

2. *Bennett V.D.* Plant genome values: How much do we know? //Proc Natl Acad Sci U S A. 1998 March 3; 95(5): 2011–2016.
3. *Бойко Е.В., Бадаев Н.С., Фактор В.М., Сиволап Ю.М., Зеленин А.В., Бродский В.Я.* Сравнительное определение количества ДНК в ядрах клеток сельскохозяйственных злаков. // Цитология. 1985. том XXVII, №5. с. 611-614.
4. *Балашова И.А, Календарь Р.Н., Файт В.И, Сиволап Ю.М.* Создание ДНК – маркеров к локусу Vrn – D1 мягкой пшеницы.// «Биотехнология» 2002 , №2, С.30-36
5. *Сиволап Ю.М., Стратула О.Р.* Аллельные характеристики гена β -амилазы сортов ячменя Украины. // Цитология і генетика Т. 40 №4 2007. С 20-23
6. *Сиволап Ю.М, Чеботарь С.В, И.В. Петрова И.В., А.И. Рыбалка. А.И.* Идентификация Wx генотипов среди сортов озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика т. 42 №6 2007 с. 11-18
7. *Сиволап Ю.М. Бойко О.В.* Спосіб визначення гомеостатичності форм ярового ячменю .. Авторське свідоцтво « 1684846 від 22 березня 1991г.)
8. *Брик А.Ф, Календарь Р.Н, Стратула О.Р. Сиволап Ю.М.* IRAP-REMAP-анализ сортов ячменя одесской селекции//. Цитология и генетика, Т.40, №3, 2006 . С. 24-33
9. *Ward R.D. Grewe P.* Appraisal of molecular genetic techniques in fisheries // Rev. Fish Biol. And Fisheries/ 1994. V.13. P.375-380.
10. *Сиволап Ю.М., Волкодав В.В., Бальвінська М.С., Кожухова Н.Е.* та ін. Ідентифікація і реєстрація генотипів м'якої пшениці (*Triticum aestivum*), ячменю (*Hordeum vulgare*), кукурудзи (*Zea mays*), соняшника (*Helianthus annuus*) за допомогою аналізу мікросателітних маркерів.// Методичні рекомендації.. Одеса, 2004., 14 С.
11. *Солоденко А.Е., Саналатий А.В., Толмачев В.В., Ведмедева К.В., Сиволап Ю.М.* Маркирование гена устойчивости к заразахе Or 3 у подсолнечника. //Цитология и генетика, Т.39, №5, 2005., С.9-13
12. *Кожухова Н.Е., Вареник Б.Ф., Сиволап Ю.М,* Ідентифікація локусів геному кукурудзи, що детермінують стійкість до фузаріозної гнилі / //Факторы экспериментальной эволюции организмов 2006 ., С. 113-118

СТЕЛЬМАХ А.Ф., ФАЙТ В.І.

Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення, Україна, 65036, Одеса, Овідіопольська дорога, 3, e-mail: fayt@paso.net

НОВИЙ “ОБЕРТ СПРАЛІ” В СЕЛЕКЦІЇ ОЗИМИХ ПШЕНИЦЬ УКРАЇНИ НА АДАПТИВНІСТЬ

Головними напрямками в селекції будь-якої сільськогосподарської культури є рівень продуктивності, якість продукції та показники адаптивності, в першу чергу пов'язані зі стійкістю до абіотичних стресів. Для більшості виробничих зон нашої країни озимі зернові культури мають суттєві переваги перед ярими за потенціалом продуктивності через значно триваліший загальний вегетаційний період і можливість більш ефективно використовувати запаси зимової вологи та уникати жаро-посушливого стресу при наливі зерна. У цілому, занесені до Держреєстру вітчизняні сорти конкурентноздатні перед іноземними як за продуктивністю, так і особливо за якістю та загальною пристосованістю. У той же час сучасні сорти, маючи суттєві переваги перед сортами 50-60-х років минулого сторіччя за потенціалом продуктивності та якості,

значно поступаються останнім за рівнем морозо-зимостійкості. А ця характеристика в екстремальні роки виступає основною, що обмежує реалізацію потенціалу врожаю.

