

С.В. ЧЕБОТАРЬ¹, А. БЁРНЕР², Ю.М. СИВОЛАП¹¹ Южный биотехнологический центр в растениеводстве УААН и МОН, Украина, 65036, Одесса, Овидиопольская дорога 3
E-mail: schebotar@yahoo.com² Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung (IPK), 06466 Gatersleben, Germany

АНАЛИЗ ГЕНОВ КОРОТКОСТЕБЕЛЬНОСТИ В ГЕНОТИПАХ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ УКРАИНЫ



Исследовали сорта озимой мягкой пшеницы, выведенные и/или широко используемые в селекционных программах в период с 1912 по 2002 гг. в Украине, с помощью микросателлитного маркера Xgwt261, близкого сцепленного с гиббереллин-чувствительным геном карликовости Rht8, а также с помощью биохимического теста на чувствительность проростков к гибберелловой кислоте. Установлена аллельная характеристика по локусу Xgwt261 для 97 сортов озимой мягкой пшеницы. Показано, что около 98 % современных сортов озимой мягкой пшеницы, выведенных в СГИ-НЦС, и 50 % сортов Мироновского института пшеницы имеют аллель 192 п.н. и соответственно ген Rht8. Оценка чувствительности сортов к гибберелловой кислоте на стадии проростков выявила, что основная масса сортов мягкой пшеницы, возделываемых в Украине с 1912 г. до середины 70-х годов, проявляют чувствительность к гибберелловой кислоте. С 80-х годов в сортах, выведенных на юге Украины, тестируется преимущественно невосприимчивость к GA₃ за счет введения в генотипы сортов GA₃-нечувствительных генов карликовости, в то время как сорта Мироновского института пшеницы продолжают сохранять чувствительность к гибберелловой кислоте.

© С.В. ЧЕБОТАРЬ, А. БЁРНЕР, Ю.М. СИВОЛАП, 2006

Введение. Одним из замечательных этапов в развитии селекции мягкой пшеницы является создание полукарликовых сортов интенсивного типа. Введение полукарликовых высокопродуктивных сортов в производство способствовало значительному увеличению валовых сборов зерна в мире. Благодаря этому типу сортов в Мексике урожайность пшеницы возросла в 2—3 раза, а Индия впервые смогла удовлетворить свои потребности в зерне. В целом, в мире за последние 30 лет прошлого столетия за счет внедрения сильных генов карликовости снизилась высота сортов мягкой пшеницы, и урожайность возросла.

Рост урожайности напрямую связан с уменьшением высоты растений, так как у короткостебельных форм питательные вещества, «экономленные» на росте стебля, идут на формирование дополнительного количества продуктивных стеблей и более развитых по размеру колосьев [1, 2].

В Украине первые низкорослые сорта интенсивного типа были созданы в начале 80-х годов в Селекционно-генетическом институте С.Ф. Лыфенко и Институте физиологии и генетики растений В.В. Моргуном. В настоящее время из сортов озимой мягкой пшеницы, зарегистрированных в Реестре сортов растений Украины, около 35,5 % составляют полукарликовые.

Современные полукарликовые сорта высокоинтенсивного типа имеют улучшенные морфобиологические, адаптивные характеристики и пластичность, высокий генетический потенциал продуктивности, повышенную устойчивость к полеганию, улучшенную корнеобеспеченность надземной части растений, синхронизированное развитие основного и боковых стеблей, выровненный стеблестой [3].

Изучение наследственных факторов, определяющих высоту растений мягкой пшеницы, представляет несомненный интерес, особенно на материале, отражающем исторические этапы селекции этой культуры в Украине.

