

УДК 631.527.33; 633.1; 575.222.72

СТАН ТА ПЕРСПЕКТИВИ ВИКОРИСТАННЯ ПШЕНИЧНО-ЖИТНІХ ТРАНСЛОКАЦІЙ У СЕЛЕКЦІЇ ОЗИМОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ

Б.В. МОРГУН

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
Інститут клітинної біології та генетичної інженерії Національної академії наук
України
03143 Київ, вул. Академіка Заболотного, 148
e-mail: molgen@icbge.org.ua*

Наведено огляд літератури стосовно генетичного вивчення та селекційного використання пшенично-житніх транслокацій з метою генетичного поліпшення озимої пшениці *Triticum aestivum* L. Розглянуто основні методи ідентифікації й особливості успадкування транслокацій. Проаналізовано генетичні джерела стійкості до біотичних та абіотичних чинників від диких видів злакових. Показано можливість зниження негативного впливу транслокацій на якість борошна, їх важливе значення в селекції озимої пшениці на продуктивність і стійкість до стресових чинників довкілля. Описано досвід створення транслокаційних сортів озимої пшениці, якими у виробництві засівають значні площі.

Ключові слова: озима м'яка пшениця, пшенично-житня транслокація, джерела стійкості, якість зерна, міжвидова гібридизація.

Озима м'яка пшениця — самостійний вид, що утворився внаслідок двох міжвидових схрещувань, які супроводжувались подвоєнням числа хромосом. У подальшому на її розвиток більше вплинула селекція, спрямована на поліпшення показників, потрібних людині. Багаторічна селекція перетворила пшеницю на вид із низькою генетичною різноманітністю порівняно з її дикими предками. Генотипи диких злаків часто несуть гени стійкості до біотичних, абіотичних чинників і є джерелом для розширення генетичного різноманіття м'якої пшениці.

Екологічна пластичність забезпечує можливість вирощування сортів пшениці на великих територіях різних кліматичних зон. Однак їх генетична одноманітність призводить до зниження врожаю через пошкодження новими расами патогенів. З метою підвищення стійкості й розширення генетичного різноманіття пшениці гени, які контролюють господарсько-цінні ознаки, вводять у генотип пшениці від дикорослих злаків методом міжвидової гібридизації [17, 25] або методами генетичної трансформації [7, 19]. Світова тенденція у програмах з генетичного поліпшення пшениці нині пов'язана із застосуванням інтрогресивної гібридизації, простих парних і бекросних схрещувань. Загалом використання традиційних і новітніх генетичних, молекулярно-генетичних методів дає змогу істотно розширити генофонд пшениці, створювати нові сорти, стійкі до біотичних та абіотичних стресових чинників довкілля, з поліпшеними ознаками якості.

© Б.В. МОРГУН, 2016

Загальна характеристика сортів пшениці з пшенично-житньою транслокацією. Серед сортів, ліній та іншого селекційного матеріалу м'якої пшениці, що містять гени, отримані в результаті міжвидової й міжродової гібридизації, особливими є форми з пшенично-житніми заміщеними хромосомами або пшенично-житніми транслокаціями [57]. Поширені сорти м'якої пшениці, що містять пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS, меншою мірою — транслокацію 1AL.1RS, а також заміщення хромосоми 1B на 1R [18, 56, 67, 70].

Походження транслокацій хромосом інтенсивно вивчають у генетичному та історичному аспектах. З'ясовано, що в основному існують чотири джерела походження — два в Німеччині [71], одне в США й одне в Японії. Сорт Salmon є представником групи 1BL.1RS [80], сорт Amigo — групи 1AL.1RS [33], включає коротке плече від хромосоми 1R жита аргентинського сорту Insave [9, 46], тоді як майже в усіх сортах німецького походження виявляють 1BL.1RS або 1AL.1RS [35, 82]. Стосовно походження транслокаційного плеча 1RS у каріотипах пшениці встановлено, що в найпоширенішій транслокації 1BL.1RS міститься коротке плече першої хромосоми жита від сорту Petcus [11, 71]. Багато дослідників схиляється до думки, що існує лише одне німецьке джерело походження транслокацій 1BL.1RS і 1AL.1RS [55, 63, 71].

Після перших згадок у літературі про спонтанну заміну в хромосомах 5R (5A) пшениці пшенично-житніх транслокацій 1BL.1RS описано понад 650 сортів з усього світу [51, 66, 69]. Нещодавно встановлено, що від 45 до 55 % світових сортів пшениці містять транслокації [84]. В Угорщині 53 % сортів пшениці, зареєстрованих протягом останніх 20 років, несуть транслокацію 1RS. Це переміщення транслокацій визнано настільки важливим, що включене більш як у 60 сортів пшениці, в тому числі лінії ярої пшениці, якою засівають майже 40 млн га угідь [50].

У 2011 р. близько 1050 сортів мали транслокацію 1BL.1RS, близько 100 сортів — транслокацію 1AL.1RS, ~30 сортів — 1R (1B) заміщення [70]. За результатами досліджень, проведених у 1998 р. в Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, у м'якої пшениці виявлено 68 чужорідних транслокацій, що несуть гени стійкості до хвороб і шкідників та інші цінні адаптивні ознаки. Найпоширенішими були 1BL.1RS — 312 зразків, 1AL.1RS — 13, 2BS.2RL і 6BS.6RL — по одному зразку [67].

Більшість вітчизняних сортів, що несуть пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS, отримано від відомих сортів озимої м'якої пшениці Кавказ і Аврора [67], які було створено у результаті включення до гібридизації однієї з форм пшениці, отриманої від схрещування пшениці з житом. За даними праць [6, 18, 31], саме сорт Кавказ, створений у 1972 р. академіком П.П. Лук'яненком із використанням як одного з компонентів схрещування пшенично-житньої заміщеної 1R (1B) лінії Neuzucht 14/14, був включений у багатьох країнах світу до родоводів сортів пшениці. Так, аналізом 46 вітчизняних сортів пшениці м'якої озимої першого—четвертого покоління виявлено пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS у 22 сортів, а транслокацію 1AL.1RS — у 4 сортів [5].

Відомо, що ціла хромосома жита 1R або її коротке плече, додані до геному м'якої пшениці, не впливають на фертильність рослин [43]. Це може бути пов'язано з тим, що хромосома жита 1R у процесі еволюції геномів не брала участі у міжхромосомних перебудовах і зберегла повну гомеологію по відношенню до хромосом пшениці [37], тому здатна

повністю компенсувати відсутність хромосоми пшениці або її частини у заміщених чи транслокованих форм. Разом з тим є дані щодо підвищеної стерильності пилку в сортів із заміщенням 1В хромосоми пшениці на 1R хромосому жита або з житньою транслокацією порівняно з формами без хромосомних перебудов, відмічено також вірогідно більшу частоту хромосомних аберацій у клітинах кореневої меристеми проростків [12].

Наявність у довгому плечі 1В хромосоми пшениці транслокації 1BL.1RS сприяє підвищенню врожайності та стійкості пшениці до чинників зовнішнього середовища [10]. Такі сорти містять гени стійкості до бурої іржі (*Lr26*), борошнистої роси (*Pm8*), стеблової іржі (*Sr31*), жовтої іржі (*Yr9*), вірусу смугастої мозаїки (*Wsm*), попелиці (*Gb*). Сорти пшениці, які несуть у геномі транслокацію від 1R хромосоми жита, мають коротке стебло і характеризуються вищою продуктивністю за сприятливих погодно-кліматичних умов [4].

Транслокація 1BL.1RS значно поширена в світі, а ось 1AL.1RS трапляється рідко. Так, за результатами аналізу 44 іранських сортів пшениць було виявлено наявність транслокації 1BL.1RS лише у 5 сортів — *Dez*, *Atrak*, *Rasul*, *Falat* і *Moghan 3*, а транслокації 1AL.1RS взагалі не було [78].

У 2003 р. американські дослідники виявили залежність урожаю пшениці сорту *Raven* від розміру кореневої системи. На основі молекулярних аналізів встановлено, що розмір кореневої системи змінювався залежно від наявності житніх транслокацій в такому порядку: 1BL.1RS < 1DL.1RS < 1AL.1RS [40]. Це може слугувати додатковою генетичною ознакою і використовуватись у селекції на стійкість до посухи [72, 73], адже чим більш розвинена коренева система, тим доступніші волога й поживні речовини для рослин.

Як відомо, пшениця, що містить у геномі транслокацію 1AL.1RS, продуктивніша за ту, в якій її немає. Досліджено адаптивні властивості гібридних ліній F₅ до низьких температур і посухи порівняно із сортами без транслокацій. У гібридних комбінаціях сорту *Княгиня Ольга* із сортами *Куяльник*, *Антонівка* транслокація 1AL.1RS за стресових умов 2012 р. на півдні України чинила підсилювальний ефект на стійкість до низьких температур і формування врожайності. Вплив транслокації залежить від генотипного середовища й добору батьківських форм, які контролюють певні ознаки та властивості [30].

