

ГЕНЕТИЧНА КОЛЕКЦІЯ ГОРОХУ (*Pisum sativum* L.)

Безугла О. М., Кобизєва Л. Н., Василенко А. О., Безуглий І. М.
Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН

В Національному центрі генетичних ресурсів рослин України Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН формується базова колекція гороху, яка на 01.03.2014 р. складалася з 2634 зразків походженням з 75 країн світу. В результаті вивчення колекційних зразків протягом 1993-2013 рр. сформована генетична колекція у кількості 700 зразків, яка відображає поліморфізм виду *Pisum sativum* L. і представляє значну цінність для наукових досліджень і навчального процесу. Використання зразків національної колекції з ідентифікованими генами дозволить підвищити ефективність селекції сортів традиційного (зернового, зерноукісного) та специфічного (овочевого, технічного) напрямів використання.

Горох, зразок, еталон, ген, ознака, генетична колекція

Ефективність селекційного процесу значною мірою залежить від розмаїття вихідного матеріалу. Засновник теоретичних основ селекції рослин М. І. Вавилов особливу увагу приділяв вивченню місцевих сортів, інорайонного та іноземного матеріалу і пошуку нових форм рослин з цінними господарськими ознаками [1]. Селекція будь-якої культури спрямована на використання всього генетичного потенціалу виду і пов'язана з пошуком і визначенням функцій генів, які відповідають за комплекс ознак, що визначають продукційний процес [2]. А створення нових сортів гороху практично неможливе без використання зразків різного походження із світової колекції [3–8].

Робота по картуванню генів роду *Pisum* L., розпочата Ph. De Vilmorin та W. Bateson (1912) на початку ХХ сторіччя, продовжується і дотепер, але із допомогою сучасних методів, що дозволяють не тільки ідентифікувати гени, але й вивчити їх взаємодію [2, 9]. На даний час відомо приблизно 1000 локусів *Pisum sativum* L., з яких 300 ідентифіковані. З них для 169 визначена приналежність до однієї з семи груп зчеплення. Більшість з них обумовлює розвиток якісних ознак, а безпосередній вплив на прояв цінних господарських ознак має суттєво менша кількість генів [10].

В Національному центрі генетичних ресурсів рослин України на основі базової колекції гороху, яка на 01.03.2014 р. складалася з 2634 зразків походженням з 75 країн світу (табл. 1), проведена робота по формуванню генетичної колекції цієї культури.

Таблиця 1

Розподіл зразків гороху національної колекції України за географічним походженням

Континент	Кількість країн	Кількість зразків
Європа	31	2147
Азія	26	200
Африка	7	26
Австралія	1	13
Північна Америка	2	207
Південна Америка	8	41
Разом	75	2634

В результаті польових та лабораторних досліджень, проведених в лабораторії генетичних ресурсів зернобобових і круп'яних культур та в лабораторії селекції гороху Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва впродовж 1992–2013 рр. були ідентифіковані гени цінних господарських і біологічних ознак. Наявність відповідних генів контролювалась з використанням методів морфологічного опису та фенологічного аналізу колекційних зразків [11, 12]. На основі одержаних даних сформована генетична колекція *Pisum sativum* L., яка на даний час налічує більше 700 зразків. Ознаки, носії яких зосереджені у колекції, такі: фенологічні (група стиглості); морфологічні, що обумовлюють господарську цінність і такі, що являють собою маркерну ознаку (наявність антоціанової пігментації та інтенсивність зеленого забарвлення рослини, тип росту, довжина міжвузля, наявність фасціації стебла, тип лиска, тип прилистка, наявність воскового нальоту, кількість квіток на квітконіжці, розмір квітки, забарвлення вінчика квітки, колір недозрілого бобу, наявність пергаментного шару в стулках боба, ступінь вигину боба, забарвлення насінневої оболонки, форма насінини і крохмальної гранули, колір рубчика, наявність ознаки стійкості до обсипання). Морфологічні ознаки мають для селекціонерів цінність як маркери при гібридизації. Наприклад, такі ознаки, як забарвлення вінчика квітки, форма насінини, скорочені міжвузля, вусатий тип листа, наявність ознаки стійкості до обсипання насіння, контролюються рецесивними генами, що дозволяє проводити добір в F₂.

Ознаки рослини. Група стиглості у гороху – специфічна ознака. Вона визначається кількістю діб від сходів до повного дозрівання (вегетаційний період) і тісно пов'язана з кількістю непродуктивних вузлів до першого фертильного: чим менше непродуктивних вузлів – тим більш ранньостиглий зразок. Кількість непродуктивних вузлів на рослині гороху контролюється геном *Lf*, який має чотири алелі. Генотип, в якому присутня конкретна алель, буде мати відповідну кількість непродуктивних вузлів і відповідати конкретній групі стиглості: алель *Lf^{el}* – 5–7 непродуктивних вузлів (дуже ранньостигла група – вегетаційний період менше 61 доби), *Lf* – 8–11 (ранньостигла група – 61–70 діб), *lf* – 12–15 (середньостигла – 71–80 діб), *lf^{ea}* – понад 15 вузлів (пізньостигла – більше 82 діб) [13].

Еталони-носії генів ознаки кількості непродуктивних вузлів до першого продуктивного за рівнями прояву:

- 1) алель *Lf^{el}* (менше 8 вузлів) – Quasimado з Німеччини (UD0100992);
- 2) алель *Lf* (8-11 вузлів) – Wavering з Німеччини (UD0100655);
- 3) алель *lf* (12-15 вузлів) – Девіз з України (UD0102196);
- 4) алель *lf^{ea}* (більше 15 вузлів) – А 6017 з Росії (UD0101099).