Генетический контроль признака высота растения у мягкой пшеницы имеет сложный характер. Гены, обуславливающие высоту растений, локализованы в различных хромосомах и проявляют различную степень эффективности. Различают 20 генов, оказывающих основной эффект на высоту растений [4]. Указанные гены обозначают символом *Rht* (reduced plant

Таблица 1

Гиббереллин-нечувствительные гены карликовости (цит. по [5] с изменениями автора)

Гены карликовости	Хромосомная локализация	Источник	Наследование	Ссылка
<i>Rht-B1b (Rht 1)</i>	4BS	Norin 10	Полудоминантное	[6]
<i>Rht-D1b (Rht 2)</i>	4DS	Norin 10	Полудоминантное	[6]
<i>Rht-B1c (Rht 3)</i>	4BS	Tom Thum	(Полу)доминантное	[6]
<i>Rht-D1c (Rht 10)</i>	4DS	Ai-bian 1	(Полу)доминантное	[7]
<i>Rht-B1d (Rht 1S)</i>	4BS	Saitama 27	Полудоминантное	[8]
<i>Rht-B1e (Rht Краснодарский карлик 1)</i>	4BS	Краснодарский карлик 1	Полудоминантное	[9]
<i>Rht-D1d (Rht Ai-bian 1a)</i>	4DS	Ai-bian 1a	Полудоминантное	[10]
<i>Rht-B1f (Rht T. aesthiopicum)</i>	4BS	W6824D W6897C <i>T. aesthiopicum</i>	Полудоминантное	[11]

height). В зависимости от реакции растений, несущих эти гены, на экзогенную гибберелловую кислоту (GA_3) их условно разделяют на две группы: гиббереллин-чувствительные и нечувствительные.

Воздействие гибберелловой кислоты (GA_3) — важного регулятора роста и развития растений, связано с ее влиянием на обмен веществ в растительном организме. Под влиянием GA_3 усиливается фотосинтез, повышается интенсивность дыхания, изменяется активность ферментов в сторону увеличения или снижения, ускоряется рост стеблей, листьев, плодов.

Для детектирования присутствия в генотипах пшеницы GA_3 -нечувствительных генов карликовости разработан тест на отзывчивость проростков к действию гибберелловой кислоты [5, 6]. GA_3 -нечувствительные гены легко обнаруживаются в ходе обработки проростков слабым раствором гибберелловой кислоты (0,0001—0,01 %), которая обычно вызывает увеличение длины междоузлий. У растений, несущих нечувствительные гены, таких изменений не происходит. К GA_3 -нечувствительным генам карликовости относятся гены *Rht-B1b (Rht1)**, *Rht-D1b (Rht2)*, *Rht-B1c (Rht3)*, *Rht-D1c (Rht10)*, *Rht-B1d (Rht1S)*, *Rht-B1e (Rht Краснодарский карлик 1)*, *Rht-D1d (Rht Ai-bian 1a)*, *Rht-B1f (Rht T. aesthiopicum)*, локализованные на коротких плечах хромосом 4B и 4D, све-

дения о типе наследования этих генов и источнике происхождения приведены в табл. 1.

Гены *Rht-B1b (Rht1)* и *Rht-D1b (Rht2)*, впервые тестированные в японском сорте Norin10, широко использовались в селекционных программах провозглашенной Н.Борлаугом «зеленой революции». Показано [14—16], что *Rht1* и *Rht2* локализованы в районе центромер на коротких плечах хромосом 4B и 4D соответственно.

В обоих локусах, обозначаемых согласно новой номенклатуре [7] *Rht-B1* и *Rht-D1*, идентифицирована серия множественных аллелей, контролирующих различную степень карликовости. Для локуса *Rht-B1* известны *Rht-B1a* (аллель дикого типа, высокое растение), *Rht-B1b (Rht1)*, *Rht-B1c (Rht3)*, *Rht-B1d (Rht1S)*, *Rht-B1e (Rht Краснодарский карлик 1)* и *Rht-B1f (Rht T. aesthiopicum)*. В локусе *Rht-D1* описаны *Rht-D1a* (аллель дикого типа, высокое растение), *Rht-D1b (Rht2)*, *Rht-D1c (Rht10)*, *Rht-D1d (Rht Ai-bian 1a)* [17].

