.bas-net.by*
²*Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь, e-mail: Anochina@tut.by*

В результате проведенных исследований изучена коллекция из 44 образцов люпина узколистного (*L. angustifolius*) по молекулярным маркерам 4 хозяйственно ценных признаков. Выявлен полиморфизм в изученной коллекции по маркерам TaLi (нерастрескиваемость бобов), IucLi (низкое содержание алкалоидов), AnManM1 (устойчивость к антракнозу).

Ключевые слова: люпин узколистный, ДНК-маркер, сорт.

E. N. SYSOLIATIN¹, V. S. ANOCHINA², N. V. ANISIMOVA¹, O. G. BABAK¹, A. V. KILCHEVSKY¹

**GENETIC TYPING OF ECONOMICALLY IMPORTANT TRAITS OF BLUE LUPINE
(*LUPINUS ANGUSTIFOLIUS* L.) SAMPLES**

¹*Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus,
e-mail: E.Sysoliatin@igc.by, N.Anisimova@igc.by, O.Babak@igc.by, Kilchev@presidium.bas-net.by*
²*Belarusian State University, Minsk, Belarus, e-mail: Anochina@tut.by*

The examination of the 44 blue lupine (*L. angustifolius*) samples with molecular markers of 4 economically important traits was conducted. The study revealed polymorphism of markers TaLi (pod shattering), IucLi (low content of alkaloids), AnManM1 (resistance to anthracnose) in given collection.

Keywords: Narrow-leaved lupin, DNA marker, cultivar.

Введение. К сортам люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) в зависимости от их назначения предъявляются различные требования по основным хозяйственно важным характеристикам. Известно, что некоторые из этих признаков (проницаемость оболочки семян, растрескиваемость бобов, содержание алкалоидов, устойчивость к болезням и др.) обусловлены наличием генов, оказывающих влияние на их формирование [1–6].

Молекулярные маркеры, сцепленные с генами хозяйственно ценных признаков, позволяют изучать наследование генов при осуществлении программ селекции растений. Поскольку селекция с использованием молекулярных маркеров (МАС) ведется непосредственно по генотипу и на разных этапах онтогенеза, применение методов генетического маркирования позволяет существенно повысить эффективность селекционного процесса по выведению сортов сельскохозяйственных культур. Одновременный анализ генома по нескольким молекулярным маркерам дает возможность выявлять наличие сразу нескольких полезных признаков у исследуемых растений и отбраковывать неудачные сочетания еще на ранних этапах селекции. Использование в селекционном процессе молекулярно-генетических приемов отбора исходного материала на сочетание комплекса хозяйственно ценных признаков значительно ускоряет создание перспективных форм различного назначения и поиск источников и доноров с необходимыми характеристиками.

Методы МАС применяются и в селекции люпина. К настоящему времени проведено полногеномное секвенирование *L. angustifolius* и создан ряд аллель-специфических маркеров к различным хозяйственно ценным признакам этой культуры [1]. Кроме того, как в России, так и в Беларуси проведен ряд исследований по маркированию ряда образцов люпина узколистного, желтого и белого по отдельным селекционно значимым признакам для выявления ценных генотипов и установления генетического родства анализируемых образцов [7–10].

Однако генофонд люпина остается еще недостаточно промаркированным, что сдерживает не только теоретически обоснованный подбор компонентов для скрещивания, но и проведение эффективного отбора селекционного материала на начальных этапах селекции.

Цель работы – типирование различных образцов люпина узколистного по ДНК-маркерам генов хозяйственно ценных признаков, включая анализ геномов по признакам проницаемости оболочки семян (ген *mollis*), нерастрескиваемости бобов (гены *lentus*, *tardus*), низкого содержания алкалоидов (ген *iucundus*), устойчивости к антракнозу (ген *R*), для выявления источников ценных аллелей среди сортов и форм люпина узколистного различного происхождения.