Наявність антоціанової пігментації оцінюють на стеблі, листі, вусиках, бобах, квітках і насінні. Ця ознака становить інтерес для селекції тому, що вона пов'язана з рядом фізіологічних властивостей гороху, які мають конкретну господарську цінність: підвищену холодостійкість та стійкість до грибкових хвороб. Синтез антоціанового пігменту залежить від трьох основних генів: *A*, *Paf* (*B₁*) та *Am*. Спостерігається цікава залежність, яка показує, що кожен з цих трьох основних факторів антоціанової пігментації контролює послідовні етапи синтезу пігменту. Скоріше за все, ген *A* відповідає за ранній етап синтезу, *Paf* – за наступний, а *Am* – за ще більш пізній етап. Було помічено, що ефект гена *Am* залежить від наявності факторів *A* та *Paf* в домінантному стані, а дія гена *Paf* – від *A* [10]. Виходячи з цього, ми визначали антоціанову пігментацію на стеблі та листі, тобто обумовлену геном *A*. Відомо, що у *A*-ліній гороху антоціани знаходяться в основному у вигляді глікозидів, зокрема у великій кількості дельфінідін і в малій – цианідін та пеларгонідін. Їх синтез в рослині збільшується за несприятливих умов середовища [13, 14].

Еталони-носії генів наявності антоціанової пігментації в тканинах рослини:

- 1) ген *a* (морфотип *Pisum sativum* – антоціанова пігментація відсутня) – Девіз з України (UD0102196);
- 2) ген *A* (морфотип *Pisum arvense* – антоціанова пігментація наявна) – Гомельская з Росії (UD0101727).

Забарвлення листків обумовлюють гени *O*, *pa*, *vim* і *sov*. Вони змінюють інтенсив-

ність зеленого забарвлення листа. Генотип з жовто-зеленим забарвленням листків включає рецесивний ген *o*, інші забарвлення – домінантний *O*. Генотип із зеленим листям несе рецесивний *pa* або *vim*, інші – різні комбінації цих двох генів. Блакитний відтінок сходам і листю надає ген *sov* [13, 14].

Еталони-носії генів забарвлення рослини (листка і стебла) гороху:

1) генотип *o-Pa-vim* (забарвлення листя і стебла жовто-зелене) – Тирас з Молдови (UD0101420);

2) генотип *O-pa-vim* або *O-pa-Vim* (забарвлення листя і стебла зелене) – Девіз з України (UD0102196);

3) генотип *O-Pa-Vim* (забарвлення листя і стебла темно-зелене) – Green Dutch з Німеччини (UD0102583);

4) ген *sov* (забарвлення листя і стебла сизо-зелене) – Prussian blue з Канади (UD0101150).

Ознаки стебла. Тип росту у гороху буває детермінантний (обмежений) та індетермінантний (необмежений). Детермінантний тип росту характеризується тим, що генеративні органи формуються тільки у верхній частині стебла та точка росту закінчується генеративною брунькою на відміну від індетермінантних зразків, у яких ріст стебла продовжується за наявності бобів на нижніх вузлах.

На даний час у гороху відомо 3 типи детермінантності: московський, луганський та самарський (рис. 1). Московський тип детермінантності фенотипово проявляється через утворення від 2 до 5 продуктивних вузлів, після формування яких рослина повністю закінчує свій ріст. З останнього вузла виходять 2 плодоноси. Точка росту відсутня. На останньому вузлі немає ні вегетативної бруньки, ні листка (рис. 1в). Такий «обмежений ріст» контролює ген *det*, що успадковується як простий менделівський рецесив [15, 16, 17]. Насіння рослин гороху московського типу детермінантності має зморшкувату поверхню.



а

б

в

Рис. 1. Типи детермінантності гороху

Луганський тип детермінантності фенотипово подібний до попереднього, але на рослині формується лише 1–2 продуктивних вузли (рис. 1а). Насіння має округлу форму з гладенькою поверхнею.

Самарський тип детермінантності контролюється геном *deh* і фенотипово відрізняється від попередніх. На рослинах цього типу утворюється від 1 до 9 (частіше 3–5) продуктивних вузлів. Спостерігається зменшення довжини міжвузля в генеративній частині стебла. На продуктивних вузлах листки недорозвинені або відсутні (рис. 1б). Поряд з верхнім суцвіттям знаходиться сильно редукована брунька, яка в польових умовах швидко опадає. В даному випадку має місце так званий «фізіологічний тип» детермінантності, який характерний для більшості сучасних сортів гороху [15].

Еталони-носії генів типу росту гороху:

- 1) ген *Det* або *Deh* (індетермінантний тип росту) – Девіз з України (UD0102196);
- 2) ген *det* (московський тип детермінантності) – ЛС-СВ-3х0 з Росії (UD0102142);
- 3) ген *det* (луганський тип детермінантності) – Детермінантний ВСХІ з України (UD0100269);
- 4) ген *deh* (самарський тип детермінантності) – Флагман з Росії (UD0100469).

Мутації фасційованого стебла відносять до мутацій, які сповільнюють ростові процеси. Вираження фасціації змінюється від умов зовнішнього середовища, хоча наявність фасціації – ознака стійка. Для прояву фасціації необхідний рецесивний стан генів *fa* і *fas* [13]. На ступінь вираження також впливають гени модифікатори: розрізняють термінальні і осьові типи фасціації. Термінальний тип характеризується суцвіттями, що зібрані в верхній частині стебла у вигляді щитка за рахунок зближення і збільшення вузлів з багатьма квітконосами (*fa-fas-le*). Осьовий тип супроводжується наявністю звичайних квітконосів в середній частині стебла (*fa-fas-fn-fna-le*) [14, 18].

Еталони-носії генів форми стебла:

- 1) генотип *Fa-Fas* або *fa-Fas* (звичайна форма) - Девіз з України (UD0102196);
- 2) генотип *fa-fas* (фасційована форма) – Штамбовий з України (UD0101075).

У 1991 році В. Н. Уваровим було виявлено рослину з суцвіттям, що нагадує суцвіття люпину. Така аналогія відобразилася у назві нової форми – «люпиноїд» [19, 20]. Відмінна особливість нової форми – наявність апікального потовщення квітконоса, на якому почергово розташовані до 11 квіток, що сидять на коротких квітконіжках (рис. 2).



Рис. 2. Морфотип люпіноїд

Фасціація слабо виражена і проявляється в зближенні 2–3 верхніх вузлів, зрідка – в подвоєнні черешків листків. Люпиноїд має 2 близько розташованих продуктивних вузла, на нижньому та пазушному верхньому квітконосах утворюється по 1–2 квітки.