По силе действия на уменьшение роста растения аллели этих локусов могут быть ранжированы следующим образом, согласно данным, приведенным Бёрнером с соавт. [7]: хромосома 4B — *Rht-B1a* < *Rht-B1d* < *Rht-B1b* < *Rht-B1e* < *Rht-B1c*; хромосома 4D — *Rht-D1a* < *Rht-D1b* < *Rht-D1d* < *Rht-D1c*.

К настоящему времени аллели дикого типа *Rht-B1* и *Rht-D1* локусов клонированы и секвенированы [18]. Показано, что мутантные аллели в этих локусах вызывают аномальную от-

* В скобках приведены обозначения генов согласно номенклатуре, широко используемой ранее.

звивчивость растений на ростовой гормон гиббереллин, тем самым понижая высоту растений, и ведут к повышению уровня гибберелловой кислоты в тканях растений. Установлено, что мутантные аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b* возникли в результате изменений в нуклеотидных последовательностях, которые привели к образованию стоп-кодонов в области I, кодирующей N-терминальный конец белка, предположительно участвующего в связывании гиббереллина, а именно, мутация *Rht-B1b* — это замена С на Т, которая переводит кодон (CGA), кодирующий 64 аминокислотный остаток белка, в трансляционный стоп-кодон TGA; мутация *Rht-D1b* — это замена G на Т, которая приводит к замещению кодона (GGA) стоп-кодом TGA. Далее на рибосомах синтезируется белок с усеченным N-концом, что в свою очередь ведет к проявлению мутантного фенотипа [18]. Обсуждаемые мутации нарушают возможность растений отвечать на экзогенное воздействие GA_4 .

Выполненное Флинтамом с соавт. [19] детальное изучение изогенных линий, несущих аллель *Rht-B1b* или *Rht-D1b*, показало, что наличие данных аллелей ведет к уменьшению высоты растений на 18 % и одновременно к повышению фертильности колосков и урожай-

ности. Однако *Rht-B1b* и *Rht-D1b* не дают указанных преимуществ (снижение высоты растений и увеличение урожая) в условиях юга Европы [20, 21] из-за того, что растения, несущие эти аллели, в близкое к мейозу время, как раз перед выходом колоса из влагалища флагового листа, попадают под воздействие теплового стресса (температур, превышающих 24 °C) [22]. Считают, что воздействие повышенных температур на этой стадии развития на растения пшеницы приводит к снижению их фертильности.

Из 16 чувствительных к GA_4 генов карликовости для шести установлена хромосомная локализация (табл. 2). Три гена локализованы во второй гомеологичной группе хромосом — это *Rht4* (2B), *Rht7* (2A) и *Rht8* (2D).

Источником гена карликовости *Rht4* является линия Burt *ert* 937, полученная путем радиационного мутагенеза из сорта Burt. По данным Gale и Youssefian [8], ген *Rht4* не нашел широкого коммерческого применения.

Ген *Rht5* картирован на 3BS хромосоме на расстоянии 10 cM от локуса *Xbarc102* при использовании популяции дигиплоидных линий от скрещивания сортов Vigour18 × Marfed M (*Rht5*) [24]. Присутствие этого гена в гомозиготном состоянии ведет к снижению высоты

Таблица 2

Гиббереллин-чувствительные гены карликовости (цит. по Börner et. al. [5])