Господарська цінність сортів м'якої пшениці з транслокаціями 1BL.1RS, 1AL.1RS зумовлена позитивним впливом на стійкість рослин до низки хвороб, абіотичних стресорів, урожайність, що пов'язано із коротким плечем хромосоми жита 1R. Сорти пшениці з 1BL.1RS транслокацією, як правило, містять гени, що контролюють стійкість до таких грибних патогенів, як бура іржа (*Lr26*), стеблова іржа (*Sr31*), жовта іржа (*Yr9*), борошниста роса (*Pm8*) [58, 59, 74] та інші гени стійкості до хвороб і шкідників [60]. Гени стійкості розміщені в короткому плечі хромосоми жита 1RS так: центромера — *Sec-1—Lr26/ Sr31/ Yr9* — теломера [74]. Транслокація 1AL.1RS поширилась серед комерційних сортів через наявність генів стійкості до біотипів попелиці (*Gb2*, *Gb6*), борошнистої роси (*Pm17*), кліща [9].

Рослини пшениці з житньою транслокацією бувають більш посухостійкими, з підвищеною адаптаційною здатністю, підвищеними врожайністю та вмістом білка в зерні [50, 52]. У трьох сортів ярої м'якої пшениці, створених у Західному Сибіру із залученням сорту *Кавказ*, що

несе пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS, вміст білка і сирої клейковини в зерні були або на рівні сортів без транслокації, або перевищували їх [31]. Сорти Омська 37, Омська 38 виявляли польову стійкість до бурої іржі та борошнистої роси, сорт Омська 29 — сприйнятливий до патогенів. Обговорено значення наряду добору при створенні сортів пшениці, що несуть пшенично-житню транслокацію.

Слід зазначити, що прояв генів, локалізованих у короткому плечі хромосоми жита 1RS, залежить від генотипу (генотипного середовища) сортів пшениці [84]. Так, у деяких сортів м'якої пшениці з транслокацією 1BL.1RS експресія гена *Pm8* може бути пригнічена впливом домінантного гена-супресора, що локалізований у хромосомі 7D пшениці [49]. Слід враховувати генетичний фон і при порівнянні показників якості зерна сортів із пшенично-житньою транслокацією і без неї [11]. Крім генетичних особливостей сорту на якість зерна впливають також умови вирощування.

Негативний вплив житньої транслокації на якість зерна пшениці.

Ділянка житньої хромосоми є джерелом не лише цінних ознак, а й додає її носіям негативних властивостей, що може обмежувати її використання. Головним акцентом при цьому є зниження хлібопекарських якостей зерна пшениці. Вважають, що вміст транслокації 1AL.1RS на відміну від 1BL.1RS не призводить до істотного зниження хлібопекарської якості зерна пшениці [3]. Ймовірно, що синтез запасних білків жита (секалінів) може бути однією з головних причин негативного впливу пшенично-житньої транслокації на якість зерна. Важливим моментом можуть бути зміни у фракційному складі білків зерна пшениці [54]. Зокрема в зерні жита накопичуються антиметаболіти, серед яких є інгібітори трипсину, здатні негативно впливати на метаболізм у різних організмів. Однак дослідження створених ліній ярої м'якої пшениці сорту Омська 37, в яких методом геномної *in situ* гібридизації виявлено пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS, засвідчило, що збільшення вмісту активного інгібітора трипсину в зерні не пов'язане з її наявністю в каріотипі досліджених ліній [2]. Із 20 досліджених ліній виділено 5 із комплексною стійкістю до листових патогенів, високими врожайністю та якістю зерна. Зроблено висновок, що коротке плече хромосоми жита 1RS сорту Петкус, що входить до складу пшенично-житньої транслокації, не знижує поживної цінності зерна пшениці. Крім того, не встановлено кореляції між вмістом білка й інгібіторів трипсину в зерні, що суперечить даним авторів, які виявили позитивний кореляційний зв'язок між вмістом інгібітора та білковістю [15], але узгоджується з результатами інших дослідників [79].

Встановлено, що транслокація 1AL.1RS не призводить до такого різкого зниження показників якості зерна пшениці, як 1BL.1RS. Ліпші показники (зокрема SDS-седиментації) у форм із 1AL.1RS можуть свідчити про її переваги за використання в селекції [47].

Ми спільно із селекціонерами провели масштабні дослідження з вивчення можливостей модифікації негативного прояву транслокації на якість борошна (табл. 1), оцінену за показником седиментації на приладі SDS-30.

За нашими даними, більший негативний вплив на якість борошна чинить транслокація 1AL.1RS, хоча інші автори вважають такою транслокацію 1BL.1RS. Річ у тому, що вплив двох вивчених транслокацій на якість борошна залежав від генотипу, в якому вони знаходились. Вплив

ТАБЛИЦЯ 1. Транслокаційні лінії озимої пшениці, різні за якістю борошна

Лінія	Походження	Показник седиментації SDS-30
1AL.1RS		
УК 3085А	Херсонська б/о × Смуглянка	56
УК 2813	Херсонська б/о × Смуглянка	60
УК 710	Херсонська б/о × Смуглянка	80
УК 715	Херсонська б/о × Смуглянка	83
УК 1379	Херсонська б/о × Смуглянка	85
Херсонська б/о	Вихідна форма	80
1BL.1RS		
УК 1329	УК 304 × Куяльник — <i>Glu-B1al</i>	70
УК 2713/11	УК 304 × Куяльник — <i>Glu-B1al</i>	72
УК 8402/10	УК 304 × Куяльник — <i>Glu-B1al</i>	76
УК 976	УК 304 × Куяльник — <i>Glu-B1al</i>	88
УК 8402/10	УК 304 × Куяльник + <i>Glu-B1al</i>	89
УК 697А	УК 304 × Куяльник — <i>Glu-B1al</i>	93
УК 304	Вихідна форма	79
Куяльник	Вихідна форма	93
1AL.1RS		
УК 683	Смуглянка × Куяльник	75
УК 2725/11	Смуглянка × Куяльник	70
УК 3436	Смуглянка × RBB	41
УК 1644/11	Buster × Смуглянка	53
УК 1672/11	Palotas × Смуглянка	44
Смуглянка	Вихідна форма	65
RBB	Вихідна форма	29
Buster	Вихідна форма	37
Palotas	Вихідна форма	41

однієї й тієї самої транслокації в різних генотипах на якість борошна коливався від 54 до 80 одиниць седиментації (див. табл. 1).

Комбінація транслокації з геном *Glu-B1al* (сильно впливає на якість борошна) чи схрещування її з сортом з високоякісним зерном істотно ослаблює негативний вплив транслокації на зниження якості борошна, що дає змогу в разі спрямованого добору отримувати транслокаційні лінії з доброю якістю борошна (УК 715, УК 710, УК 1379, УК 8402/10, УК 976, УК 697А).

При цьому транслокаційні сестринські лінії (УК 8402/10) з геном *Glu-B1al* і без нього істотно відрізнялись за показниками седиментації (відповідно 89 і 76).

Схрещування транслокаційної лінії з формою з низькою якістю борошна дало адитивний ефект, а відібрані в наступних гібридних поколіннях (F_2 — F_4) транслокаційні лінії мали навіть нижчі показники седиментації, ніж вихідна транслокаційна лінія (УК 3436, УК 1644/11,

УК 1672/11). Ми встановили тісний кореляційний зв'язок пшенично-житньої транслокації зі зниженням якості борошна за показниками седиментації. Отже, низькі показники седиментації з великою вірогідністю засвідчують наявність у певній лінії транслокації. Цю залежність ми рекомендуємо використовувати в селекції з метою експрес-добору ліній із наявністю чи відсутністю пшенично-житньої транслокації.

Ідентифікація та особливості передачі пшенично-житньої транслокації. Для ідентифікації житньої 1R хромосоми або її короткого плеча у складі транслокацій 1AL.1RS, 1BL.1RS, 1DL.1RS у сортів і ліній пшениці використовують біохімічні, молекулярно-біологічні, цитогенетичні, молекулярно-цитогенетичні методи [11, 34, 48]. Доволі традиційним є електрофорез за біохімічними маркерами — секалінами, спирторозчинними запасними білками жита, що кодуються локусом *Sec-1*, розміщеним у короткому плечі хромосоми 1R, та іншими білковими маркерами.

Ефективність пшенично-житніх транслокацій з 2RL, як і з 1RS, залежить від генотипного середовища сорту, в який вона переноситься, тому в практичній селекції дуже важливим є дослідження особливостей передачі хромосом жита у геном пшениці. З використанням генетичних методів бекросування й цитологічних С-методів диференціального забарвлення хромосом у комплексі з геномною *in situ* гібридизацією для ідентифікації пшенично-житніх транслокацій досліджено характер передачі хромосом жита при бекросуванні пшенично-житніх заміщених ліній сортами м'якої пшениці [23, 38]. У потомстві бекросних гібридів хромосоми жита виявляються як у дисомному, так і моносомному станах, трапляються телоцентрики. Показано, що на частоту і характер передачі житньої хромосоми впливає генотип як лінії з пшенично-житньою транслокацією або заміщенням, так і сорту, що використовується у схрещуванні.