Материалы и методы исследования. Коллекция опытных образцов люпина узколистного (*L. angustifolius*) включала формы из коллекции Белорусского государственного университета, а также Всероссийского института растениеводства имени Н. И. Вавилова. В состав коллекции вошли 44 образца люпина узколистного различного генетического и эколого-географического происхождения: Yorrel, Wonga, Tanjil, Gunguru, Fest, Ilyarrie, Uniwhite, Marri, New Zealand Blue, 5 84S036-16-2-11 EX, 5 84S069-66-1 EXLI2, Myallie (Австралия); Брянский 1121, Дикаф 1, Дикаф 14, Немчиновский 97, Немчиновский 846, Ладный, Кристалл, Брянский 1272, Сидерат 38, Белозерный 110, Снежить, Надежда, Радужный, Смена (Россия); Мужин белый, Мужинек, La-5, Mirela, Emir (Польша); Антоциановый мутант, Беньконский 335, Миртан, Першацвет, Ашчадны (Беларусь); Frost, Rancher (США); p22730 (Испания); p22823 (Португалия); p22868 (Марокко); Горький (Литва); Pflugs Blaulupine (Германия); Vogre (Швеция).

Выделение ДНК из генеративных и вегетативных органов осуществляли с помощью набора «Нуклеосорб» (ОДО «Праймтех») комплектации С. В качестве источника ДНК использовали молодые верхушечные листья растений либо семена. Растительную ткань предварительно гомогенизировали путем растирания с жидким азотом или встряхивания с металлическими бусами, а в случае с семенами – раздавливанием. Выделение ДНК проводили в трех биологических повторностях.

Для изучения образцов люпина узколистного использовали маркеры, связанные с проявлением ценных признаков: устойчивость к антракнозу, растрескиваемость бобов, алкалоидность, проницаемость оболочки семян. При оценке форм на проницаемость оболочки семян использовали маркер MoLi [6]. Для анализа признака растрескиваемости бобов применяли маркеры LeM1, LeM2 [3], TaLi [4], признака алкалоидности – IucLi [5], признака устойчивости к антракнозу – AnManM1 [2].

Во всех случаях состав реакционной смеси для ПЦР объемом 15 мкл был следующим: 1,5 ед. Taq-полимеразы (Dialat), 1 × ПЦР-буфер, 1,5 мМ MgCl₂, 200 мкМ каждого dNTP, 250 пмоль/мкл прямого (содержащего флуоресцентную метку FAM) и обратного праймера, 2,5 мкл тотальной геномной ДНК. Режим амплификации устанавливали в соответствии с данными, приведенными в литературе [2–6].

Продукты амплификации разгоняли в 2 %-ном агарозном геле, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете. В случае с маркерами IucLi, AnManM1, MoLi продукты амплификации разделяли с помощью капиллярного электрофореза на секвенаторе ABI PRISM® 310 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, США).

Результаты и их обсуждение. Результаты типирования опытных образцов люпина узколистного представлены в таблице.

Проницаемость оболочки семян. В работе [6] описано 4 аллеля маркера MoLi. Наличие аллеля проницаемой оболочки семян MoLi^D приводит к образованию продукта ПЦР размером 314 п. н., а наличие в работе аллелей твердокожурности MoLi^{W1}, MoLi^{W2} и MoLi^{W3} – к образованию фраг-

**Результаты анализа образцов люпина узколистного по маркерам генов
хозяйственно ценных признаков**

Сорт, образец	Маркер (размер фрагмента, п. н.)					
	MoLi	LeM1	LeM2	TaLi	IucLi	AnMan M1
Yorrel	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	H/o	R''(230)
Wonga	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S1
Tanjil	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S1
Gungurru	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S1
Брянский 1121	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^X (288)	S2
Дикаф 1	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Дикаф 14	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Немчиновский 97	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Немчиновский 846	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Мужин белый	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
254-антоциановый мутант	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Беняконский 335	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Ладный	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Кристалл	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Муженек	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Frost	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Fest	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Ильгарге	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Брянский 1272	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Миртан	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	R'(226)
Першацвет	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Ашчадны	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
p22730	MoLi ^{W1}	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S1
p22823	MoLi ^{W1}	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	H/o	S'(216)
p22868	MoLi ^X (308)	<i>le</i>	<i>Le</i>	TaLi ^W	H/o	S1
Горький	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Pflugs Blaulupine	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Vorger	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Uniwhite	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
La-5	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Marri	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Mirela	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Emir	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Rancher	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^X (288)	S2
New Zealand Blue	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
5 84s036-16-2-11 Ex	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	R''(230)
5 84s069-66-1 Ex Li2	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S1
Сидерат 38	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^X (286)	S2
Белозерный 110	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Снежень	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Надежда	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Myallie	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi^D	IucLi ^D	S2
Радужный	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2
Смена	MoLi ^D	<i>le</i>	<i>le</i>	TaLi ^W	IucLi ^D	S2