Квітконос можна розглядати як подовження стебла, оскільки товщина того і іншого однакові та морфологічно стебло і апікальний квітконос є єдиний осьовий орган. Вивчення особливостей успадкування ознаки «багатоплідний апікальний квітконос» у морфотипу «люпиноїд» показало, що його розвиток обумовлений взаємодією генів *det* з генами фасціації *fas* та *fa* [21].

Еталон-носії гену морфотипу «люпиноїд»:

1) *det-fas-fa* (морфотип «люпиноїд») - Люпиноид 527-92-у з Росії (UD0101428).

Довжина стебла контролюється двома групами генів, одна з яких визначає довжину міжвузля, а інша – кількість їх на стеблі. Модифікаційна мінливість ознаки висока і знаходиться в залежності від умов вирощування, але можна чітко помітити, що рослини, які мають в генотипі ген *Le*, відрізняються довгим міжвузлям, а форми з *le* – коротким. Ген *Le* як домінанта обумовлює розвиток високих рослин (180–210 см) з довгим міжвузлям, як рецесив – низьких рослин (40–70 см) з коротким міжвузлям, яке розташоване колінчато, під кутом до попереднього. Алелі *Cry-Cry^c-cry^s* в домінантному стані разом з рецесивними генами *le* і *la* обумовлюють розвиток карликових рослин з коротким міжвузлям; в рецесивному стані – дуже високих рослин (250–300 см) з довгим міжвузлям. Ці гени полімерні з геном *la*. Ген *La* в домінантному стані разом з генами *le* і *cry* визначає розвиток рослин з коротким міжвузлям, в рецесивному – дуже високих з довгим міжвузлям. Цей ген полімерний з *Cry*. Ген *Lm* в домінантному стані з *Le* і *le* дає міжвузля середньої довжини; в рецесивному – викликає скорочення міжвузля приблизно на 50% [10].

Еталони-носії генів різної довжини міжвузля:

1) генотип *Le-lm* (міжвузля довге) – Резонатор з України (UD0100668);

2) генотип *Le-Lm* або *le-Lm* (міжвузля середньої довжини) – Девіз з України (UD0102196);

3) генотип *le-lm* (міжвузля коротке) – Quasimado з Німеччини (UD0100992).

Ознаки листка. Горох має декілька типів листка. Розрізняють листочкові (*Af-Tl-St*) (рис. 3) і безлисточкові або вусаті (*af-Tl-St*) (рис. 4) форми. За допомогою різноманітних мутацій одержані форми гороху з акацієвидним листком (*Af-tl-St*) (рис. 5), з ярусною гетерофілією типу хамелеон (*af-tac*) (рис. 6) та багатонепарнопірчастим листком (*af-tl-St*) (рис. 7) [15]. Листочкові форми гороху мають лист, що складається з супротивно розташованих 2–3 пар листочків та 5–7 вусиків. У примітивних форм при рецесивному *up* кількість пар листочків зменшується до одного. Відсутність листочків обумовлює рецесивний ген *af*, акацієподібність – *tl*. В домінантному стані ці гени забезпечують формування як вусиків, так і листочків. Взаємодія рецесивів *af-tl* дає складну структуру листа, де *af* перетворює листочки в гіпертрофовані вусики, що галузяться, *tl* – укорочує їх і спонукає до плескатості кінцівок вусиків у вигляді маленьких листочків. Таким чином, з'явилася рослина гороху з листом типу «хамелеон». Гени *em-1* і *em-2* контролюють утворення вусикоподібних структур у вузлах стебла, а *tac* і *Uni^{tac}* – безпосередньо на акацієподібному листі між термінальними і парними листочками [14]. В 2006 р. в колекцію НЦГРРУ надійшов зразок UD0102159 з Всеросійського інституту зернобобових культур з принципово новою формою листа – розсіченою, генетична формула якої поки що не вивчена. Це форма з листочками, що мають надзвичайно розсічений край (рис. 8).

Еталони-носії генів типу листка:

1) генотип *Af-Tl* (звичайний тип листка, листочковий) - Резонатор з України (UD0100668);

2) генотип *af-Tl* (усатий тип листа, безлисточковий) - Девіз з України (UD0102196);

3) генотип *Af-tl* (акацієвидний) - WBH 5 Chenille зі Швеції (UD0101667);

4) генотип *af-tl* (багатонепарнопірчастий) - Многократно-непарноперистий з Росії (UD0102330);

5) генотип *af-tac* (ярусна гетерофілія, хамелеон) - Аз 365 з Росії (UD0102159).



Рис. 3. Звичайний (листочковий) тип листка



Рис. 4. Усатий (безлисточковий) тип листка



Рис. 5. Акацієвидний тип листка



Рис. 6. Тип листка хамеліон



Рис. 7. Багатонепарнопірчастий тип листка



Рис. 8. Розсічений тип листка

Прилисток гороху, як правило, крупніший за листочки. Але є форми, у яких прилисток редуковано під впливом гену *st*, а модифікатор *cont* разом з *st* редукують його ще сильніше. Ген *stim* змінює його за типом багатогранника, а *sc* обумовлює зростання внутрішньої грані прилистка зі стеблом [14]. Таким чином, вирізняються такі форми прилистка: звичайна (*St*) (рис. 9), рудиментарна (*st-cont*) (рис. 10) та «кролячі вуха» (*stim-sc*) (рис. 11).



Рис. 9. Звичайний прилисток



Рис. 10. Рудиментарний прилисток



Рис. 11. Прилисток кролячі вуха

Еталони-носії генів форми прилистка:

- 1) ген *St* (звичайна) – Девіз з України (UD0102196);
- 2) генотип *st-cont* (рудиментарна) – Filby з Англії (UD0100263);
- 3) генотип *stim-sc* (кролячі вуха) – Progetta з Англії (UD0101018).

Восковий наліт на листі гороху грає захисну функцію від комах, що ушкоджують листя, та грибкових хвороб. Мутанти, у яких відсутній восковий наліт, мають смарагдово-зелений колір. Повна відсутність воскового нальоту пов'язана з рецесивною мутацією bl або wel. Рецесив wlo обумовлює відсутність його тільки на верхній стороні листочків [13, 14].