Оскільки початковий розвиток озимих культур переривається періодом зимівлі з негативними температурами, він має бути затриманим на певних етапах органогенезу. Більш глибока затримка переходу до репродуктивної фази визначає як сам рівень стійкості сходів до негативних температур, так і тривалість періоду до початку зниження цієї стійкості [1]. Реалізація потенціалу формування морозостійкості перш за все залежить від темпів переходу до закладки диференційованої точки росту та зачатків репродуктивних органів, як найбільш чутливих до стресів. А ступінь уповільнення початкового розвитку визначається експресією генетичних систем *Ppd*, *Vrn* і *Vrd* генів, контролюючих різноманіття за фоточутливістю та наявністю і тривалістю яровизаційної потреби [2]. Уповільнення або затримка початкових етапів органогенезу віддаляє у часі перехід до формування зачатків репродуктивних органів, що й дозволяє молодим рослинам витримати в певній мірі негативні зимові температури у вегетативній фазі розвитку. Нажаль ці показники в останні десятиріччя практично не оцінюються в селекційних програмах і не слугують критеріями добору. Виходячи з цього, нами продовжується оцінка реакцій на яровизацію і фотоперіод у сучасних зразків озимої пшениці селекції інституту, враховуючи мінімальне використання штучного клімату.

Матеріали і методи

Рівень тривалості яровизаційної потреби визначали через співставлення середніх кількостей діб до колосіння рослин зразка в різних за тривалістю варіантах яровизації після вирощування на природному фотоперіоді. Рівень фоточутливості визначали шляхом оцінки ступеня затримки колосіння зразка на скороченому фотоперіоді у порівнянні з таким на природному фотоперіоді при однаковій (максимальній) тривалості яровизації. Визначені показники співставляли з аналогічними величинами у контрольних ліній з ідентифікованими *Vrd* і *Ppd* генами для відносного рангування зразків. Контролями слугували 4 майже ізогенні лінії сорту Миронівська 808 (у подальшому М808) та 2 лінії CIANO і Cappelle Desprez (CI та CD, відповідно). Для оцінок протягом 2007-08 років були використані лінії з конкурсного сортовипробування 3 відділів інституту. Методика пророщування, штучної яровизації та скорочення фотоперіоду описана раніш [3]. Найбільш ефективними варіантами тривалості штучної яровизації виявились 50-40-30 діб при подальшому вирощуванні всіх їх на природному фотоперіоді (14,5-16,5 годин), та варіанта максимальної яровизації – на скороченому до 10 годин фотоперіоді. Дані реєстрації дат колосіння індивідуальних рослин піддавали дисперсійному аналізу за Рокицьким для визначення $HP_{0,05}$.

Результати й обговорення

Для початку наведемо результати оцінки вивчених реакцій у контрольних ліній з ідентифікованими *Vrd* і *Ppd* генами, що контролюють різноманіття за вказаними реакціями (Таблиця 1). М808, як носій всіх рецесивних генів за обома системами, виявила сильну фотореакцію та максимальну потребу в яровизації більш 50 діб.

Таблиця 1. Аналіз кількості діб до колосіння контрольних ліній (2008 рік).

Лінії	Варіанти яровизації (діб) та фотоперіоду ^{*)}				Потреба в яровизації	Фото-реакція
	50пф	40пф	30пф	50сф		
М808 рецесив	66,3	+14,5	+38,0	+34,2	>50	Сильна
М808 <i>Vrd1</i>	56,0	+2,0	+8,8	+22,6	35	Сильна
М808 <i>Vrd2</i>	58,3	+5,6	+16,1	+28,1	>40	Сильна
М808 <i>Ppd-B1a</i>	51,6	+3,1	+11,6	+17,2	40	Середня
CI <i>Ppd-D1a</i>	50,3	+2,9	+13,6	+6,2	40	Слабка

CD <i>Ppd-B1a</i>	53,5	+5,4	+19,2	+8,7	45	Сер.-слаб.
НІР _{0,05}	3,1	3,8	4,9	4,1		

Примітка: *) - пф – природний, сф – скорочений фотоперіоди.