Багато різних сортів і ліній з пшенично-житніми транслокаціями створив шведський професор Анрульф Меркер із гексаплоїдного тритикале (яке цінне саме по собі [22]) та пшениці. Було використано сорти й лінії ярої пшениці Drabant, Prins, Sonett, SV 77328 та яре тритикале сортів Beagle, Drira. Отримане потомство F_1 цих комбінацій піддавали зворотному схрещуванню з пшеницею і BC_1F_1 . У результаті різних комбінацій схрещування отримано лінії з пшенично-житніми транслокаціями [61, 62]. Крім того, дві пшенично-житні транслокації 1R і 2R з гексаплоїдного озимого тритикале Sv856003, Sv876012, Sv876032 з пшеницею *Leymus mollis* в лінії (AD99) і шведські сорти озимої пшениці Goerzen, Holme і Крака використано для прямого і зворотного схрещувань [41, 42].

За допомогою низки прямих і зворотних схрещувань ярої гексаплоїдної пшениці з дикорослими злаками отримано лінії з транслокацією 5RL.5BS, стійкі до ураження жовтою та стебловою іржею, з відповідними генами стійкості [32, 75].

Для ідентифікації транслокації 1BL.1RS часто використовують геномну *in situ* гібридизацію (GISH). Цей метод дає змогу виявити коротке плече хромосоми 1R у складі транслокації і тим самим відповісти на питання про наявність чи відсутність ділянки житньої хромосоми у досліджуваних рослин. За допомогою геномною *in situ* гібридизації виявлено [72], що не всі сорти пшениці, які мають у своєму родоводі сорт Кавказ, містять пшенично-житню транслокацію. Геномну *in situ* гібри-

дизацію виконували за методикою [65]. Зондом слугувала мічена біотином тотальна ДНК, виділена з рослин жита посівного. Із дев'яти досліджених сортів пшенично-житню транслокацію виявлено у трьох (Омська 29, Омська 37, Омська 38). При цьому сорти Омська 37, Омська 38 з транслокацією є сестринськими лініями, а сорт Кавказ використовували як материнську форму. При створенні інших сортів, досліджених у цій роботі, сорт Кавказ був батьківською формою. Отримані дані, на думку авторів, свідчать про особливості передачі чужорідного генетичного матеріалу при інтрогресивних схрещуваннях, адже не в усіх випадках потомство містило пшенично-житню транслокацію.

Аналогічні результати отримали й інші автори [77]. Так, при створенні шести нових сортів озимої м'якої пшениці за участю сорту Magdalena з транслокацією 1BL.1RS пшенично-житню транслокацію виявлено лише в одного нового сорту, в решти п'яти сортів сегментів хромосоми жита не було. Такий феномен може бути пов'язаний з тим, що здатність до запліднення у чоловічих гамет, які несуть пшенично-житню транслокацію, знижується. Втрату транслокованої хромосоми можна пояснити й тим, що у гетерозиготних генотипів частота утворення гамет із транслокацією доволі низька [11].

Цитогенетичний метод аналізу хромосом у мейозі й мітозі широко використовують для виявлення інтрогресій у геномі пшениці. Аналіз мейозу дає важливу інформацію про генетичну близькість досліджуваних форм. Головний для мейозу процес — кон'югація гомологічних хромосом у профазі I, а потім їх розходження для утворення в подальшому редукованих гамет. Гомологія хромосом визначається генетичною спорідненістю їх окремих ділянок і локалізованих у них генів. Якщо структура хромосом і генів істотно змінюється, гомологія порушується, кон'югація хромосом і утворення пар бівалентів не відбуваються. Аналіз конфігурацій, які утворюють хромосоми у профазі I мейозу (поліваленти, біваленти, уніваленти), є важливим критерієм для визначення змін у каріотипах цих форм. Так, за допомогою цитологічного аналізу й дослідження хромосом у метафазі I мейозу гібридів F_1 виявлено хромосомні заміщення і транслокації у каріотипах інтрогресивних ліній озимої пшениці [20].

Слід зазначити, що цитологічна ідентифікація хромосом жита або їх ділянок у каріотипі пшениці є не такою вже й складною, адже за допомогою диференціального забарвлення хромосом, а саме C-banding, можна ідентифікувати хромосоми жита за темнозабарвленими теломерними гетерохроматиновими ділянками. Цим методом ідентифіковано генотипи з пшенично-житньою транслокацією 1BL.1RS у гетерозигот F_1 [74]. Можливості генетичного картування й виявлення рекомбінацій, пов'язаних із локусом *Gli-B1* і теломерним C-гетерохроматином, методом C-banding у пшениці описано в праці [45].

Використання молекулярно-генетичних маркерів для ідентифікації окремих генних локусів є сучасним, дієвим методом аналізу геномів рослин. За інформацією щодо походження сортів або ліній, картиною мейозу, стійкістю до фітопатогенів добирають молекулярні маркери до відомих цільових генів. Наприклад, для аналізу генотипів із пшенично-житньою транслокацією обирають мікросателітні маркери жита або пшениці [20, 24, 53].

Виявити найпоширеніші в геномі пшениці [57] житні інтрогресивні транслокації можна кількома шляхами. Для детекції нових, раніше

невідомих транслокацій використовують молекулярно-біологічні, молекулярно-генетичні, цитогенетичні методи, біохімічні або фізіологічні підходи [8, 24, 34, 48].

Особливе значення в селекційній практиці мають молекулярно-генетичні дослідження, які дають змогу характеризувати внутрішньо- й міжвидове генетичне різноманіття рослин, порівнювати геноми, встановлювати ступінь їх спорідненості, виявляти відмінності між сортами на рівні генотипу. За наявності батьківських форм для виявлення транслокацій придатні методи полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) з ДНК-маркерами. Надалі транслокативна природа виявленого поліморфізму і генетичних змін має бути підтверджена. До перенесених генів, повторів нуклеотидних послідовностей, добирають видоспецифічні праймери, якими легко відстежують ці інтрогресивні фрагменти ДНК у майбутньому.

Зручною міткою транслокацій 1AL.1RS, 1BL.1RS є локус запасних білків *Sec-1*, розміщений на короткому плечі першої хромосоми жита (1RS) у зоні хромосомного сателіту приблизно 30 сМ рекомбінації від ядерцевого організатора NOR. Проте для модифікованої транслокації 1RSm.1BL він відсутній.

Найчастіше нині застосовують молекулярні маркери (RAPD, IRAP, RFLP, AFLP, SSR, ISSR, SNP), які не залежать від умов довкілля і дають змогу швидко оцінити генетичний матеріал. Молекулярно-генетичні маркери для ідентифікації окремих генних локусів є сучасним, доволі ефективним і простим способом аналізу геномів рослин.

Відомо багато різних ДНК-маркерів для виявлення пшенично-житньої транслокації методом ПЛР із подальшим залученням електрофорезу фрагментів ДНК в агарозних гелях. З нашого досвіду можемо стверджувати, що найліпші результати давали праймери, запропоновані науковцями у цитованій праці [24]. Вони визначили довжину ампліконів у межах 200—400 пар основ, які були зручними для чіткого розділення в гелі. Ці маркери давали змогу виявляти як наявність житніх транслокацій у цілому (за локусом *Xrems 1303* жита або характерних генів секалінів *Sec-1*), так і розрізняти тип транслокації за локусом *SCM9*, чи були націлені суто на транслокацію 1AL.1RS.

Особливо важливими є методи, що уможливають ідентифікацію в одній реакції кількох ділянок ДНК, обмежених різними парами праймерів. Ми використовували дуплексні ПЛР до гена *TaTM20* та локусу *Xrems 1303*, а також до гена *TaTM20* та локусу *ω-secalin*. Локус *Xrems 1303* виявлявся у сортів як зі звичайною пшенично-житньою транслокацією, так і в генотипів з модифікованою пшенично-житньою конструкцією 1RSm.1B1. У сортів, які не містили пшенично-житніх транслокацій, при ампліфікації фрагменти завдовжки 290 пн не визначались.

Для дослідження хромосомної локалізації пшенично-житньої 1RS транслокації застосовували дуплексну ПЛР на локус *SCM9*. Сорти-носії 1AL.1RS мали амплікон 226 пн, а 1BL.1RS — 206 пн. Як референтний тут зручно використовувати ген *TaTM20* з очікуваним ампліконом 934 пн. Перевагою є те, що це кодомінантна маркерна система, яка розрізняє гетерозиготний стан. Надійність і функціональність розробленої нами маркерної системи підтверджені аналізом ДНК гібридних ліній.

Для ідентифікації короткого плеча першої хромосоми жита (1RS) у складі пшеничного геному доволі традиційним, хоча не завжди зручним і надійним, є електрофорез за біохімічними маркерами секалінами —

спирторозчинними запасними білками жита, що кодуються локусом *Sec-1*. Висловлено думку, що прояв генів, локалізованих у короткому плечі хромосоми 1RS жита, залежить від генотипу (генотипного середовища) сортів пшениці [11, 84]. Для білкового аналізу потрібний зерновий матеріал досліджуваного сорту, що унеможливило аналіз зеленої маси гібридів. Разом з тим це цінний підхід, бо дає змогу валідувати методики біотехнологічних досліджень, а також додатково підтверджувати відібрані лінії на етапі отримання насіннєвого матеріалу.