Еталони-носії генів наявності воскового нальоту на листі гороху:

- 1) ген Bl або Wel (наявний) – Девіз з України (UD0102196);
- 2) ген bl або wel (відсутній повністю) – ZF 29 з Англії (UD0100512);
- 3) ген wlo (відсутній на верхній стороні листка) – Маго з Португалії (UD0100226).

Ознаки квітки. Багатоквітковість – цінна селекційна ознака, яка на пряму корелює з багатоплідністю та впливає на урожайність гороху. Відомі два гена fn і fna, які сприяють формуванню багатоквітковості. Ці гени підвищують кількість бобів на плодоносі, хоча зав'язування бобів у значній мірі залежить від умов зовнішнього середовища. В сприятливих умовах Fn-Fna обумовлюють 1 квітку, Fn-fna та fn-Fna – 2 квіткі, fn-fna – 3 і більше квіток на плодоносі, особливо на перших 2-3 продуктивних вузлах [13, 14].

Еталони-носії генів різної кількості квіток в китиці:

- 1) генотип Fn-Fna (1 квітка) – Харківський 131 з України (UD0100918);
- 2) генотип fn-Fna або Fn-fna (2 квіткі) – Девіз з України (UD0102196);
- 3) генотип fn-fna (3 квіткі і більше) – Білкове гроно з України (UD0100486).

На забарвлення вінчика квіткі гороху на пряму впливає ген антоціанової пігментації рослини A. Якщо цей ген знаходиться в рецесивному стані, то квітка має білий колір. Але при наявності A – вінчик забарвлений. При комбінації генів am-A пігментація ослаблена до білувато-рожевого кольору. Пурпурове забарвлення квіткі обумовлене домінантом Am разом з A, Ar, B, Paf, при рецесивному ar – забарвлення синьо-фіолетове, b – збільшує червоні тони: A, Am, Ar, Paf, Ce – дають темно-рожеве забарвлення. Другий основний ген антоціанової пігментації Paf обумовлює бузково-рожеві тони. З рецесивом paf дія генів D, Am, Ar, B слабша, а генів Cy, Kr – не проявляється. Цілий ряд генів діють як модифікатори: beg модифікує прояв b і збільшує рожеві тони, ce збільшує рожеві тони в генотипі A-Ar-Am-b-Paf-Cr; rub модифікує дію b в бік таракотово-червоного забарвлення. Ген cr обумовлює кермезинове (тьмяно-пурпурове) забарвлення квіткі, Cy збільшує забарвлення вінчика в генотипі A-Ar-B-Paf. Під дією рецесивних ceo, sre відповідно збільшується інтенсивність пігментації центральної, а під дією sob – верхньої частини паруса [14].

Еталони-носії генів забарвленості квіткі:

- 1) ген a (квітка біла, морфотип *Pisum sativum*) – Девіз з України (UD0102196);
- 2) ген A (квітка має забарвлення від кремового до фіолетового кольору, морфотип *Pisum arvense*) – Гомельська з Росії (UD0101727).

Квітка гороху – метеликоподібна, розміром від 1,3 см до 3,5 см. Зменшення розмірів паруса викликає рекомбінація генів pa-fl [14]. Таким чином, крупний розмір квіткі викликаний комбінацією Pa-Fl, середній – pa-Fl або Pa-fl, малий – pa-fl.

Еталони-носії генів розміру квіткі:

- 1) генотип pa-fl (квітка дрібна) – Юрга з Росії (UD0102078);
- 2) генотип pa-Fl або Pa-fl (квітка середнього розміру) – Девіз з України (UD0102196);
- 3) генотип Pa-Fl (квітка крупна) – Sugar snap з США (UD0100300).

Ознаки бобу. Тип боба (луцильний, цукровий, напівцукровий) характеризується наявністю в стулках пергаментного шару та контролюється генами p і v (рис. 12). Генотип P-V обумовлює суцільний пергаментний шар з 2–3 рядів одерев'янілих та 1–2 рядів неодерев'янілих клітин склеренхіми (луцильний) (рис. 12а); генотип p-V характеризується присутністю смужок пергаментного шару у вигляді волокнистих пучків (напівцукровий) (рис. 12б); P-v – пергаментний шар редуковано до плям або дуже тонкого суцільного шару; p-v викликає повну відсутність склеренхімного шару (цукровий) (рис. 12в). Наявність товстих м'ясистих стулок у бобі контролюється геном n [13].



Рис. 12. Наявність пергаментного шару в стулці боба

Еталони-носії генів наявності в стулках боба пергаментного шару:

- 1) генотип $\underline{N-p-v}$ (м'ясиста стулка, повна відсутність пергаментного шару – цукровий тип боба) – Добриня з України (UD0102266);
- 2) генотип $\underline{n-p-V}$ (часткова наявність пергаментного шару у вигляді волокнистих пучків – смужки пергаментного шару у стулках боба) – Лакстан напівцукровий з Англії (UD0100511);
- 3) генотип $\underline{n-P-v}$ (часткова наявність пергаментного шару у вигляді клаптиків або тонкий пергаментний шар) – еталон не виділено;
- 4) генотип $\underline{n-P-V}$ (наявність пергаментного шару – луцильний тип боба) – Девіз з України (UD0102196).

Колір боба – ознака з багатьма станами виявлення, вираженість кожного знаходиться під конкретним генетичним контролем. Ген gp контролює жовте забарвлення боба, за наявністю якого прилистки, гілочки і верхівки стебла можуть здаватися молочно-жовтими. За наявності антоціану боби можуть здаватися світло-червоними. Ген dp надає бобу блакитно-зеленого забарвлення, яке змінюється з часом і може посилюватися за спекотних і посушливих умов. На фоні генів $A-Paf$ пурпурове забарвлення дають гени Pu і Pur , причому Ar і B змінюють відтінки забарвлення. Найбільш інтенсивне пурпурове забарвлення притаманне генотипу $Pu-Pur$. У генотипу $Pu-pur$ забарвлений фунікулос (сім'яніжка), але алелі pur^a та pur^b кількісно впливають на пігментацію [14]. Зелене забарвлення бобів – результат того, що жовте і пурпурове забарвлення не проявляється.