П р и м е ч а н и е. H/o – не обнаружено, D – культурная аллель, W – дикая аллель, R – аллель устойчивости, S – аллель чувствительности.

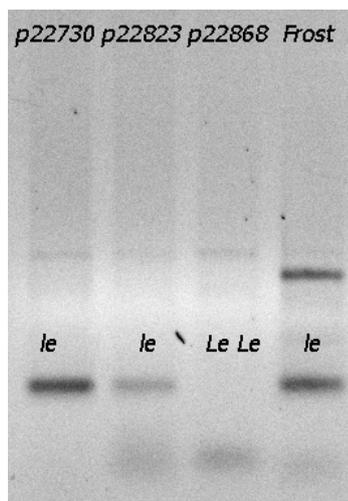


Рис. 1. Типирование диких образцов *L. angustifolius* по признаку нерастрескиваемости бобов с помощью маркера LeM2

ментов длиной 300, 294 и 281 п. н. соответственно. Основная часть исследованных образцов несла аллель MoLi^D. Дикие образцы p22730 и p22823 показали наличие аллеля MoLi^{W1}. Наличие ранее не описанного аллеля образца p22868, обозначенного как MoLi^X, приводило к образованию фрагмента длиной 308 п. н. Поскольку этот образец представляет собой дикую форму, можно предположить, что данный аллель фенотипически будет проявляться в виде дикого доминантного признака – непроницаемой для влаги кожуры семян.

Растрескиваемость бобов. При наличии в генотипе рецессивного аллеля устойчивости к раст-рескиванию бобов (*le*) доминантные маркеры LeM1 и LeM2 в результате реакции ПЦР приводят к образованию фрагментов длиной 126 и 204 п. н. соответственно. Наличие дикого доминантного аллеля *Le* в гомозиготном состоянии не приведет к образованию искомого фрагмента (рис. 1). Анализ коллекции люпина узколистного с использованием этих маркеров показал наличие целевого фрагмента маркера LeM1 и LeM2 у всех культурных образцов. Это соответствует присутствию рецессивного аллеля *le*, который обуславливает признак нерастрескиваемости бобов. Дикие образцы люпина узколистного p22730, p22823, p22868 давали четко различимую полосу при анализе маркером LeM1, а образцы p22730, p22823 – и при анализе маркером LeM2.

Нами промаркирован и другой ген, снижающий степень растрескиваемости бобов, – *tardus*. Длина фрагмента ДНК-маркера этого гена TaLi [4] в случае присутствия аллеля нерастрескиваемости TaLi^D составляет 511 п. н. В случае присутствия дикого аллеля TaLi^W образуется более короткий фрагмент длиной 309 п. н.

Согласно полученным результатам (рис. 2), аллель нерастрескиваемости бобов, выявляемый маркером TaLi, несут образцы Gunguru, Немчиновский 97, Мужин белый, Антоциановый мутант, Беняконский 335, Ладный, Кристалл, Мужинек, Маркер, Fest, Frost, Шуарие, Yorrel, Tanjill, Wonga, Брянский 1121, Брянский 1272, Немчиновский 846, Миртан, Першацвет, Ашчадны, Маркер, p22730, p22823, p22868