Гены карликовости	Хромосомная локализация	Источник	Наследование	Ссылка
<i>Rht4</i>	?	Burt <i>ert</i> 937	Рецессивное	[16]
<i>Rht5</i>	?	Marfed M1	Полудоминантное	[16]
<i>Rht6</i>	?	Burt	Рецессивное	[16]
<i>Rht7</i>	2A	Borsee Mutant	Рецессивное	[17]
<i>Rht8</i>	2DS	Mara, Sava	Полудоминантное	[18]
<i>Rht9</i>	7BS	Mara	Полудоминантное	[19]
<i>Rht11</i>	?	Краснодарский карлик	Рецессивное	[20]
<i>Rht12</i>	5A	Karsag 522	Доминантное	[21]
<i>Rht13</i>	?	Magnif 41M1	Частично доминантное	[20]
<i>Rht14</i>	?	Castelporziano	Полудоминантное	[20]
<i>Rht15</i>	?	Durox	Частично рецессивное	[20]
<i>Rht16</i>	?	Edmore M1	Полудоминантное	[20]
<i>Rht17</i>	?	Christ M1	Рецессивное	[20]
<i>Rht18</i>	?	Icaro	Полудоминантное	[20]
<i>Rht19</i>	?	Vic M1	Полудоминантное	[20]
<i>Rht20</i>	?	Burt M860	Частично доминантное	[20]

растения на 50 %, а также к снижению урожайности и, как следствие, слабому коммерческому использованию.

По данным [25], ген *Rht7* рецессивный, оказывает негативный эффект на урожайность, для селекционных программ не представляет интереса, в то время как *Rht8* является полудоминантным, активно вовлекался и вовлекается в селекционные программы во многих странах мира.

Ворландом и Лоу [26] показано, что частота рекомбинаций между генами *Rht8* и *Ppd1* составляет $0,17 \pm 0,04$, между *Rht8* и *Yr16* — $0,44 \pm 0,05$. Частота рекомбинаций между *Ppd1* и геном *Yr16* составляет $0,36 \pm 0,05$, что свидетельствует о дистальной локализации гена короткостебельности *Rht8* от *Ppd1*. Порядок расположения генов на хромосоме следующий: *Rht8*, *Ppd1*, *Yr16*.

В результате микросателлитного анализа рекомбинантных по 2D хромосоме линий, полученных от скрещивания Cappelle-Desprez с Cappelle-Desprez, 2D хромосома которого замещена на 2D хромосому сорта Mara (*Rht8*), дифференцированных по высоте на несущие доминантный ген *Rht8* или имеющие его рецессивный аллель, Корзуном с соавт. [29] выявлен микросателлитный локус *Xgwm261*, сцепленный с геном *Rht8* и расположенный дистально на расстоянии 0,6 cM от гена. Аддельный вариант микросателлитного локуса *Xgwm261* — фрагмент амплификации 192 п.н. — выявлен у короткостебельных линий, в генотипах которых присутствовал ген *Rht8*. У линий, в генотипах которых отсутствовал ген короткостебельности *Rht8*, амплифицировался фрагмент 174 п.н.

Так как локус *Xgwm261* и *Rht8* ко-сегрегируют, то сравнительное изучение плеiotропных эффектов, ассоциирующихся с 192 и 174 п.н. аллелями, показало, что они идентичны эффектам генов *Rht8* и *rht8*, соответственно аллель 192 п.н. понижает высоту растений на 8 см по сравнению с аллелем 174 п.н. [30].

Корзуном с соавт. [29] был проведен скрининг второго набора рекомбинантных линий по 2D хромосоме, полученных от скрещивания Cappelle-Desprez с Cappelle-Desprez, 2D хромосома которого замещена на 2D хромосому сорта Ciano 67. Для исходных родительских

форм характерны аллели 174 п.н. (Cappelle-Desprez) и 165 п.н. (Ciano 67) по локусу *Xgwm261*. Как показали исследования [30], в генотипе Ciano 67 отсутствуют доминантные аллели гена карликовости *Rht8*, а рекомбинантные линии по 2D хромосоме дифференцировались следующим образом: линии с аллелем 165 п.н. были выше на 3 см по сравнению с линиями, несущими аллель 174 п.н. Авторы считают, что в локусе *Rht8* имеет место множественный аллелизм, а фрагмент амплификации *Xgwm261* — 165 п.н. маркирует аллель локуса *Rht8*, который отвечает за увеличение высоты растений на 3 см относительно нормальной, характерной для Cappelle-Desprez. Разница по высоте у растений, имеющих аллели 192 и 165 п.н. по локусу *Xgwm261*, может достигать 11 см [29, 30].