Еталони-носії генів забарвлення бобів в фазу технічної стиглості:

- 1) ген *gp* (жовте) – Golden Snow з США (UD0102169);
- 2) генотип *pa-vim* (зелене) – Девіз з України (UD0102196);
- 3) генотип *dp-gp* (темно-зелене) – Grungold з Нідерландів (UD0101661);
- 4) генотип *pu-Pur* (фіолетове) – Сарпейнер Blue Pod з США (UD0102058);
- 5) ген *orp* (оранжеве) – еталон не виділено;
- 6) генотип *srp-srub* (наявність антоцінових смужок на поверхні боба) – еталон не виділено;
- 7) генотип *rup-rups* (наявність антоцінових плям на поверхні боба) – еталон не виявлено.

Ступінь вигину боба також може слугувати маркерною ознакою. Домінантний ген *N* сприяє прямій конфігурації боба (рис. 13), а рецесивний *n* сприяє вигину (рис. 14), звужує біб на 17 % і потовщує ступки на 50-80 %. Два полімерних гени *cp* і *cra* викликають звичайну увігнутість, при якій зовнішня кривизна проходить по черевній частині; *co* і *con* сприяють зворотній увігнутості, при якій зовнішня кривизна проходить по спинці боба [10].



Рис. 13. Біб прямої форми



Рис. 14. Біб з сильною ступінню вигнутості

Еталони-носії генів типу та ступеню увігнутості:

1) генотипи: *Con-N-Co-Cp*, *Con-N-co-Cp*, *con-n-Co-Cp*, *con-n-Co-cp*, *con-n-co-Cp*, *con-N-co-cp* (біб прямий - вигин боба відсутній або ледве помітний) – Харківський 85 з України (UD010001);

2) генотип *con-N-Co-Cp* або *con-N-Co-cp* (біб увігнутий - вигин боба слабкий) – Девіз з України (UD0102196);

3) генотип *con-N-co-Cp* або *con-N-co-cp* (біб увігнутий - вигин боба сильний) – Фрагмент з Росії (UD0102136);

4) генотипи: *Con-n-Co-Cp*, *Con-n-Co-cp*, *Con-n-co-Cp*, *Con-n-co-cp* (біб опуклий – вигин боба добре помітний) – Fгіжаупе з Франції (UD0101412).

Ознаки насіння. Форма насінини визначається цілим рядом генів. Основні гени, що контролюють цю ознаку - *r* і *rb*. Наявність генів зморшкуватості, або одного з них, в рецесив-

ному стані обумовлює зморшкувату поверхню насінини і приводить до підвищення вмісту цукрів (до 14,7%), вмісту ліпідів і зменшенню вмісту легуміну та підвищенню коефіцієнту поглинання води (до 3,06%) в порівнянні до генотипу з округлим насінням (*R-Rb*), який відповідно має вміст цукрів – до 4%, ліпідів – 2% та коефіцієнт поглинання води – 2,06%. Інші зміни форми насінини обумовлені генами бокової здавленості в місці, де в бобі притуляються насінини одна до одної – *com* і *Ro*, а також полімерними генами – *pla* і *qua*, які обумовлюють кубічну форму. Неглибокі вдавлення (по 20-30 на півсферу) дає ген *mifo*. При відносно рівній поверхні насінини вдавлення зародкового корінця обумовлено дією полімерних генів *sul* і *fov* [14]. Для *Pisum sativum* встановлено рецесивний ген вдавлення *di*, який проявляється тільки в присутності рецесива *a*. Ефект цього гену подавляється домінантом *A* і рецесивом *r*. У *Pisum arvense* вдавлення утворюються під впливом гену *L* тільки в присутності домінантного гену *A* (основного фактору антоціанової пігментації) [10].

Еталони-носії генів форми насінини:

- 1) генотип *R-Rb* (шаровидна або округла форма) – Девіз з України (UD0102196);
- 2) генотип *Pla-qua* або *pla-Qua* (овально-подовжена форма) – Solara з Нідерландів (UD0100460);
- 3) генотип *sul-fov* (вдавлення зародкового корінця – кутаста форма) – Mancoil з Угорщини (UD0100407);
- 4) генотип *pla-qua* (кубічна або квадратно-здавлена форма – перпендикулярно рубчика) – Пегас з України (UD0101387);
- 5) генотип *com-Ro* (бокова здавленість або плоско-здавлена форма – паралельно рубчика) – Маро з Португалії (UD0100226).

Еталони-носії генів ступеню зморшкуватості поверхні насінини:

- 1) генотип *R-Rb* (поверхня гладенька, округла форма) – Девіз з України (UD0102196);
- 2) генотип: *r-Rb* – Сквирський з України (UD0100294); генотип: *R-rb* – Віолена з України (UD0100776) (поверхня зморшкувата, мозкове насіння);
- 3) ген *mifo* (неглибокі вдавлення) – Маро з Португалії (UD0100226);
- 4) генотип *a-di* (тільки у морфотипу *Pisum sativum* – дрібноноздрювата поверхня) – Уладівський харчовий з України (UD0101388);
- 5) генотип *L-A* (тільки у морфотипу *Pisum arvense* – вдавлення) – Орпела з Росії (UD0100520).

Форма крохмальних гранул є важливою діагностичною ознакою, з допомогою якої можна робити діагностику видової належності зразка генофонду, а інколи дозволяє діагностику ефектів мутантних генів. Морфологія крохмальних гранул залежить від співвідношення структурних співполімерів крохмалю амілози і амілопектинів. Прості крохмальні гранули знаходяться в гладеньких насінинах гороху і складаються з одного амілопласту. Вони мають форму кавових зерен, часто із схожою на шов лінією, яка проходить вздовж усієї гранули (рис. 15). У зморшкуватого насіння гороху крохмальні гранули складні, складаються з декількох кон'югованих (склеєних) амілопластів і здаються сегментованими (рис. 16). Стан вираження крохмальних гранул і зморшкуватості насінин контролюються генами *R* і *Rb* наступним чином: генотипи *r-rb* і *r-Rb* – обумовлюють зморшкуваті сім'ядолі і складні крохмальні гранули, генотип *R-rb* – зморшкуваті сім'ядолі і прості крохмальні гранули, генотип *R-Rb* – гладенькі сім'ядолі і прості крохмальні гранули [13].