Ми ідентифікували пшенично-житні транслокації у сортах озимої пшениці селекції ІФРГ НАН України [17] (табл. 2).

Із 88 проаналізованих сортів 37 мали транслокації, в тому числі 21 сорт мав транслокацію 1A1.1RS, 16 сортів — транслокацію 1BL.1RS. Частка сортів із транслокаціями становила 42,1 % загальної їх кількості.

Зазначені сорти науковці створювали протягом тривалого періоду часу. Станом на 2015 р. виповнилося 45 років напруженої селекційної роботи. У першу половину цього періоду науковці Інституту більше уваги приділяли селекції сортів озимої пшениці, які не містили транслокацій. Пізніше селекцію сортів вели приблизно в рівних обсягах як із використанням транслокацій, так і без них.

Перший сорт озимої пшениці Київська остиста з пшенично-житньою транслокацією 1BL.1RS було створено і включено до Державного реєстру сортів рослин України у 1995 р. Хоча переважну більшість сортів було створено без використання транслокацій, найбільші посівні площі у виробництві (678 011 га) займали сорти, виведені з їх використанням. Частка останніх у загальній площі посівів в Україні сортів озимої пшениці селекції ІФРГ НАН України в 1 млн 79,9 тис. га становить 62,7 % (табл. 3).

Сорти озимої пшениці з пшенично-житніми транслокаціями мали високу екологічну пластичність, підвищену стійкість до хвороб, шкідників та інших несприятливих чинників довкілля. Як правило, їхні

ТАБЛИЦЯ 2. Загальна кількість сортів озимої пшениці, створених в ІФРГ НАН України, які висівали в різні роки в Україні (станом на 2015 р.)

Сорт	Кількість	%
Без транслокацій	51	57,9
Із транслокацією 1AL.1RS	21	23,9
Із транслокацією 1BL.1RS	16	18,2
Всього	88	100,0

ТАБЛИЦЯ 3. Посівні площі* сортів озимої пшениці селекції ІФРГ НАН України, створених із використанням пшенично-житніх транслокацій і без них (2014–2015 рр.)

Сорт	Посівна площа	
	га	%
Без транслокацій	401 929	37,2
Із транслокацією 1AL.1RS	444 282	41,2
Із транслокацією 1BL.1RS	233 729	21,6
Всього	1 079 940	100,0

*Сума посівних площ 10 сортів у кожній групі, якими засівали найбільші площі.

пагони знаходились у ремонтантному стані, тобто колос дозрівав, а листки залишались зеленими і продовжували фотосинтез.

Високу оцінку у виробництві отримали сорти з пшенично-житньою транслокацією 1AL.1RS, якими в Україні було засіяно 444,3 тис. га. При цьому сорти з різними транслокаціями відрізнялись за зональним розміщенням їхніх посівних площ. Сорти з пшенично-житньою транслокацією 1AL.1RS висівали переважно в Лісостеповій і Степовій зонах, із транслокацією 1BL.1RS — у зонах Лісостепу і Полісся.

У ході селекційних доборів у поколіннях F_2 — F_5 було встановлено, що добір на наявність у ліній транслокацій — це значною мірою добір на високу продуктивність.

Ми вважаємо, що транслокаційні сорти з комплексом корисних ознак (Смуглянка, Золотоколоса, Сотниця, Борія, Фаворитка та ін.) варто залучати до схрещування, оскільки в наступних поколіннях гібридів (F_2 — F_4) є можливість відібрати лінії як із транслокацією, так і без неї.

Сорти озимої пшениці з пшенично-житньою транслокацією істотно переважали сорти без транслокацій за урожаєм зерна (табл. 4). За шість років конкурсного випробування сорти з транслокаціями з урожайністю 94,8—95,6 ц/га перевищили за продуктивністю звичайні сорти на 8,7—9,5 ц/га. Серед них сорти Смуглянка, Золотоколоса і Фаворитка вперше за всю історію України сформували рекордний урожай — 124 і 131,8 ц/га.

Отже, селекціонери ІФРГ НАН України, в тому числі й за нашою участю, створили високопродуктивні сорти озимої пшениці з пшенично-житніми транслокаціями, які займають в Україні значні посівні площі, мають добру і високу якість зерна (табл. 5).

Модифікована пшенично-житня транслокація. В результаті багаторічного використання і дослідження сортів із пшенично-житньою транслокацією 1BL.1RS виявлено, що локус *Sec-1*, який входить до її складу, негативно впливає на хлібопекарські якості пшениці. Професор А. Лукашевський за допомогою хромосомної інженерії створив оригінальні транслокантні форми (1RSm.1BL), в яких замість 1RS плеча хромосоми жита міститься модифікована 1RSm конструкція. Від оригінального плеча хромосоми жита вона відрізняється двома інтеркалярними вставками, які є фрагментами плеча пшеничної хромосоми і характеризуються відсутністю локусу *Sec-1*. Використання ліній з модифікованою пшенично-

ТАБЛИЦЯ 4. Середній урожай* у конкурсному випробуванні сортів озимої пшениці селекції ІФРГ НАН України, створених із використанням пшенично-житніх транслокацій і без них (2010—2015 рр.)

Сорт	Урожай	
	ц/га	± до стандарту
Без транслокацій (стандарт)	86,1	—
Із транслокацією 1AL.1RS	94,8	8,7
Із транслокацією 1BL.1RS	95,6	9,5
НІР		3,7
<i>m</i> %		1,94

*У кожній групі сортів відібрано по 6 сортів, які за роками випробування мали найвищу продуктивність.

ТАБЛИЦЯ 5. Господарсько-цінні сорти озимої пшениці селекції ІФРГ НАН України, які є носіями пшенично-житніх транслокацій

Сорт	Показник седиментації SDS-30
1AL.1RS	
Полянка	49
Колумбія	64
Спасівка	64
Смуглянка	65
Золотоколоса	65
Славна	66
Борія	68
Сотниця	70
Усереднено	63,9
1BL.1RS	
Достаток	54
Астарта	58
Фаворитка	65
Новокиївська	70
Трипільська	73
Чигиринка	75
Володарка	79
Орійка	80
Усереднено	69,3
Сорти-стандарти	
Подолянка	80
Одеська 267	86
Ятрань 60	90
Куяльник	93
Усереднено	87,3

но-житньою транслокацією вважається перспективним у селекції пшениці, оскільки в цих форм відсутній локус *Sec-1*, який негативно впливає на якість борошна [56]. Для ідентифікації житньої 1R хромосоми або її короткого плеча 1RS у складі пшенично-житніх транслокацій у сортів, ліній пшениці використовують сучасні біохімічні, молекулярно-генетичні методи дослідження.

Джерелом господарсько-корисних ознак для пшениці може бути також хромосома жита 2R. Хромосома 2R не чинить негативного впливу на якість зерна. За наявності в геномі пшениці довгого плеча хромосоми жита 2R підвищується вміст арабіноксилану в зерні, який позитивно впливає на поживну якість хліба. На хромосомі 2R локалізовані гени стійкості до борошнистої роси, листової і стеблової іржі та гессенської мухи [13]. Отже, наявність генів стійкості, відсутність негативного впливу на продуктивність роблять хромосому жита 2R добрим джерелом для поліпшення пшениці.

Використання генетичної плазми диких видів пшениці для підвищення стійкості м'якої пшениці. Створення високопродуктивних сортів сільськогосподарських культур із генетичною стійкістю до біотичних та абіотичних стресорів є одним із найважливіших і складних завдань для сучасної генетики і селекції. В Україні з абіотичних стресорів найбільшої шкоди завдають морози та посуха [16, 26]. Низькі температури викликають загибель рослин, високі температури і нестача вологи призводять до пригнічення росту й розвитку, порушень у водному балансі та сольовому обміні, що зменшує накопичення білка, вуглеводів і в цілому знижує продуктивність рослин. Тому саме стійкість до несприятливих умов довкілля, хвороб і шкідників є необхідною умовою успішного розвитку сільськогосподарського виробництва.

В Україні озима пшениця є провідною зерновою культурою, тому підвищення її стійкості до стресових кліматичних чинників і підвищення продуктивності є найважливішими проблемами. Як відомо, пшениця має один із найскладніших геномів, розшифровка якого триває досі. Геном гексаплоїдної м'якої пшениці фактично є комбінацією трьох незалежних геномів (A, B, D), кожен з яких походить від одного з диких предків сучасної пшениці, тобто геном культурної пшениці представлений одразу трьома подібними, але не ідентичними комплексами генів [36]. Однак різноманіття власного комплексу генів м'якої пшениці недостатньо для вирішення проблеми її стійкості.