Микросателлитный анализ 870 сортов мягкой пшеницы по локусу *Xgwm261* показал, что основными вариантами локуса являются аллели 165, 174 и 192 п.н. [30]. Сорта Западной Европы — немецкие, французские и английские — преимущественно несут аллель 174 п.н. Мексиканские сорта (CIMMYT) имеют аллель 165 п.н. Для южноевропейских сортов характерен аллель 192 п.н.

В локусе *Xgwm261* выявлен также ряд более редко встречающихся аллелей размером 194, 195, 196, 197, 201, 202, 204, 205, 207, 210 и 215 п.н. [30, 31]. Аллель 196 п.н. обнаружен у 6 % европейских сортов мягкой пшеницы. Аллель 210 п.н. широко распространен в аргентинских сортах мягкой пшеницы, его присутствие детектировали у 42 % исследованных аргентинских сортов. Из указанных редких аллелей семь обнаружены в китайских сортах.

В ходе клонирования и секвенирования продуктов амплификации локуса *Xgwm261* Шмидт с соавт. [32] показали, что аллель 165 п.н. реально соответствует фрагменту амплификации длиной 164 п.н. и имеет нуклеотидный состав (CT)₁₀AG в 90 % изученных случаев. Секвенирование двух других наиболее распространенных аллелей показало, что аллель 192 п.н. имеет нуклеотидный состав (CT)₂₁, а аллель 174 п.н. — (CT)₁₁AG.

Каким образом разница в числе повторов в локусе *Xgwm261* может сказываться на различном аллельном проявлении локуса *Rht8*, не ясно. Данный ген до настоящего времени не

клонирован и не секвенирован, информация об организации, нуклеотидной последовательности данного гена и прилегающих областей отсутствует. В то же время накоплено много данных о том, что микросателлитные последовательности могут играть функциональную роль как кодирующие или регуляторные элементы в эукариотических геномах [33, 34]. Как регуляторные последовательности, микросателлиты часто встречаются в последовательностях, предшествующих промоторным регионам кодирующих областей, а наблюдаемый энхансерный эффект может являться функцией числа повторов специфических микросателлитных последовательностей [35].

Нет однозначного мнения по поводу хромосомной локализации гена *Rht9*. Согласно [21], *Rht9* находится на коротком плече хромосомы 7B (источник сорт Mata). Присутствие данного гена в генотипе ведет к понижению высоты растений примерно на 15 %. Изучение агрономического эффекта гена *Rht9* показало, что наличие этого гена в генотипе снижает урожайность растений приблизительно на 30 %. По мнению Элвиса с соавт. [24], *Rht9* локализуется на длинном плече хромосомы 5AL.

Шуткой и Ковачем [28] выявлено, что доминантный ген короткостебельности *Rht12* находится на хромосоме 5A. Авторами не было обнаружено рекомбинаций между геном ингибитора остиности *B1* и геном *Rht12*. Анализ аллельных вариантов в локусе β -амилазы обнаружил сцепление этого локуса с *Rht12* геном короткостебельности, частота рекомбинации составила $0,025 \pm 0,054$ между *Rht12/B1* и β -Amy-A1. Оценка влияния гена *Rht12* на хозяйственно ценные признаки свидетельствует, что его присутствие ассоциируется с уменьшением урожайности растений пшеницы.

Остальные гиббереллин-чувствительные гены карликовости, представленные в табл. 2, не получили широкого распространения в селекционных программах, на настоящий момент не картированы, хотя работы по разработке эффективных молекулярно-генетических маркеров к ним ведутся.