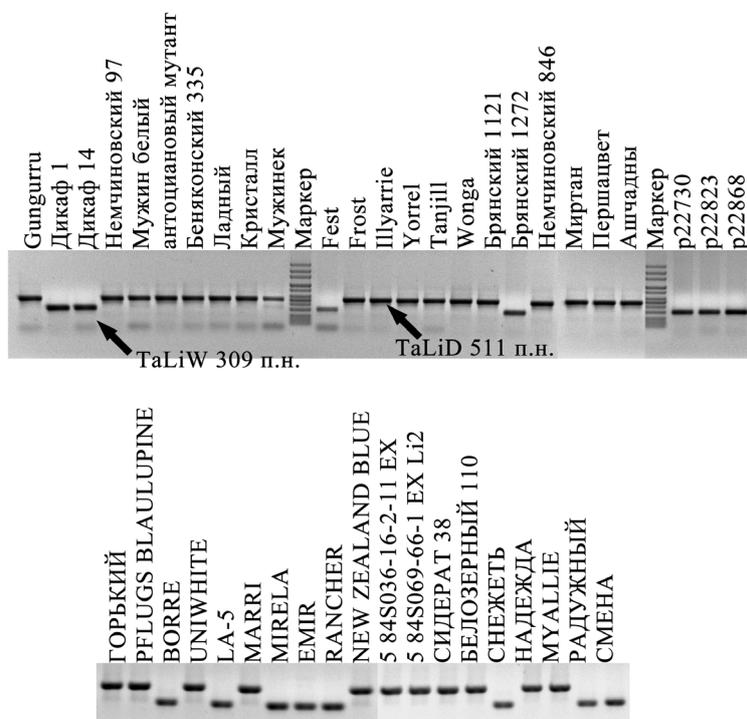


Рис. 2. Результаты типирования *L. angustifolius* по признаку нерастрескиваемости бобов (маркер TaLi)

Беняконский 335, Ладный, Кристалл, Мужинек, Frost, Illyarrie, Tanjill, Wonga, Брянский 1121, Немчиновский 846, Миртан, Першацвет, Ашчадны, Горький, Pflugs Blaulupine, Uniwhite, Marri, New Zealand blue, 5 84S036-16-2-11 EX, 5 84S069-66-1 EXLi2, Сидерат 38, Белозерный 110, Надежда, Myallie.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что примерно 1/3 образцов в изученной коллекции несут нежелательный аллель растрескиваемости бобов гена *tardus*, тогда как по маркерам LeM1 и LeM2 хозяйственно ценный аллель нерастрескиваемости обнаруживается практически у всех образцов, что не всегда соответствует фенотипическому проявлению признака. Из этого следует, что при отборе образцов с нерастрескивающимися бобами целесообразно использовать маркер TaLi как более информативный.

Содержание алкалоидов. Для маркера низкой алкалоидности IucLi описано 9 аллелей [5], 8 из которых соответствуют дикому (алкалоидному) фенотипу (IucLi^{W1} – 309 п. н., IucLi^{W2} – 304, IucLi^{W3} – 298, IucLi^{W4} – 292, IucLi^{W5} – 290, IucLi^{W6} – 285, IucLi^{W7} – 284, IucLi^{W8} – 274 п. н.). Аллель IucLi^D, соответствующий «сладкому» фенотипу, приводит к образованию фрагмента длиной 291 п. н.

Анализ образцов с помощью маркера IucLi показал наличие у всех из них, кроме образцов Брянский 1121, Rancher, Сидерат 38, Yorrel, p22823, p22868, фрагмента, длина которого указывала на присутствие гена пониженной алкалоидности *iucundus* (IucLi^D). В случае с образцами Yorrel, p22823, p22868 отмечалась ошибка амплификации, что может свидетельствовать об изменении последовательности ДНК, которое затронуло область молекулярного маркера. Обнаруженные у образцов Брянский 1121, Rancher, а также Сидерат 38 фрагменты по длине не соответствовали ни одному из диких аллелей (IucLi^W), описанных в оригинальной работе [5], поэтому были обозначены как IucLi^X (288 п. н. – Брянский 1121, Rancher) и IucLi^X (286 п. н. – Сидерат 38). При этом Сидерат 38 характеризуется как сорт с высоким содержанием алкалоидов, тогда как сорт Брянский 1121 является кормовым и содержит невысокие их концентрации. Стоит отметить, что пониженную алкалоидность при тестировании с маркером IucLi показали сорта Pflugs Blaulupine, Mirela, New Zealand Blue, Fest, Беняконский 335, известные как «горькие», а также дикая форма p22730. Вероятно, такой результат связан с полигенной природой признака алкалоидности, а в нашем исследовании изучен лишь один ген – *iucundus*.