Слід зазначити, що генетика морозо- та холодостійкості, незважаючи на велику кількість досліджень у цьому напрямі, вивчена недостатньо. В межах виду *T. aestivum* стійкість рослин до дії низьких мінусових температур (морозостійкість) визначається значною кількістю полімерних генів, які при розщепленні у поколіннях гібридів утворюють безперервний варіаційний ряд за фенотипним проявом цієї ознаки, хоча у цілому в гібридів пшениці за схрещування контрастних за холодостійкістю форм домінує вища морозостійкість. Вважають, що підвищена морозостійкість м'якої пшениці пов'язана з геномом D, отриманим нею від *Aegilops tauschii*. Геном B знижує морозостійкість. Шляхом індукованого мутагенезу, зворотних схрещувань можна підвищити концентрацію поліалелів морозостійкості в геномі рослин. Як генетичні маркери високої морозостійкості можна використовувати аналіз за блоками гліадинів, що спряжені з високою морозостійкістю. Здебільшого вони знаходяться у 1-й та 6-й хромосомах геному D. Зимостійкість (здатність переносити комплекс негативних явищ у зимовий період) — ознака ще складніша, ніж морозостійкість. Вона також контролюється полігенною системою. Показано, що перевагу в схрещуваннях слід віддавати рослинам із повільним осіннім розвитком. Особливу увагу слід приділяти генам *Vrn*, які пов'язані з ярим або озимим типом розвитку рослин.

Значний резерв господарсько-цінних ознак зосереджений у генофонді численних близькоспоріднених м'якій пшениці видів і родів [56]. Для збагачення генофонду гексаплоїдної пшениці дедалі частіше залучають її диких родичів — види родів *Aegilops* та *Agropyron*. Види роду *Aegilops*, особливо диплоїдні, несуть гени, які детермінують такі господарсько-цінні ознаки, як стійкість до грибних хвороб, шкідників, жаростійкість, а також високу якість зерна [14]. Використання віддаленої гібридизації в таких випадках дає змогу збагачувати геном м'якої пшениці генами стійкості [39, 81]. У пшениці [44] описано понад 68 різно-

манітних транслокацій із генами стійкості до хвороб і шкідників. Серед них особливе господарське значення мають лише п'ять, у тому числі й пшенично-житня транслокація.

Дуже часто в сортах пшениці міститься не одна пшенично-житня транслокація, а кілька, причому різного походження. Так, у стійкої до грибних патогенів, посухи екологічно пластичної високоврожайної ярої м'якої пшениці сорту Омська 37 крім пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS міститься пшенично-пирійна транслокація 7DL.7Ai, в якій сегмент хромосоми 7Ai належить *Agropyron elongatum* Host. Встановлено, що комплексна стійкість сорту Омська 37 зумовлена генами, локалізованими на відрізках хромосом жита і пирію, що входять до складу пшенично-чужорідних транслокацій [1].

Російські дослідники оцінили вплив транслокацій із *Triticum timopheevii* Zhuk. та її комбінацій на стійкість до бурої та стеблової іржі, борошнистої роси та низку кількісних ознак у 15 ліній м'якої пшениці. Встановлено, що лінії, які містять чужорідні фрагменти хромосоми 5G, повністю стійкі до популяцій бурої іржі Західного Сибіру і стеблової іржі, яка типова для Омської області. Лінії з транслокацією на довгому плечі хромосоми 2G стійкі до популяцій стеблової іржі Західного Сибіру. Не виявлено негативного впливу чужорідних фрагментів за кількісними ознаками. Крім того, встановлено позитивний вплив фрагментів хромосоми 2G *T. timopheevii* за ознаками озерненості колоса [29].

Для боротьби з вірусними захворюваннями пшениці, такими як вірус смугастої мозаїки, вірус жовтої мозаїки, було залучено генетичний матеріал від дикорослого злакового бур'яну дазипіруму волохатого (*Dasyphyrum villosum* (L.) P. Candargy). Транслокація 4DL.4VS, розміщена на короткому плечі хромосоми, посилювала стійкість до вірусних захворювань. За її розміщення на довгому плечі хромосоми опірність до цих хвороб зменшувалась [83].

Генетичним аналізом зразків, стійких до стеблової іржі, визначено джерела походження генів стійкості до цих патогенів (табл. 6, 7) [68].

Досліджено низку генів стійкості до ураження рослин пшениці таким шкідником, як гессенська муха. Встановлено що гени *H1—H3*, *h4*, *H5—H32* і *Hdic*, розміщені в пшенично-житній транслокації 2BS.2RL, сприяють синтезу лектинів, які чинять токсичну дію на популяції гессенської мухи [76]. Транслокацію 2BS.2RL отримано за допомогою схрещування пшениці з сортом жита Чаурон [77].

Стійкість до попелиці біотипу G, який уражує всі відомі донори стійкості пшениці, виявлено у пшенично-житніх гібридів. Лінії GRS 1201—GRS1205 слабо пошкоджуються біотипами попелиці B, C, E і G, гени стійкості цих ліній відрізняються від ідентифікованих раніше. У лінії GRS 1201 ідентифіковано домінуючий ген *Gbb*, локалізований на плечі 1RS транслокованої хромосоми 1AL.2RS і зчеплений з геном *Gb2*. Стійкість до різних біотипів попелиці ліній GRS 1201 і GRS 1204 однакова, обидві лінії захищені геном *Gbb*. Разом з тим рівень експресії гена стійкості лінії GRS 1204 нижчий, що пов'язано з різним генетичним середовищем. Із комбінації GRS 1201 × TAM202 відібрано лінію M96L9970, яка несе ген *Gbb* [21].

Із використанням бекросів і самозапилення російські вчені отримали лінії ярої пшениці з генетичним матеріалом *Aegilops speltoides* Tausch. [14]. Через стерильність гібридів F₁ (2n = 28) отримання потомства було можливим лише після бекросування м'якою пшеницею. В ре-

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ

ТАБЛИЦЯ 6. Джерела походження генів стійкості до стеблової іржі [68]

Ген	Джерело походження	Хромосома	Ген	Джерело походження	Хромосома
2	<i>Triticum turgidum</i>	3BS	25	<i>Thinopyrum elongatum</i>	7DL
5	<i>Triticum aestivum</i>	6DS	26	<i>Thinopyrum elongatum</i>	6AL
6	<i>Triticum aestivum</i>	2DS	27	<i>Secale cereale</i>	3A/3R
7a	<i>Triticum aestivum</i>	4BL	28	<i>Triticum aestivum</i>	2BL
7b	<i>Triticum aestivum</i>	4BL	29	<i>Triticum aestivum</i>	6DL
8a	<i>Triticum aestivum</i>	6AS	30	<i>Triticum aestivum</i>	5DL
8b	<i>Triticum aestivum</i>	6AS	31	<i>Secale cereale</i>	1BL/1RS
9a	<i>Triticum aestivum</i>	2BL	32	<i>Aegilops speltoides</i>	2AS, 2B
9b	<i>Triticum aestivum</i>	2BL	33	<i>Aegilops tauschii</i>	1DS
9d	<i>Triticum turgidum</i>	2BL	34	<i>Triticum comosum</i>	2A, 2B
9e	<i>Triticum turgidum</i>	2BL	35	<i>Triticum monococcum</i>	3AL
9f	<i>Triticum aestivum</i>	2BL	36	<i>Triticum timopheevi</i>	2BS
9g	<i>Triticum turgidum</i>	2BL	37	<i>Triticum timopheevi</i>	4BL
10	<i>Triticum aestivum</i>	2B	38	<i>Triticum ventricosum</i>	2AS
11	<i>Triticum turgidum</i>	6BL	39	<i>Aegilops speltoides</i>	2B
12	<i>Triticum turgidum</i>	3BS	40	<i>Triticum araraticum</i>	2BS
13	<i>Triticum turgidum</i>	6AL	41	<i>Triticum aestivum</i>	4D
14	<i>Triticum turgidum</i>	1BL	42	<i>Triticum aestivum</i>	6DS
15	<i>Triticum aestivum</i>	7AL	43	<i>Thinopyrum elongatum</i>	7D
16	<i>Triticum aestivum</i>	2BL	44	<i>Thinopyrum intermedium</i>	7DS
17	<i>Triticum turgidum</i>	7BL	45	<i>Aegilops tauschii</i>	1DS
18	<i>Triticum aestivum</i>	1D	46	<i>Aegilops tauschii</i>	2DS
19	<i>Triticum aestivum</i>	2BS	47	<i>Aegilops speltoides</i>	2B=2BL-2SL.2SS
20	<i>Triticum aestivum</i>	2BL	48	<i>Triticum aestivum</i>	2AL
21	<i>Triticum monococcum</i>	2AL	49	<i>Triticum aestivum</i>	5BL
22	<i>Triticum monococcum</i>	7AL	50 [R]	<i>Secale cereale</i>	1DL/1RS
23	<i>Triticum aestivum</i>	2BS	Tmp	<i>Triticum aestivum</i>	
24	<i>Thinopyrum elongatum</i>	3DL	1A.1R	<i>Secale cereale</i>	1A.1R