Представляет интерес изучение присутствия генов короткостебельности в генотипах сортов украинских мягких пшениц. В настоя-

щей работе представлен результат изучения сортов мягкой пшеницы, созданных на различных этапах селекции — сортосменах, и в современных сортах, зарегистрированных в «Реестре сортов Украины» в 2002 г., на присутствие в их генотипах аллелей гена *Rht8* с помощью микросателлитного маркера *Xgwm261*, а также группы гиббереллин-нечувствительных генов короткостебельности с использованием тестирования проростков на воздействие гибберелловой кислотой.

Материал и методы. Материалом для исследования служили сорта мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. (табл. 3), предоставленные СГИ-НЦСиС, Государственной службой по испытанию и регистрации сортов Украины, Генбанком IPK (Гатерслебен, Германия) и представляющие собой различные этапы сортосмены. В работе использовали методологический подход к изучению эволюционного процесса у пшеницы, предложенный Кириченко с соавт. [36], далее развитый Пыльневым [37], который заключается в том, что практически все сорта, районированные в разное время в Причерноморской степи Украины, объединяли в группы по периодам (этапам) сортосмены по времени их районирования. Так, Кириченко с соавт. [36] для юга Украины выделил пять периодов сортосмены, позже Пыльнев [37] объединил в основном полукарликовые сорта пшеницы в шестой период и выделил седьмой период сортосмены [38], который включает сорта, созданные начиная с 1987 г.

ДНК из сухих зерен пшеницы выделяли по методике, приведенной Плашке с соавт. [39].

Амплификацию проводили на приборе Petkin-Elmet («Norwalk», США). Реакционная смесь объемом 20 мкл содержала: 50 mM KCl, 20 mM трис-HCl pH 8,4 (25 °C), 1,5 mM MgCl₂, 0,01 % твин-20, по 0,2 mM каждого dATP, dCTP, dGTP, dTTP, 100 нг ДНК, 1 ед. TaqI-полимеразы и по 250 нМ праймеров последовательностью 5'-CTCCCTGTACGCCTAAGGC-3' и 5'-CTCGCGCTACTAGCCATTG-3' [24].

ДНК амплифицировали в режиме 35 циклов: 94 °C — 1 мин, отжиг при 60 °C — в течение 1 мин, 72 °C — 2 мин, финальная элонгация 10 мин при 72 °C.

Анализ фрагментов амплификации осуществляли на автоматическом лазерном флуорес-

Таблица 3

Исследуемые сорта мягкой пшеницы, год регистрации, регион происхождения, зона возделывания, высота растений