Еталони-носії генів форми крохмальних гранул:

- 1) генотип *R-Rb* (гладенькі сім'ядолі і прості крохмальні гранули) – Девіз з України (UD0102196);
- 2) генотипи *r-rb* і *r-Rb* (зморшкуваті сім'ядолі і складні крохмальні гранули) – Сквирський з України (UD0100294);
- 3) генотип *R-rb* (зморшкуваті сім'ядолі і прості крохмальні гранули) – Віолена з України (UD0100776).

Еталони-носії генів забарвлення сім'ядолей:

1) генотип *Q-i* (зелене різної інтенсивності та відтінків) – Show perfection з США (UD0101532);

2) генотип *o-i* (кремове, жовтувато-кремове) – P.S. USA з США (UD0101494);

3) генотип *Q-I* (жовте із зеленкуватим відтінком) – Onsa з США (UD0101479);

4) генотип *o-I* (оранжеве різної інтенсивності та відтінків) – Восковой з Росії (UD0101122).

Еталони-носії генів забарвлення насінневої оболонки:

1) генотип *gla* (безкольорове, напівпрозора насіннева оболонка) – Девіз з України (UD0102196);

2) ген *Gla* (зелений льод, синювато-зелене, напівпрозора насіннева оболонка) – Сквирський з України (UD0100294);

3) генотип *U-A-Paf-Z* або *U-A-Paf-Mp* (майже чорне, темно-синє) – IFPI 2503IG 51662 з Сирії (UKR001:02457);

4) генотип *Vl-A-Paf-Z* або *Vl-A-Paf-Mp* (помірно або слабко-синє) – еталону не виділено;

5) генотип *och-A-Z* (охряне) – Орпела з Росії (UD0100520);

6) генотип *oh-A-Z* (червоно-коричневе) – Ростовский з Росії (UD0101090);

7) генотип *ru-A-Z* (темно-червоне) – Morse з Франції (UD0101430);

8) генотип *oli-A-Z* (сірувато-оливкове) – Пелюшка местная з Росії (UKR001:02647);

9) генотип *olv-A-Z* (блідно-зеленкувато-оливково-сіре) – L 2-230 sehrotterbse зі Швеції (UD0100896);

10) генотип *sal-A-Z* (лососеве) – еталону не виділено.

Еталони-носії генів малюнку насінневої оболонки:

1) генотип *M-Z-Mp* (ржава мармуровість) – Марма зі Швеції (UD0100895);

2) генотип *M-Oh-Z-Mp* (ржаво-червоний) – Витра з Латвії (UD0101324);

3) генотип *M-oh-Z-Mp* (червоно-коричнева мармуровість) – WBN 1527 зі Швеції (UD0101669);

4) ген *F* (фіолетова крапчастість) – Вектор з США (UD0100514);

5) ген *Fas* (фіолетові мазки, штрихи) – FI 1698 з Англії (UD0101317).

Забарвлення рубчика може проявлятися за наявності таніну в насінневій оболонці.

Ген пігментації рубчика *Pl* обумовлює пігментацію неантоціанового характеру. При генотипі *a-Pl* забарвлення рубчика інтенсивно чорне; *A-Ar-B-Pl* – чорне; *a-pl* – безбарвне; *A-Ar-B-pl* – буре; *A-ar-B-Pl* – рубчик вузький і слабо помітний [14]. Цю ознаку можна визначити за відсутності ознаки неосипаємості насіння, тобто у тих зразків, у яких після визрівання рубчик не зростається з насінневою ніжкою. У зразків з наявною ознакою стійкості до обсипання насіння спонтанна мутація зростання рубчика насінини з насінневою ніжкою не дозволяє осипатися насінню. Ген *def* сприяє гіпертрофії тканини насінневої сім'яніжки, завдяки чому насіння відділяється від ступки боба разом з насінневою ніжкою. Це підвищує стійкість до обсипання насіння навіть за порушення цілісності бобу [13].

Еталони-носії генів забарвлення та типу рубчика:

1) генотип *a-Pl* (морфотип *Pisum sativum* – інтенсивно чорне забарвлення) – Девіз з України (UD0102196);

2) генотип *a-pl* (морфотип *Pisum sativum* – безбарвний рубчик) – Меценат з України (UD0102485);

3) генотип *A-Ar-B-Pl* (морфотип *Pisum arvense* – чорне забарвлення) – Свитанак з Білорусі (UD0102110);

4) генотип *A-Ar-B-pl* (морфотип *Pisum arvense* – буре забарвлення) – Tigra з Німеччини (UD0100536);

5) генотип *A-ar-B-Pl* (рубчик вузький і слабо помітний) – WBN 851 зі Швеції (UD0101672);

6) ген *him* (крупний рубчик до половини діаметра насінини) – Таловец 55 з Росії

(UD0100329);

7) ген *def* (наявність ознаки стійкості до обсипання насіння) – Царевич з України (UD0102105).

Таким чином, сформовано генетичну колекцію гороху, яка налічує більше 700 зразків з ідентифікованими генами однієї фенологічної (група стиглості), однієї біохімічної (форма крохмальних гранул) та 20 морфологічних (2 ознаки рослини, 3 – стебла, 3 – листка, 3 – квітки, 3 – боба, 6 – насіння) ознак за 99 рівнями їх прояву. Вона відображає поліморфізм виду *Pisum sativum* L. і представляє значну цінність для наукової роботи та навчального процесу. Використання зразків національної колекції з ідентифікованими генами дозволить підвищити ефективність ведення селекційного процесу зі створення сортів традиційного (зернового, зерноукісного) та специфічного (овочевого, технічного) напрямів використання.