зультаті п'ятиразового бекросування, що переривалося самозапиленням, відселектовано три лінії ярої м'якої пшениці ($2n = 42$), стійкі до борошністої роси та бурої іржі, з маркерними ознаками від *Aegilops speltoides*. Комплексно оцінено лінії на стійкість до бурої іржі, борошністої роси, найпоширеніших видів *Fusarium*. Встановлено можливий генетичний механізм інтрогресії маркерних морфологічних ознак і генів стійкості до фітопатогенів, що може бути зумовлений як транслокацією 2BL.2SL, так і транслокаціями 1BL.1SS, 5AL.5SL. Висока стійкість до бурої іржі у транслокованих ліній пов'язана з експресією трьох рецесивних генів, до борошністої роси — двох рецесивних генів. Лінії, отримані в ході досліджень, були високопродуктивними, тому їх рекомендовано для практичної селекції, а також для використання як джерел генів стійкості

ТАБЛИЦЯ 7. Джерела походження генів стійкості до жовтої іржі [68]

Ген	Джерело походження	Хромосома	Ген	Джерело походження	Хромосома
1	<i>Triticum aestivum</i>	2A, 2AL	30	<i>Triticum aestivum</i>	3BS
2	<i>Triticum aestivum</i>	7B	31	<i>Triticum aestivum</i>	2BS
3	<i>Triticum aestivum</i>	Unknown	32	Carstens V	2AL
3a	<i>Triticum aestivum</i>	1B, 2B	33	Batavia	7DL
3b	<i>Triticum aestivum</i>	Unknown	34	WAWHT2046	5AL
3c	<i>Triticum aestivum</i>	1B	35	<i>Triticum dicoccoides</i>	6BS
4	<i>Triticum aestivum</i>	3BS	36	<i>Triticum dicoccoides</i>	6BS
4a	<i>Triticum aestivum</i>	6B	37	<i>Aegilops kotschyi</i>	2DL
4b	<i>Triticum aestivum</i>	6B	38	<i>Aegilops sharonensis</i>	6A
5	<i>Triticum spelta album</i>	2BL	39	Alpowa	7BL
6	<i>Triticum aestivum</i>	7B, 7BS	40	<i>Aegilops geniculata</i>	5DS
7	<i>Triticum turgidum</i>	2B, 2BL	YrCle	Clement	4B
8	<i>Aegilops comosa</i>	2D	YrD	Druchamp	6A
9	<i>Secale cereale</i>	1B-1BL.1RS	YrH46	Hybrid 46	6A
10	<i>Triticum spelta</i>	1B, 1BS	YrHVII	Heines VII	4A
11	<i>Triticum aestivum</i>	Unknown	YrMin	Minister	4A
12	<i>Triticum aestivum</i>	Unknown	YrMor	Moro	4B
13	<i>Triticum aestivum</i>	Unknown	YrND	Nord	4A
14	<i>Triticum aestivum</i>	Unknown	YrS	Stephens	3BS
15	<i>Triticum dicoccoides</i>	1BS	YrTye	Tyee	6D
16	<i>Triticum aestivum</i>	2D	YrTr1	Tres	6D
17	<i>Aegilops ventricosa</i>	2AS-6M	Tres	Tres	3A
18	<i>Triticum aestivum</i>	7D, 7DS	YrYam	Yamhill	4B
19	<i>Triticum aestivum</i>	5B	YrV23	Vilmorin	2B
20	<i>Triticum aestivum</i>	6D	Yrns-B1	Lgst.79-74	3BS
21	<i>Triticum aestivum</i>	1B	YrSte		2B
22	<i>Triticum aestivum</i>	4D	YrSte2		3B
23	<i>Triticum aestivum</i>	6D	YrDa1		1A
24	<i>Triticum turgidum</i>	1BS	YrDa2		5D
25	<i>Triticum aestivum</i>	1D	YrA		Unknown
26	<i>Haynaldia villosa</i>	1BS, 1BL	YrDru		5B, 6B
27	<i>Triticum aestivum</i>	2BS	YrDru2		6A
28	<i>Aegilops tauschii</i>	4DS	YrH52		1BS
29	<i>Triticum aestivum</i>	1BL	YrCk		2DS

до борошністої роси, окремих видів *Fusarium* та як донорів нових генів стійкості до бурої іржі.

Для підвищення стійкості до патогенів м'яку пшеницю залучають до віддаленої гібридизації з різними видами, зокрема жита (*Secale cereale* L.). Жито ($2n = 2x = 14 RR$) є одним із донорів генів стійкості до різних патогенів (*Lr26*, *Vr9*, *Vr10*, *Sr27*, *Sr31*, *Pm8*, *Pm17*, *Gb2*, *Gb6*).

Для ідентифікації житніх транслокацій досліджено 20 сортів озимої м'якої пшениці конкурсного випробування Белгородського науково-дослідного інституту сільського господарства [8]. Особливу увагу приділяли вивченню трьох сортів — Синтетик, Крижинка і Богданка, які досліджували на наявність житнього хроматину. Встановлено, що сорти Синтетик і Крижинка несуть житню транслокацію 1BL.1RS, а сорт Богданка — 1AL.1RS. Визначено алельний стан локусів гліадинів і високомолекулярних (HMW) локусів субодиниць глютенінів у досліджуваному наборі сортів. Уточнено генеалогію першого сорту м'якої пшениці російської селекції — Богданка — з транслокацією 1AL.1RS. Досліджено алелі локусів HMW субодиниць глютенінів, що визначають високі хлібопекарські якості. Однак, як зазначали автори, домінуючі алелі залишаються такими ж, як у широковідомого сорту Безоста 1, що може свідчити про їх адаптивну роль. Пшенично-житня транслокація 1AL.1RS від жита *Insave* (сорт *Amigo*) містить низку генів стійкості до хвороб і шкідників (деяких біотипів попелиці, кліща). Створення сортів за наявності пшенично-житніх транслокацій досить актуальне, але механізм взаємодії різних генів із заміщеними частинами хромосом та прояв господарських ознак вивчено ще недостатньо.

Отже, аналіз даних літератури та власні дослідження дали можливість виявити світову тенденцію щодо застосування генетичних джерел стійкості різних видів злакових у селекції озимої м'якої пшениці. Перспективним напрямом досліджень залишається використання пшенично-житніх транслокацій для забезпечення високого рівня врожайності пшениці у поєднанні зі стійкістю до широкого спектра біотичних і абіотичних чинників.

1. Белан И.А., Россеева Л.П., Россеев В.М. и др. Изучение хозяйственно-ценных и адаптивных признаков у линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих транслокации 1RS/1BL и 7DL/7Ai // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2012. — 16, № 1. — С. 178—186.
2. Белан И.А., Россеева Л.П., Трубочеева Н.В. и др. Особенности хозяйственно-ценных признаков линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL // Вестн. ВОГиС. — 2010. — 14, № 4. — С. 632—640.
3. Власенко В.А., Кадхим А.Д. Устойчивость коммерческих сортов пшеницы озимой против бурой ржавчины в условиях северо-восточной лесостепи Украины // Вісн. Сумськ. нац. аграр. ун-ту / Агрономія і біологія. — 2012. — 2 (23). — С. 161—167.
4. Власенко В.А., Колючий В.Т., Борсук Г.Ю., Животков Л.О. Селекційно-генетична характеристика миронівських сортів озимої пшениці // Вісн. аграрної науки. Спецвипуск: Стан і перспективи селекції. — 2000. — № 12. — С. 27—28.
5. Власенко В.А. Створення вихідного матеріалу для адаптивної селекції і виведення високопродуктивних сортів пшениці в умовах Лісостепу України: Автореф. ... дис. д-ра с.-г. наук. — Одеса, 2008. — 48 с.
6. Дорофеев В.Ф., Якубцинер М.М., Руденко М.И. и др. Пшеницы мира / Под ред. Д.Д. Брежнева. — Л.: Колос, 1976. — 486 с.
7. Дубровна О.В., Моргул Б.В., Бавол А.В. Біотехнології пшениці: клітинна селекція та генетична інженерія. — К.: Логос, 2014. — 375 с.
8. Козуб Н.А., Созинов И.А., Собко Т.А. и др. Идентификация ржаных транслокаций у сортов озимой мягкой пшеницы Богданка и Синтетик // Научные ведомости Белгос.унта. Сер. Естественные науки. — 2010. — Вып. 12, № 15 (86). — С. 1—7.
9. Козуб Н.О., Созинов И.О., Колючий В.Т. та ін. Ідентифікація 1AL/1RS транслокації у сортів м'якої пшениці української селекції // Цитология и генетика. — 2005. — 39, № 4. — С. 20—24.
10. Козуб Н.А., Созинов И.А., Колючий В.Т., Созинов А.А. Сорта мягкой пшеницы украинской селекции с ржаными 1BL/1RS и 1AL/1RS транслокациями // Факторы экспериментальной эволюции организмов: Зб. наук. праць / Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова / За ред. М.В. Роїка. — К.: Логос, 2006. — Т. 3. — С. 216—220.