Этап селек-ции	Сорт	Год регистра-ции	Регион происхождения	Зона *	Высота рас-тения**, см	Реакция на гиббе-релловую кисло-ту***	Аллель по локусу <i>Xgwm261</i> , п.н.
I	Крымка местная	1912	Одесса	С	120—135	R	165, 174, 214
	Баңатка	1912	Херсон	С	120—140	R	174, 210, 214
	Кооператорка	1929	Одесса	С	120—140	R	174, 214
	Земка	1929	Одесса		120—140	R	174
	Украинка	1929	Мироновка		115—140	R	174
	Украинка 246	1923	Мироновка		120—140	R	174, 214
	Госгианум 237	1929	Саратов		110—130	R	165, 174, 210
II	Одесская 3	1938	Одесса	С	120—140		165, 174, 214
	Одесская 12	1947	Одесса	С	125—140	R	165, 174, 214
	Одесская 16	1947	Одесса	С	120—140	R	165, 174, 214
	Лютесценс 17	1941	Черкассы		120—130	R	174
	Эритроспермум 15	1941	Черкассы		115—145	R	174
	Лесостепка 75	1945	Белая Церковь	ЛС	130—145	R	165, 174
	Артемовка	1945	Донецк	Л	115—125		174
III	Одесская 26	1959	Одесса	С	100—135	R	174
	Степова	1959	Одесса	С	100—135	R	174
	Белоцерковская 198	1948	Белая Церковь	ЛС	105—125	R	174
	Зенитка	1952	Харьков		115—125	R	165, 174
	Веселоподолянская 499	1954	Полтава		115—125	R	174
IV	Безостая 1	1959	Краснодар	С	110—120	R	192
	Аврора	1967	Краснодар	С	90—110	R	192
	Кавказ	1967	Краснодар	С	95—110	R	192
	Мироновская 808	1967	Мироновка		95—110	R	174
V	Одесская 51	1968	Одесса	С	85—110	R	192
	Прибой	1968	Одесса	С	85—100	R	192
	Эритроспермум 127	1975	Одесса	С	85—120	R	192
	Одесская 66	1979	Одесса	С	85—105	R	192
	Полукарлик 1	1974	Харьков		85—105	R	174
	Ильичевка	1974	Мироновка		110—115	R	174, 192
VI	Мироновская юбилейная	1971	Мироновка		90—95		174, 192
	Одесская полукарликовая	1976	Одесса	С	75—80	I	192
	Обрий	1980	Одесса	С	80—90	I	192
	Бригантина	1980	Одесса	С	80—95	R	192
VII	Юннит одесский	1980	Одесса	ЛС	85—90		192
	Одесская красноколосая	1985	Одесса		85—95	I	192
	Юбилейная 75	1988	Одесса	С	80—95	I	192
	Одесская 132	1989	Одесса	ЛС	85—90	I	192
	Одесская 133	1989	Одесса	С	95		192
	Альбатрос одесский	1990	Одесса	ЛС	90—105	I	192
	Одесская 162	1991	Одесса	ЛС	70—90	I	192
	Одесская 117	1992	Одесса	С	110—115	R	192
	Золотавка	1992	Одесса		85—90		192
	Олом	1992	Одесса		80—90		174
	Федоровка	1994	Одесса	С	95—105	I	192
	Украинка одесская	1995	Одесса	Л	95—105	I	192

Продолжение табл. 3

Этап селек-ции	Сорт	Год регистра-ции	Регион происхождения	Зона *	Высота рас-тения**, см	Реакция на гиббе-репловую кисло-ту ***	Аллель по локусу <i>Xgwt267</i> , п. н.
	Вымпел одесский	1995	Одесса	ЛС	95—105	I	192
	Символ одесский	1996	Одесса	С	90—105		192
	Фантазия одесская	1996	Одесса	С	90—105	I	192
	Одесская 265	1996	Одесса	С		I	192
	Одесская 267	1997	Одесса	ЛС	110—120	R	192
	Тира	1997	Одесса	Л	70—96	I	192
	Поради	1997	Одесса	Л	110—120	I	192
	Красуня одесская	1997	Одесса	ЛС	95—105	I	192
	Виктория одесская	1998	Одесса	Л	85—100	I	192
	Струмок	1998	Одесса	Л	80—95	I	192
	Лада одесская	2000	Одесса	Л	85—105	I	192
	Никония	2000	Одесса	С	94	I	192
	Сирена одесская	2002	Одесса	ЛС	95—105	I	192
	Леля	2000	Одесса	С	90—95	I	192
	Лелека	2000	Одесса		90—105	I	192
	Любава одесская	2000	Одесса	С	90—110	I	192
	Панна	2003	Одесса	ЛС	95—110	I	192
	Прима одесская	2002	Одесса	С	95—110	I	192
	Застава одесская	2002	Одесса	Л	95—105	I	192
	Лузановка одесская	2001	Одесса	ЛС	80—100	I	192
	Селянка	2001	Одесса	С	85—100	I	192
	Знахидка одесская	2001	Одесса	С	85—100	I	192
	Повага	2003	Одесса	С	87—95	I	192
	Зустріч	2002	Одесса	С	87—95	I	192
	Херсонская 86	1991	Херсон	С	65—85	I	192
	Донская полухарликовая	1985	Ростов	ЛС	65—85	I	192
	Донецкая 46	1990	Донецк	С		R	192
	Дончанка 3	1995	Донецк	С	65—85		192
	Мирлебел	1993	Мироновка	ЛС	90—100		196
	Мироновская 27	1994	Мироновка	Л	90—105	R	192
	Мироновская 28	1994	Мироновка	Л	105—110	R	192
	Мироновская 33	1998	Мироновка	Л	105—110	R	198
	Миряч	1999	Мироновка	Л	95—105	R	192
	Мироновская 65	2000	Мироновка	ЛС	100—110	R	174
	Мирхард	2000	Мироновка	Л	95—105	R	196
	Княнка	1981	Киев	ЛС	100—105	R	192
	Лютесценс 7	1991	Подольск, Терно-поль, Киев	ЛС	95—100	R	192
	Скифянка	1993	Краснодар	С	65—85	I	192
	Юна	1993	Краснодар	ЛС	95—100	I	192
	Збруч	1994	Подольск, Терно-поль, Киев	Л	110—115		192
	Полесская 90	1994	Киев	ЛС	110—115	R	174
	Киевская остистая	1995	Киев	ЛС	95—105	I	192
	Кодомак 3	1997	Полтава	Л	65—85	R	192
	Кодомак 5	1997	Полтава	Л	65—85	R	192
	Ивановская остистая	1997	Киев	Л	95—110	R	192
	Веселка	1997	Белая Церковь	Л	86—100	R	192, 196