Причому очевидно, що 50-добова попередня яровизація ще не повно задовольнила цю потребу, оскільки при тривалості яровизації 60 діб колосіння ще прискорилося на 8,3 діб. Тому загальна потреба в яровизації даного зразка досягає 60 діб. Оцінка рівня фотореакції у М808 на тлі 50-добової яровизації досягала 34,2 доби (підкреслимо, що прискорення розвитку на тлі 60-добової яровизації зменшило фотореакцію до 26,1 діб).

Присутність домінантних *Vrd* генів у майже ізогенних ліній тієї ж М808 скоротила потребу в яровизації до 35 діб у лінії з геном *Vrd1* і до 40-45 діб у лінії з геном *Vrd2*. Дані генотипи, хоча й не відрізняються від вихідного сорту за системою генів *Ppd*, все ж частково зменшили рівень фотореакції до 28-22 діб через прискорення загального розвитку, обумовленого присутністю домінантних генів *Vrd*. Причому це зменшення було більш суттєвим у лінії з більш ефективним геном *Vrd1*. Присутність домінантного гена *Ppd-B1a* у наступної ізогенної лінії пояснює ще більше зменшення рівня фотореакції до 17,2 діб на тлі 50-добової яровизації. Крім цього у даної лінії така послаблена фотореакція вплинула й на скорочення потреби в яровизації до 40 діб, хоча теоретично вона не відрізняється від вихідного сорту за генами системи *Vrd*. Таким чином, можна бачити наявність фізіолого-біохімічного взаємовпливу продуктів біосинтезу (гормони росту й розвитку), що контролюються системами *Vrd* і *Ppd* генів, на темпи початкового розвитку різних генотипів, хоча ці системи генів успадковуються й незалежно через локалізацію в різних хромосомах. Це унеможливорює пряму ідентифікацію генотипів за даними системами лише через оцінку рівнів потреби в яровизації та фотореакції, а лише гібридологічний аналіз дозволяє здійснювати подібну ідентифікацію. Присутність домінантних *Ppd* генів у 2 останніх ліній ще більш суттєво зменшило рівень фотореакції (лише до 6-9 діб) з більшим ефектом у носія *Ppd-D1a* гена. Причому порівняння ефектів фотореакції у двох ліній з *Ppd-B1a* геном в різних генофонах свідчить, скоріш за все, і про присутність хоча б одного домінантного *Vrd* гена у лінії CD, оскільки у лінії М808 з рецесивним генофоном за *Vrd* генами ефект *Ppd-B1a* гена на зменшення фотореакції значно слабший.

Аналогічним шляхом здійснювалася й оцінка подібних реакцій у дослідних селекційних зразків. У попередній роботі [4] ми наводили дані щодо вивчення 145 зразків озимої пшениці, головним чином сучасних сортів та ряду ліній селекції нашого інституту. У таблиці 2 наведено результати оцінки за 2 останні роки ще 76 ліній з попереднього та конкурсного сортовипробувань інституту. Безумовно, серед них ще зостається основна частина зразків зі зниженою потребою в яровизації та слабкою фотореакцією, як наслідок селекційної програми попередніх років. Але у той же час, стурбованість селекціонерів послабленням морозо-зимостійкості призвела до суттєвого зростання (до 28,9 ± 5,41%) частки випробуваних зразків з середньою та навіть сильною фотореакцією. Частка таких зразків серед раніш оціненого набору сучасних сортів складала лише 13,1 ± 2,80%, причому там були включені й контрольні лінії та декілька сортів більш давньої селекції з Росії.

Таблиця 2. Розподіл зразків за оцінками 2007-08 років.

Потреба діб яровизації	Фотореакція				
	Слабка	Середньо-слабка	Середня	Сильна	Разом
<40	5	1	4	0	10
40-45	13	3	5	0	21
45	11	5	1	0	17
45-50	6	2	5	0	13
50	7	0	4	2	13
>55	1	0	1	0	2
Разом	43	11	20	2	76

давньої селекції з Росії. Аналогічні тенденції спостерігалися й щодо зростання до $19,8 \pm 4,57\%$ частки нових селекційних зразків з потребою в яровизації 50 і більше діб (проти $13,8 \pm 2,87\%$ в попередньому наборі сортів).