Список використаних джерел

1. Вавилов Н. И. Избранные сочинения. Генетика и селекция: Монография / Н. И. Вавилов. – М.: Колос, 1966. – С. 176–225.
2. Зотиков В. И. Селекция зернобобовых и крупяных культур – основные направления и перспективы / В. И. Зотиков // Вестник. – Орел: ГАУ, 2006. – № 2–3. – С. 33–35.
3. Симаков Г. А. Создание модели сорта гороха для Лесостепи Сибири / Г. А. Симаков, В. И. Жуков // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1985. – № 10 (349). – С. 76–81.
4. Яньков И. И. Источники хозяйственно ценных признаков для селекции гороха / И. И. Яньков // Селекция и семеноводство. – 1989. – № 5. – С. 31–33.
5. Симаков Г. А. Коллекция сортов гороха в селекции на продуктивность / Г. А. Симаков // Селекция и семеноводство. – 1989. – № 6. – С. 11–13.
6. Вишнякова М. А. Генофонд зерновых бобовых ВИР – источник исходного материала для перспективных направлений селекции / М. А. Вишнякова // Генетические ресурсы культурных растений: Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших сельскохозяйственных культур для решения приоритетных задач селекции: Тезисы докладов Международной научно-практической конференции (13–16 ноября 2001 г.) – СПб.: ВИР, 2001. – С. 236.
7. Сердюк В. П. Генофонд гороха – резерв исходного материала для различных направлений селекции / В. П. Сердюк // Генетические ресурсы культурных растений: Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших сельскохозяйственных культур для решения приоритетных задач селекции: Тезисы докладов Международной научно-практической конференции (13–16 ноября 2001 г.) – СПб.: ВИР, 2001. – С. 419.
8. Мережко О. Ф. Роль генетических ресурсов в современной селекции растений / О. Ф. Мережко // Генетические ресурсы культурных растений: Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших сельскохозяйственных культур для решения приоритетных задач селекции: Тезисы докладов Международной научно-практической конференции (13–16 ноября 2001 г.). – СПб.: ВИР, 2001. – С. 353.
9. Swiecicki W. K. Mendel's genetics, the *Pisum* genome and pea breeding / W. K. Swiecicki, B. Wolko, N. F. Weeden // 100 Years of Genetics for Plant Breeding – Mendel, Meiosis and Marker (MCC–2000). – March 7–10, 2000, Brno, Czech Republic. – P. 65–76.
10. Макашева Р. Х. *Горох* / Р. Х. Макашева. – Л.: Колос, 1973. – 312 с.
11. Методические указания ВИР по изучению зернобобовых культур – Л., 1975. – 40 с.
12. Международный классификатор СЭВ рода *Pisum* L. – Л., 1990. – 51 с.
13. Ідентифікація ознак зернобобових культур (горох, соя): навчальний посібник / В. В. Кириченко, Л. Н. Кобизєва, В. П. Петренкова та інші. – Харків, 2009. – 172 с.

14. Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые / под ред. д-ра биол. наук Т. С. Фадеевой и д-ра с.-х. наук В. И. Буренина. – Л.: Агропромиздат, Ленинградское отделение, 1990. – 287 с.
15. Баташова М. С. Успадкування деяких маркерних ознак гороху та їх взаємоз'язок із продуктивністю / М. С. Баташова // Автореф. дис. канд. біол. наук: 05.00.15. / Інститут фізіології рослин і генетики НААН України. – Полтава, 2005. – 20 с.
16. Волчков Ю. А. Наследование признака «тип роста стебля» у гороха / Ю. А. Волчков, А. М. Дрозд // Селекционные и генетические исследования овощных и плодовых культур на Северном Кавказе: Сб. научных трудов по прикладной ботанике, селекции и генетике. - Ленинград. – 1986. – Т. 101. – С. 46–48.
17. Makasheva R. K. Determinate growth habit (*det*) in peas: isolation, symbolization and linkage / R. K. Makasheva, A. M. Drozd // PNL. - 1987. - V. 19. - P. 31–32.
18. Noel Ellis T. H. Mendel, 150 years on / T. H. Noel Ellis, Julie M. I. Hofer, Gail M. Timmerman-Vaughan, Clarice J. Coyne, Roger P. Hellens // *Trends in Plant Science*, November 2011. – Vol. 16, No. 11. – P. 590–596.
19. Уваров В. Н. Люпиноид – новый тип детерминантности у гороха / В. Н. Уваров // Селекция и семеноводство. – 1993. – № 5–6. - С. 19–20.
20. Уваров В. Н. Некоторые итоги изучения новой формы гороха с многоплодными апикальными цветочными / В. Н. Уваров // Генетика и селекция растений: Тез. докл. научн. конф. ВНИИЗБК. – Орел. – 1995. – С. 29.
21. Уваров В. Н. Создание сортов и форм гороха с новыми хозяйственно ценными признаками / В. Н. Уваров // Научное обеспечение увеличения производства пищевого и кормового растительного белка / Тезисы докладов научн. методич. и корд. сов. – Орел. – 1995. – С. 21–22.
22. Паспорт доноров селекционно ценных признаков сельскохозяйственных культур: горох (*Pisum sativum* L.) / И. В. Кондыков, Т. С. Наумнина, Н. Н. Кондыкова и др. – Орел, 2004. – В. 7. – 39 с.

References

1. Vavilov NI. 1966. Selected works. Genetic and Breeding. Moskva: Kolos. p. 176–225.
2. Zotikov VI. 2006. Breeding pulses and cereals - the main directions and prospects. *Vestnik, Orel*. (2–3):33–35.
3. Simakov GA, Zhukov VI. 1985. Creating a model of a pea variety for the Forest-Steppe of Siberia. *Vestnik selskokhoziaystvennoy nauki*. 10(349): 76–81.
4. Yankov II. 1989. Sources of agronomic traits for breeding pea. *Seleksia i semenovodstvo*. 5: 31–33.
5. Simakov GA. 1989. Pea variety collection in breeding for productivity. *Seleksia i semenovodstvo*. 6: 11–13.
6. Vishniakova MA. 2001. Genepool of pilses of the All-Union Research Institute of Plant Breeding - a source of primary material for promising directions of breeding [abstrakt]. Genetic resources of cultivated plants: Challenges of mobilization, inventory, preservation and study of the genepool of the most important crops to meet the priorities of breeding. International Scientific-Practical Conference; 2001 Nov 13-16; St-Peterburg: VIR. p. 236.
7. Serdiuk VP. 2001. Pea genepool - stockpile of primary material for various directions of breeding [abstrakt]. Genetic resources of cultivated plants: Challenges of mobilization, inventory, preservation and study of the genepool of the most important crops to meet the priorities of breeding. International Scientific-Practical Conference; 2001 Nov 13-16; St-Peterburg: VIR. p. 419.
8. Merezhko OF. 2001. A role of genetic resources in modern plant breeding [abstrakt]. Genetic resources of cultivated plants: Challenges of mobilization, inventory, preservation and study of the genepool of the most important crops to meet the priorities of breeding. International Scientific-Practical Conference; 2001 Nov 13-16; St-Peterburg: VIR. p. 353.