Устойчивость к антракнозу. При анализе коллекции образцов данные, полученные с помощью маркера гена *R* устойчивости к антракнозу австралийского сорта Mandelup (AnManM1), позволили выявить 5 аллелей. Разница в 2 нуклеотида между более короткими аллелями S1 и S2 (восприимчивые аллели) соответствовала полученным фрагментам длиной 212 и 214 п. н. Аллель S1 (212 п. н.) в подобранной коллекции был характерен только для австралийских образцов (Wonga, Tanjil, Gungurru). Аллель S2 встречался у подавляющего большинства сортов (в том числе и у австралийского сорта Illyarrie).

Фрагмент, соответствующий гену устойчивости к антракнозу, имеющий длину 224 п. н., при анализе коллекции обнаружен не был. Близкие по длине фрагменты, зарегистрированные у образцов Yorrel, 5 84s036-16-2-11 Ex (230 п. н.) и Миртан (226 п. н.), были обозначены как R'' и R' соответственно. Сорт Yorrel считается неустойчивым к антракнозу. В оригинальной работе приведены данные, согласно которым этот сорт несет аллель S1 (212 п. н.) [2]. Несовпадение полученных нами результатов с результатами австралийских исследователей может быть вызвано длительным культивированием проанализированных образцов в отрыве от австралийской популяции. Сорт Миртан является устойчивым к антракнозу. Обнаружение аллеля R' в этом образце не позволяет с уверенностью говорить о детерминации устойчивости геном *R*, поскольку полученный продукт ПЦР отличался по длине от описанного в работе [2] аллеля устойчивости на 2 п. н.

Изученные образцы в подавляющем большинстве несли в своем геноме аллели восприимчивости к антракнозу (S1 и S2). У дикого образца p22823 был зарегистрирован близкий по длине к S1 и S2 фрагмент (216 п. н.), который был обозначен как S'.

Закключение. Таким образом, в работе проведено типирование сортов и форм люпина узколистного по комплексу ДНК-маркеров к генам хозяйственно ценных признаков.

Анализ образцов с помощью маркера MoLi показал, что все изученные культурные образцы несли в своем геноме аллели проницаемой оболочки семян. Аллели, определяющие непроницаемую для воды оболочку семян, были обнаружены только у диких образцов p22730, p22823, p22868.

По результатам апробации маркеров LeM1, LeM2 выявлено, что все проанализированные образцы (как культурные, так и дикие) несут аллель нерастрескиваемости бобов гена *lentus*. Это говорит о низкой эффективности применения данных маркеров для дифференциации подобранной коллекции образцов. Более целесообразным является применение маркера TaLi, с помощью которого у образцов Gungurru, Немчиновский 97, Мужин белый, Антоциановый мутант, Беньконский 335, Ладный, Кристалл, Мужинек, Frost, Illyarrie, Tanjill, Wonga, Брянский 1121, Немчиновский 846, Миртан, Першацвет, Ашчадны, Горький, Pflugs Blaulupine, Uniwhite, Marri, New Zealand blue, 5 84S036-16-2-11 EX, 5 84S069-66-1 EX Li2, Сидерат 38, Белозерный 110, Надежда, Myallie был выявлен ценный аллель нерастрескиваемости бобов гена *tardus*. Эти образцы могут быть использованы в селекционной работе для минимизации потерь урожая семян в результате растрескивания бобов.

Изучение коллекции образцов с помощью маркера IucLi показало наличие аллелей низкой алкалоидности гена *iucundus* у образцов Wonga, Tanjil, Gungurru, Дикаф 1, Дикаф 14, Немчиновский 97, Немчиновский 846, Мужин белый, Антоциановый мутант, Беньконский 335, Ладный, Кристалл, Муженек, Frost, Fest, Illyarrie, Брянский 1272, Миртан, Першацвет, Ашчадны, p22730, Горький, Pflugs Blaulupine, Borre, Uniwhite, La-5, Marri, Mirela, Emir, New Zealand Blue, 5 84s036-16-2-11 Ex, 5 84s069-66-1 Ex Li2, Белозерный 110, Снежить, Надежда, Myallie, Радужный, Смена. Обнаружение аллелей низкой алкалоидности IucLi^D у ряда алкалоидных сортов люпина (Беньконский 335, Mirela, New Zealand Blue) может говорить либо о недостаточной эффективности данного маркера, либо о дополнительном влиянии на проявление данного признака других неаллельных генов.