Більшість шедеврів вітчизняної озимої м'якої пшениці 60-70-х років (наприклад, Одеська 16, Миронівська 808) були високорослими й морозостійкими. Їх високорослість забезпечувала формування значної вегетативної маси для атракції продуктів фотосинтезу в зерно, а рівень стійкості до умов зимівлі сприяв достатньо повній реалізації потенціалу врожаю навіть при суворих зимах. У той же час високорослість мала наслідком у сприятливі роки проблему вилягання посівів, що суттєво знижувало реалізацію потенціалу врожаю та ускладнювало його збирання. У ті роки спостерігалася так звана "зелена революція" в рослинництві через можливість значно розширити вирощування ярих пшениць у при екваторіальних країнах на зрошуваних площах з використанням високих доз мінеральних добрив. Стрімке підвищення врожайності підтримувалося селекцією невилягаючих короткостеблових (напівкарликових) сортів з одного боку, та їх майже фотонейтральністю з другого (знижена фоточутливість забезпечувала нормальний розвиток в умовах скороченого фотоперіоду). Зазначимо, що подальша селекція таких напівкарликових пшениць була яскравим прикладом "ступінчатої або спіральної" селекції. Відкриття та інтрогресія в селекційні сорти генів напівкарликовості *Rht* сприяла подоланню вади вилягання посівів при високому врожаї. Але часткове зниження загальної вегетативної маси могло відгукнутися послабленням атракції продуктів фотосинтезу в зерно, і для компенсації селекціонери розпочали новий "оберт спіралі". Тобто вже в генофоні напівкарликових пшениць здійснюють добір більш високорослих за рахунок міnorних генів з підвищеною вегетативною масою нащадків. Аналогічним чином провадиться подальша селекція при інтрогресії будь-якого нового гена з якісним позитивним ефектом, який плейотропно впливає на інші господарські показники.

Початок 70-х років характеризувався в Україні запровадженням програм селекції інтенсивних напівкарликових озимих пшениць. І як наслідок, зростає як потенціал урожаю сучасних сортів, так і покращується можливість його реалізації через зняття проблеми вилягання. Але... практично всі ці сорти суттєво знизили рівень морозо-зимостійкості, і перш за все через їх прискорений початковий розвиток восени. Слабка фоточутливість більшості сучасних сортів озимої м'якої пшениці обумовлена присутністю доміантних *Ppd* генів (головним чином *Ppd-D1a* та/або *Ppd-B1a*), які мають суттєвий позитивний ефект на врожай зерна, але тільки в роки з м'якими зимами. У роки з суворими умовами зимівлі цей урожай визначається в першу чергу рівнем зимостійкості певного генотипу. Менший ефект на зниження зимоморозостійкості рослин, особливо наприкінці зими, має алель *Ppd-A1a*, частковий – *Ppd-B1a* і особливо значний – *Ppd-A1a* [5]. Аналогічно, урожай зерна і його складові в роки з м'якими зимами практично не залежить від різноманіття за генами *Vrd*, які прискорюють осінній розвиток у порядку $vrd1\ vrd\ 2 < vrd1\ Vrd2 < Vrd1\ vrd2 < Vrd1\ Vrd2$. У той же час такий напрям впливу на темпи початкового розвитку в зворотному порядку визначає їх потенціал морозостійкості (найменший у *Vrd1\ Vrd2*), що віддзеркалюється впливом на урожай зерна в роки з суворими умовами зимівлі. Тобто селекціонер має балансувати ефектами впливу *Ppd* і *Vrd* генів з одного боку на рівень стійкості, а з другого – на урожай зерна, в залежності від частот повторення суворих і м'яких зим. І для умов Півдня Степу України прикладом такого балансу для короткостеблових сортів озимої м'якої пшениці рекомендується генотип $vrd1\ Vrd2\ Ppd-A1b\ Ppd-B1a\ Ppd-D1b$ на заміну найбільш часто поширеного $Vrd1\ vrd2\ Ppd-A1b\ Ppd-B1b\ Ppd-D1a$. Донорами доміантного гена *Vrd2* можуть бути Знахідка одеська, Одеська 132, Прибій та ін., а *Ppd-B1a* – Донська напівінтенсивна, Ольвія, Селянка. Решта рецесивних генів обох систем присутнічає в генотипах давніх сортів типу Миронівської 808, Одеської 16 та ін.