11. Козуб Н.А., Созинов И.А., Созинов А.А. Сопряженность 1BL/1RS транслокации с качественными и количественными признаками у мягкой пшеницы *T. aestivum* // Цитология и генетика. — 2001. — 35, № 5. — С. 74—80.
12. Колючая Г.С., Колючий В.Т. Спонтанная мутабельность сортов озимой мягкой пшеницы, содержащих 1В-1R-хромосомное замещение или транслокацию от ржи // Прогресс селекции озимой пшеницы как фактор интенсификации производства зерна: Сб. науч. тр. Мирон. НИИ селекции и семеновод. пшеницы. — 1988. — С. 32—34.
13. Красилова Н.М., Адонина И.Г., Силкова О.Г., Шумный В.К. Особенности передачи хромосомы ржи 2R при беккросировании пшенично-ржаных замещенных линий 2R(2D) различными сортами мягкой пшеницы // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2011. — 15, № 3. — С. 554—562.
14. Лапочкина И.Ф., Соломатин Д.А., Серезкина Г.В и др. Линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch // Генетика. — 1996. — 32, № 12. — С. 1651—1656.
15. Литвиненко Н.А., Адамовская В.Г., Вовчук С.В., Бирюкова С.А. Анализ содержания ингибиторов трипсина гибридов F₂—F₃ и его связь с белковостью зерна озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 1999. — 33, № 2. — С. 33—38.
16. Моргун В.В. Досягнення Інституту фізіології рослин і генетики НАН України (до 65-ї річниці від дня заснування) // Физиология и биохимия культ. растений. — 2011. — 43, № 3. — С. 187—211.
17. Моргун В.В., Санін Є.В., Швартау В.В. Клуб 100 центнерів. Сучасні сорти та оптимальні системи живлення й захисту озимі пшениці / Ін-т фізіології рослин і генетики НАН України, Компанія «Сингента», Швейцарія. — Вид. 9-е. — К.: Логос, 2015. — 148 с.
18. Моргун Б.В., Степаненко А.І., Чугункова Т.В. та ін. Молекулярне визначення локалізації житніх транслокацій у сортах м'якої пшениці та їх цитологічна характеристика // Физиология растений и генетика. — 2014. — 46, № 4. — С. 319—324.
19. Моргун Б.В., Тищенко Е.Н. Молекулярные биотехнологии по повышению устойчивости культурных злаков к осмотическим стрессам. — К.: Логос, 2014. — 221 с.
20. Мощный И.И., Чеботарь С.В., Сударчук Л.В. и др. Идентификация замещенных (1В)1R линий озимой пшеницы цитологическим и молекулярно-генетическим методами // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2012. — 16, № 1. — С. 217—223.
21. Радченко Е.Е. Генетическое разнообразие зерновых культур по устойчивости к обыкновенной злаковой тле // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — СПб.: ВИР. — 2012. — 169. — С. 72—95.
22. Рибалка О.І., Моргун В.В., Моргун Б.В., Починок В.М. Агрономічний потенціал і перспективи тритикале // Физиология растений и генетика. — 2015. — 47, № 2. — С. 95—111.
23. Рибалка О.І. Якість пшениці та її поліпшення. — К.: Логос, 2011. — 495 с.
24. Сиволап Ю.М., Чеботар С.В., Сударчук Л.В. Детекція 1R_S1A_L, 1R_S1B_L та модифікованої транслокації за 1R_S хромосомою у селекційних форм м'якої пшениці. Методичні рекомендації. — Одеса, 2011. — 13 с.
25. Силкова О.Г., Шапова А.И., Шумный В.К. Передача генетического материала ржи в геном мягкой пшеницы методом межгеномного замещения хромосом // Вестн. ВОГиС. — 2008. — 12, № 4. — С. 654—661.
26. Созинов А.А., Лантев Ю.П. Генетика и урожай. — М.: Наука, 1986. — 168 с.
27. Степаненко А.І., Благодарова О.М., Моргун Б.В. та ін. Детекція пшенично-житніх транслокацій за допомогою ДНК-маркерів та електрофореzu білків // Вісн. Укр. т-ва генетиків і селекціонерів. — 2014. — 12, № 1. — С. 78—83.
28. Степаненко А.І. Розробка систем молекулярно-генетичних маркерів для детекції якісних ознак у пшениці та ячменю: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Київ, 2015. — 28 с.
29. Тимонова Е.М., Леонова И.Н.; Белан И.А. и др. Влияние отдельных участков хромосом *Triticum timopheevii* на формирование устойчивости к болезням и количественные признаки мягкой пшеницы // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2012. — 16, № 1. — С. 142—159.
30. Топал М.М., Голуб Є.А., Соломонов Р.В. Адаптивні властивості пшенично-житньої транслокації 1AL/1RS у лінії F₃ пшениці м'якої озимі в екстремальних умовах 2012 року // Гончарівські читання: Зб. тез Міжнар. наук.-практ. конф., присвяченої 84-річчю з дня народження доктора сільськогосподарських наук, професора Гончарова Миколи Дем'яновича. — Суми: Сумський нац. аграр. ун-т, 2013. — С. 102—104.
31. Трубачева Н.В., Росеева Л.П., Белан И.А. и др. Особенности сортов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири, несущих пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL // Генетика. — 2011. — 47, № 1. — С. 18—24.

32. *Anamthawat-Jonsson K., Bodvarsdottir S.K., Bragason B.Th. et al.* Wide hybridization between species of *Triticum* L. and *Leymus* Hochst // *Euphytica*. — 1997. — **93**. — P. 293–300.
33. *Berzonsky W.A., Clements R.L., Lafever H.N.* Identification of ‘Amigo’ and ‘Kavkaz’ translocations in Ohio soft red winter wheats (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* — 1991. — **81**. — P. 629–634.
34. *Berzonsky W.F., Francki G.* Biochemical, molecular and cytogenetic technologies for characterizing 1RS in wheat: a review // *Euphytica*. — 1999. — **108**. — P. 1–15.
35. *Bliithner W.D., Merrin D.* Chromosomensubstitutionen und-translokationen zwischen Weizen und Roggen und deren Bedeutung für die Züchtung // *Arch. Zücht.* — 1977. — **7**. — P. 15–27.
36. *Brenchley R., Pheifer M.* Analysis of the bread wheat genome using whole genome shotgun sequencing // *Nature*. — 2012. — **491**, N 7426. — P. 705–710.
37. *Devos K.M., Atkinson M.D., Chinoy C.N. et al.* Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that wheat // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **85**. — P. 673–680.
38. *Dyck P.L., Samborski D.J., Anderson R.G.* Inheritance of adult leaf rust resistance derived from the common wheat varieties Exchange and Frontana // *Can. J. Genet. Cytol.* — 1966. — **8**. — P. 665–671.
39. *Ehdaie B., Waines J.G.* Heat resistance in wild *Triticum* and *Aegilops* // *J. Genet. Breed.* — 1992. — **46**, N 3. — P. 221–228.
40. *Ehdaie B., Whitkus R.W., Waines J.G.* Root biomass, water-use efficiency, and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat ‘Pavon’ // *Crop. Sci.* — 2003. — **43**. — P. 710–717.
41. *Forsstrom P.O., Merker A., Schwarzacher T.* Characterization of mildew resistant wheat-rye substitution lines and identification of an inverted chromosome by fluorescent in situ hybridization // *Heredity*. — 2002. — **88**. — P. 349–355.
42. *Forsstrom P.O., Merker A.* Sources of wheat powdery mildew resistance from wheat-rye and wheat-leymus hybrids // *Hereditas*. — 2001. — **134**. — P. 115–119.
43. *Friebe B., Jiang J., Raupp W.J. et al.* Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status // *Euphytica*. — 1996. — **91**. — P. 59–87.
44. *Friebe B., Raupp W.J., Gill B.S.* Alien genes in wheat improvement // *Wheat in Global Environment / Proc. 6th Int. Wheat Conf.*, 5–9 June. — Budapest, Hungary, 2001. — P. 709–720.
45. *Gonzales J.M., Hueros G., Gomes E., Sanz J.C.* Genetic mapping between Gli-B1 locus and a telomeric C-heterochromatin band in wheat // *Theor. Appl. Genet.* — 1990. — **80**. — P. 791–794.
46. *Graybosch R.A., Lee J.-H., Peterson C.J. et al.* Genetic, agronomic and quality comparisons of two 1AL.1RS wheat-rye chromosomal translocations // *Plant Breed.* — 1999. — **118**. — P. 125–130.
47. *Graybosch R.A., Peterson C.J., Hansen L.E. et al.* Comparative flour quality and protein characteristics of 1BL/1RS and 1AL/1RS wheat-rye translocation lines // *J. Cereal. Sci.* — 1993. — **17**. — P. 95–106.
48. *Gupta R.B., Shepherd K.W.* Identification of rye chromosome 1R translocations and substitutions in hexaploid wheats using storage proteins as genetic markers // *Plant Breed.* — 1992. — **109**. — P. 130–140.
49. *Hanusova R., Hsam S.L.K., Bartos P., Zeller F.J.* Suppression of powdery mildew resistance gene *Pm8* in *Triticum aestivum* L. (common wheat) cultivars carrying wheat-rye translocation T1BL.1RS // *Heredity*. — 1996. — **77**. — P. 383–387.
50. *Hoffmann B.* Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation by rye chromosome segment 1RS // *Cereal Res. Communic.* — 2008. — **36**. — P. 269–278.
51. *Kattermann G.* Zur Cytologie halmbehaarter Stämme aus Weizenroggenbastardierung // *Züchter*. — 1937. — **9**. — P. 196–199.
52. *Kim W., Jonson P.S., Baenziger P.S. et al.* Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources // *Crop. Sci.* — 2004. — **44**. — P. 1254–1258.
53. *Landjeva S., Korzun V., Tsanev V. et al.* Distribution of the wheat-rye translocation 1BL.1RS among bread wheat varieties of Bulgaria // *Plant Breed.* — 2006. — **125**. — P. 102–104.
54. *Lee J.H., Graybosch R.A., Peterson C.G.* Quality and biochemical effects of a 1BL/1RS wheat-rye translocation in wheat // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — **90**. — P. 105–112.
55. *Lein A.* Introgression of a rye chromosome to wheat strains by Georg Riebesel-Salzmünde after 1926 // *Proc. EUCARPIA Symp. on Triticale, Leningrad, 1973*. — P. 158–167.
56. *Lukaszewski A.J.* Frequency of 1RS.1AL and 1RS.1BL translocations in United States wheat // *Crop. Sci.* — 1990. — **30**. — P. 1151–1153.
57. *Lukaszewski A.J., Gustafson J.P., Apolinska B.* Transmission of chromosomes through the eggs and pollen of triticale × wheat F₁ hybrids // *Theor. Appl. Genet.* — 1982. — **63**. — P. 49–55.