Анализ коллекции образцов с помощью маркера устойчивости к антракнозу AnManM1 позволил выявить 5 аллелей. Два из них (S1, S2) определяют восприимчивый к заболеванию фенотип, а еще три (R' – у образца Миртан; R'' – у Yorrel, 584s036-16-2-11Ex; S' – у p22823) ранее не описаны. Дальнейшее изучение перечисленных образцов позволит установить степень фенотипического проявления данных аллелей.

Апробация и разработка новых маркеров к генетическим детерминантам хозяйственно ценных признаков, а также дальнейшее изучение аллельного состава генофонда люпина узколистного будут способствовать повышению точности молекулярно-генетических методов отбора генотипов по наличию у них перспективных аллелей.

Список использованной литературы

1. Draft genome sequence, and a sequence-defined genetic linkage map of the legume crop species *Lupinus angustifolius* L. / H. Yang [et al.] // PLoS ONE. – 2013. – Mode of access: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0064799>. – Date of access: 15.07.2015.
2. A strategy to develop molecular markers applicable to a wide range of crosses for marker assisted selection in plant breeding: a case study on anthracnose disease resistance in lupin (*Lupinus angustifolius* L.). / H. Yang [et al.] // Mol. Breed. – 2008. – N 21. – P. 473–483.
3. Development of two sequence-specific PCR markers linked to the *le* gene that reduces pod shattering in narrow-leaved Lupin (*Lupinus angustifolius* L.) / J. G. Boersma [et al.] // Genet. Mol. Biol. – 2007. – N 30. – P. 623–629.
4. Development of a co-dominant DNA marker tightly linked to gene *tardus* conferring reduced pod shattering in narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). / X. Li [et al.] // Euphytica. – 2010. – N 176. – P. 49–58.
5. Development of a DNA marker tightly linked to low-alkaloid gene *iucundus* in narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). / X. Li [et al.] // Crop. Past. Sci. – 2011. – N 62. – P. 218–224.
6. A molecular marker linked to the *mollis* gene conferring soft-seediness for marker-assisted selection applicable to a wide range of crosses in lupin (*Lupinus angustifolius* L.) breeding. / X. Li [et al.] // Mol. Breed. – 2012. – N 29. – P. 361–370.
7. Использование молекулярных маркеров для изучения видов люпина / С. В. Петрученя [и др.] // Генетика и биотехнология на рубеже тысячелетий: тез. докл. междунар. науч. конф., Минск, 25–29 окт., 2010 г. / НАН Беларуси; ред.: А. В. Кильчевский. – Минск, 2010. – С. 68.

8. *Артюхова, А. В.* Паспортизация сортов люпина методами ISSR-PCR и RAPD-PCR для биотехнологических исследований: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.06, 03.02.07 / А. В. Артюхова; Брянский гос. ун-т им. акад. И. Г. Петровского. – Уфа, 2011. – 22 с.

9. Молекулярно-генетические исследования у люпина (*Lupinus L.*): создание молекулярных маркеров и генетических карт / В. С. Анохина [и др.] // Молекулярная и прикладная генетика: сб. науч. тр. / Ин-т генет. и цитол. НАН Беларуси; ред. кол.: А. В. Кильчевский (гл. ред.) и др. – Минск: Право и экономика, 2010. – Т. 11. – С. 54–67.

10. *Гришин, С. Ю.* Аллельный полиморфизм ДНК-маркеров устойчивости к антракнозу ANTJM1 и ANTJM2 у российских и белорусских сортов люпина узколистного (*Lupinus angustifolius L.*) / С. Ю. Гришин, В. В. Заякин, И. Я. Нам // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології: зб. наук. праць ІХ з'їзду УТГіС. – Київ: Логос, 2012. – Т. 4. – С. 291–295.

Поступила в редакцію 27.08.2015