9. Swiecicki WK, Wolko B., Weeden NF. 2000. Mendel's genetics, the *Pisum* genome and pea breeding. Proceeding of the conference 100 Years of Genetics for Plant Breeding – Mendel, Meiosis and Marker; 2000 March 7–10; Brno, Czech Republic. p. 65–76.
10. Makasheva RKH. 1973. Pea. Leningrad: Kolos. p. 312.
11. 1975. Guidelines of the All-Union Research Institute of Plant Breeding for studying pulses. Leningrad. p. 40.
12. 1990. International Classification Code of CMEA the genus *Pisum* L. Leningrad. p. 51.
13. Kirichenko VV, Kobizeva LN, Petrenkova VP et al. 2009. Identification of pulses (pea, soybean) traits. Study guide. Kharkiv. p. 172.
14. Fadeieva TS, Burenina VI, editors. 1990. Genetics of cultivated plants: pulses, vegetables and gourds. Leningrad: Agropromizdat LO. p. 287.
15. Batashova MYe. 2005. Inheritance of some marker traits in pea and their relationship with productivity [dissertation]. [Institute of Plant Physiology & Genetics of NAAS]: Poltava. p. 20.
16. Volchkov YuA, Drozd AM. 1986. Inheritance of the trait "type of stem growth" in pea. In: Breeding and genetic studies of vegetable and fruit cultures in the North Caucasus. Collection of scientific papers on applied botany, genetics and breeding. 101:46–48.
17. Makasheva RK, Drozd AM. 1987. Determinate growth habit (*det*) in peas: isolation, symbolization and linkage. PNL. 19:31–32.
18. Noel Ellis TH, Hofer Julie MI, Timmerman-Vaughan Gail M et al. 2011. Mendel, 150 years on. Trends in Plant Science; 2011 November. 16(11):590–596.
19. Uvarov VN. 1993. Lyupinoid - a new type of determinants in pea. Selektzia i semenovodstvo. 5–6:19–20.
20. Uvarov VN. 1995. Some results of studying a new pea form with polycarpic apical peduncles [abstrakt]. Plant Genetics and Breeding. Scientific conference VNIIZBK. Orel. P. 29.
21. Uvarov VN. 1995. Creating pea varieties and forms with new economically valuable traits [abstrakt]. Scientific support of increasing the production of food and fodder plant protein. Scientific methodology and coordination meeting. Orel. P. 21–22.
22. Kondikov IV, Naumnina TS, Kondikova NN et al. 2004. Passport of donors of breeding valuable traits of crops: pea (*Pisum sativum* L.). Orel. 7. P. 39.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ГОРОХА (*Pisum sativum* L.)

Безуглая О. Н., Кобызева Л. Н., Василенко А. А., Безуглый И. Н.
Институт растениеводства им. В. Я. Юрьева НААН

В Национальном центре генетических ресурсов растений Украины Института растениеводства им. В. Я. Юрьева НААН содержится базовая коллекция гороха в составе 2634 образцов из 75 стран мира. В результате изучения коллекционных образцов на протяжении 1993-2013 гг. сформирована генетическая коллекция гороха в количестве 600 образцов, в основу которой заложены полевые и лабораторные исследования по идентификации генов ценных хозяйственных и селекционных признаков методами морфологического описания и фенологических наблюдений. Признаки, на которых базируется коллекция: фенологические (группа спелости), морфологические, несущие как хозяйственную ценность, так и являющие собой маркерный признак (наличие антоциановой пигментации и интенсивность зеленой окраски растения, тип роста, длина междоузлия, наличие фасциации стебля, тип листка, тип прилистника, наличие воскового налета, количество цветов на цветоножке, размер цветка, окраска венчика цветка, цвет недозрелого боба, степень изогнутости боба, окраска семенной оболочки, форма семени и крахмальной гранулы, цвет рубчика, наличие признака устойчивости к осыпанию семян) – всего 22 признака по 99 уровням их проявления. Выделены эталоны-носители генов, обуславливающие конкретный уровень проявления признака. Генетическая коллекция гороха отображает полиморфизм вида *Pisum sativum* L. и представляет значительную ценность для научной работы и учебного процесса. Использование образцов национальной коллекции с идентифицированными генами позволит повысить эффективность ведения селекционного процесса создания сортов традиционного (зернового, зерноукосного) и специфического (овощного, технического) направлений использования.

Горох, образец, эталон, ген, признак, генетическая коллекция

PEA GENETIC COLLECTION (*Pisum sativum* L.)

Bezuglaya O. N., Kobyzeva L. N., Vasilenko A. A., Bezuglyy I. N.
Plant Production Institute nd. a V. Ya. Yuryev of NAAS

The National Centre of Plant Genetic Resources of the Plant Production Institute nd. a V. Ya. Yuryev of NAAS has a basic pea collection comprising 2634 samples from 75 countries. Pea genetic collection of 600 samples was formed as a result of studying the collection samples over the period of 1993-2013. The collection is based on field and laboratory studies on identification of genes of valuable economic and breeding features by morphological description and phenological observations. The collection is based on the following features: phenological (maturity group) and morphological ones (carriers of economic value and markers [presence of anthocyanin pigmentation and green color intensity of plants, growth type, internode length, presence of stem fasciation, leaf type, stipule type, presence of waxy coating, the number of flowers on the anthophore, flower size, corolla color, underripe bean color, degree of bean curvature, seed coat coloration, seed and starch granule shapes, hilum color, shedding resistance]) - in total 22 features by 99 levels of their expression. The standard carriers of genes determining a specific level of feature expression were identified. The pea genetic collection reflects genetic polymorphism of *Pisum sativum* L. species and represents a significant value for research and education. Using samples of the national collection with the identified genes will improve the breeding efficiency of varieties for traditional (grain, grain and green mass) and specific (vegetable, technical) areas of usage.

Pea, sample, standard, gene, feature, genetic collection