58. *McIntosh R.A., Hart G., Gale M.* Catalogue of gene symbols for wheat // Proc. of the 8th Int. Wheat Genet. Symp. / Eds Z.S. Li, Z.Y. Xin. — Beijing, China. — 1993. — P. 1333–1500.
59. *McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M. et al.* Catalogue of gene symbols for wheat // Proc. of the 10th Int. Wheat Genet. Symp. / Eds N.E. Pogna, M. Romano, G. Galterio. — Paestum, Italy, 2003. — P. 1–6.
60. *Meltz G., Schlegel R., Thiele V.* Genetic linkage map of rye // Theor. Appl. Genet. — 1992. — **83**. — P. 33–45.
61. *Merker A.* The rye genome in wheat breeding // Hereditas. — 1984. — **100**. — P. 183–191.
62. *Merker A.* The Triticeae in cereal breeding // Ibid. — 1992. — **116**. — P. 277–280.
63. *Moonen J.H., Zeven A.C.* SDS-PAGE of the high-molecular weight subunits of wheat glutenin and the characterization of 1R(1B) substitution and 1BL/1RS translocation lines // Euphytica. — 1984. — **33**. — P. 3–8.
64. *Morgun B.V., Stepanenko A.I., Stepanenko O.V. et al.* Implementation of molecular systems for identification of genetic polymorphism in winter wheat to obtain high-performance specialized varieties // Science and Innovation. — 2016. — **12(2)**: 40–56 doi:http://dx.doi.org/10.15407/scin12.02.040
65. *Mukai Y., Gill B.S.* Detection of barley chromatin added to wheat by genomic in situ hybridization // Genome. — 1991. — **34**. — P. 448–452.
66. *O'mara J.G.* The substitution of a specific *Secale cereale* chromosome for a specific *Triticum aestivum* chromosome // Genetics. — 1947. — **32**. — P. 99–100.
67. *Rabinovich S.V.* Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. // Euphytica. — 1998. — **100**. — P. 323–340.
68. *Rahmatov M.* Sources of resistance to yellow rust and stem rust in wheat-alien introgressions // Introductory Paper at the Faculty of Landscape Planning, Horticulture and Agricultural Science: Swedish Univ. Agricult. Sci. — 2013. — N 3. — P. 1–64.
69. *Riley R., Chapman V.* The production and phenotypes of wheat-rye chromosome addition lines // Heredity. — 1958. — **12**. — P. 301–315.
70. *Schlegel R.* Current list of wheats with rye and alien introgression. — 2015. — V04-15, 1–18. — Режим доступа: <http://www.rye-gene-map.de/rye-introgression>
71. *Schlegel R., Korzun V.* About the origin of 1RS.1BL wheat-rye chromosome translocations from Germany // Plant Breed. — 1997. — **116**. — P. 537–540.
72. *Sharma S., DeMason D.A., Ehdai B. et al.* Dosage effect of the short arm of chromosome 1 of rye on root morphology and anatomy in bread wheat // J. Exp. Bot. — 2010. — **61**. — P. 2623–2633.
73. *Sharma S., Xu S.Z., Ehdai B. et al.* Dissection of QTL effects for root traits using a chromosome armspecific mapping population in bread wheat // Theor. Appl. Genet. — 2011. — **122**. — P. 759–769.
74. *Singh N.K., Shepherd K.W., McIntosh R.A.* Linkage mapping of genes for resistance to leaf, stem and stripe rust and secalins on the short arm of rye chromosome 1R // Theor. Appl. Genet. — 1990. — **80**. — P. 609–616.
75. *Singh R.P., Hodson D.P., Julio Huerta-Espino et al.* The 61 emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production // Annu. Rev. Phytopathol. — 2011. — **49**. — P. 465–482.
76. *Subramanyam S., Smith D.F., Clemens J.C. et al.* Functional characterization of HFR1, a high-mannose N-glycan-specific wheat lectin induced by hessian fly larvae // Plant Physiol. — 2008. — **47**. — P. 1412–1426.
77. *Szakacs E., Linc G., Lang L., Molnar-Lang M.* Detection of the 1A/1R and 1B/1R wheat/rye translocation in new Martonvasar wheat varieties and advanced lines using in situ hybridization // Novenytermeles. — 2004. — **53**. — P. 527–534.
78. *Tabibzaden N., Karimzaden G., Naghavi M.R.* Distribution of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in Iranian wheat, using PCR based markers and SDS-PAGE // Cereal Res. Commun. — 2013. — **41**, N 3. — P. 458–467.
79. *Tanner D.G., Reinbergs E.* Genetic analysis of the tripsin inhibitor activity of triticale and rye // Pflanzenzuchtg. — 1982. — **88**. — P. 177–184.
80. *Tsunewaki K.* Genetic studies of a 6x-derivative from an 8x-Triticale // Can. J. Genet. Cytol. — 1964. — **6**. — P. 1–11.
81. *Valkoun J., Hammer K., Kucerova D., Bartos P.* Disease resistance in the genus *Aegilops* L. — stem rust, leaf rust and powdery mildew // Kultur Pflanze. — 1985. — **33**. — P. 133–153.
82. *Zeller F.J.* 1B/1R wheat-rye substitutions and translocations // Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp. Columbia, USA, 1973. — P. 209–221.
83. *Zhao R., Wang H., Xiao J. et al.* Induction of 4VS chromosome recombinants using the CS ph1b mutant and mapping of the wheat yellow mosaic virus resistance gene from *Haynaldia vilosa* // Theor. Appl. Genet. — 2013. — **126**, Iss. 12. — P. 2921–2930.

84. Zhou Y. Genetic improvement of grain yield and associated traits in the Northern China winter wheat region from 1960 to 2000 // Crop. Sci. — 2007. — 47. — P. 245–252.

Отримано 18.05.2016

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ
ТРАНСЛОКАЦИЙ В СЕЛЕКЦИИ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Б.В. Моргун

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев
Институт клеточной биологии и генетической инженерии Национальной академии наук Украины, Киев

Приведен обзор литературы относительно генетического изучения и селекционного использования пшенично-ржаных транслокаций с целью генетического улучшения озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. Рассмотрены основные методы идентификации и особенности наследования транслокаций. Проанализированы генетические источники устойчивости к биотическим и абиотическим факторам от диких видов злаковых. Показана возможность снижения негативного влияния транслокаций на качество муки, их важное значение в селекции озимой пшеницы на продуктивность и устойчивость к стрессовым факторам окружающей среды. Описан опыт создания транслокационных сортов озимой пшеницы, которые занимают в производстве значительные посевные площади.

STATE AND PERSPECTIVES OF WHEAT-RYE TRANSLOCATIONS USE IN WINTER
WHEAT BREEDING

B.V. Morgun

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, National Academy of Sciences of Ukraine
148 Akademika Zabolotnoho St., Kyiv, 03143, Ukraine

The review on genetic study and breeding use of wheat-rye translocations for the purpose of genetic improvement of winter wheat *Triticum aestivum* L. has been present. The basic methods of identification and peculiarities of translocations inheritance were considered. Genetic sources of resistance to biotic and abiotic factors from wild grasses were analyzed. It was shown the possible negative impact of the translocations to reduce the quality of flour as well as their weighty significance in winter wheat breeding on productivity and resistance to environmental stress factors. The experience of developing new winter wheat varieties with translocations that occupy large sown area was described.

Key words: bread winter wheat, wheat-rye translocation, source of resistance, grain quality, interspecific hybridization.