Висновки. Більшості сучасних сортів озимої м'якої пшениці притаманна слабка фотореакція та скорочена потреба в яровизації через домінантність генів *Ppd-D1a Vrd1*, що прискорює осінній розвиток та знижує морозозимостійкість. Враховуючи ефекти генів вказаних систем на темпи розвитку і врожай зерна рекомендується заміна цих генів на домінантні *Ppd-B1a Vrd2*.

Література

1. Prasil I.T., Prasilova P., Pankova K. The relationship between vernalization requirement and frost tolerance in substitution lines of wheat // *Biologia Plantarum*. – 2005. – Vol. 49(2). – P. 195 – 200.
2. Mahfoozi S., Limin A.E., Fowler D.B. Influence of vernalization and photoperiod responses on cold hardiness in winter cereals // *Crop Science*. – 2001. – №41. – P. 1006 – 1011.
3. Стельмах А.Ф. та ін. Яровизаційна потреба та фоточутливість сучасних генотипів озимої м'якої пшениці // *Зб. наук. праць СГП*. – Одеса. – 2004. – вип. 5. – С. 118 – 127.
4. Стельмах А.Ф. Контроль реакцій початкового розвитку сучасних сортів СГП озимих пшениці та ячменю // *Наук.-техн. бюл. МПП*. – Київ. – 2008. – вип. 8. – С. 75 – 84.
5. Файт В.И. Идентификация и эффекты генов темпов развития пшеницы // *Дисс. докт. биол. наук*. – Одесса. – 2009. – 252 с.

Резюме

Сучасні сорти напівкарликової озимої м'якої пшениці характеризуються слабкою фоточутливістю та скороченою потребою в яровизації через генофон з домінантними *Ppd* і *Vrd* генами, що ставить під загрозу отримання врожаю зерна в роки з суворими зимами. Як новий “оберт спіралі” при селекції таких пшениць для Півдня Степу України рекомендується генотип *vrd1 Vrd2 Ppd-A1b Ppd-B1a Ppd-D1b*.

Современным полуккарликовым сортам озимой мягкой пшеницы присуща слабая фотореакция и сокращённая потребность в яровизации вследствие доминантности по генам *Ppd* и *Vrd*, что ставит под угрозу получение урожая в годы с суровыми зимами. Как новый “виток спирали” для таких пшениц Юга Украины рекомендуется генотип *vrd1 Vrd2 Ppd-A1b Ppd-B1a Ppd-D1b*.

Modern semidwarf winter wheat cultivars are characterized by weak photoreaction and shortend vernalization requirement due to the dominant background on *Ppd* and *Vrd* genes that lowers the level of winter hardiness and yield realization. The genotype of *vrd1 Vrd2 Ppd-A1b Ppd-B1a Ppd-D1b* is recommended as a new “spiral step” for such wheat breeding in South Ukraine.

ХОХЛОВ А.М.

Харьковская государственная зооветеринарная академия 62341, Украина, Харьковская обл. Дергачевский район, п/о Малая Даниловка, ул. Академическая 1.,

E-mail: zoovet@zoovet. Kharkov

ВНУТРИВИДОВЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У СВИНЕЙ

По данным Банникова А.Е., Флинта В.Е. дикий кабан появляется в Европе в нижнем олигоцене, откуда распространился в Азию и Африку [1]. Преддоместикационный период эволюции вида происходил на протяжении 37 млн. лет при биологической скорости эволюции 12,3 млн. поколений. Изучение генетических параметров популяций диких свиней показывает, что на первом этапе эволюции дикого кабана миллионы лет шел жесткий отбор на адаптивность особей к среде, создавался