Продолжение табл. 3

Этап селекции	Сорт	Год регистрации	Регион происхождения	Зона *	Высота растения**, см	Реакция на гибберелловую кислоту ***	Аллель по локусу <i>Xgwm261</i> , п.н.
	Киевская 7	1998	Киев	Л		R	192
	Дыганка 86	1998	Киев	Л	110—115	R	196
	Белоцерковская полудар-ликовая	1999	Белая Церковь	ЛС	65—85	I	192
	Украинка подтавская	2000	Полтава	Л	65—85	R	192
	Ятрань 60	2001	Киев	ЛС		I	192
	Олеся	2001	Белая Церковь	ЛС		I	192

* С — степь, ЛС — лесостепь, Л — лесная полоса. ** Приведены средние показатели высоты растений, в см, согласно полевым журналам Генбанка IPK (Гатерслебен, Германия), Каталогу новых сортов зерновых колосовых культур Селекционно-генетического института, согласно журналам сортоиспытания Селекционно-генетического института, а также личным сообщениям академиков С.Ф. Лыфенко и Н.А. Литвиненко, канд. с.-х. наук Г.М. Субботы. *** R — чувствительные к действию GA₃; I — не чувствительные к действию GA₃.

центром секвенаторе (ALF-express, Amersham Biosciences), как описано [40].

Оценку сортов на чувствительность к гибберелловой кислоте выполняли по методике [6] на выборке 15 проростков. Отношение (K) среднего арифметического длины проростка от основания стебля до влагалища второго листа у растений, выращенных на стандартной питательной среде (0,1 г/л Flory, Planta Fertilizer GmbH, Regensburg, Германия) в присутствии 1 мг/л GA₃, к среднему арифметическому длине проростков, выращенных в отсутствие GA₃, служило критерием чувствительности сорта к действию фитогормона. Если $K = 1 - 1,2$, то считали, что растения не отвечают на действие GA₃, сорт является нечувствительным к гибберелловой кислоте и обозначали данный генотип — I (от англ. insensitive — нечувствительный, табл. 3.). Если же K находилось в пределах $1,2 < K < 3$, то рост растений на фазе проростков зависит от гибберелловой кислоты. Сорта, имеющие этот показатель, в табл. 3 обозначали R (от англ. responsive — чувствительный).

Результаты исследований и их обсуждение. В результате проведенного микросателлитного анализа установлена аллельная характеристика по локусу *Xgwm261* для стародавних украинских сортов: Крымок, Банаток, первых сортов, выведенных из местных сортов-популяций (Кооператорка, Украинка, Украинка 246, Гости-

нум 237), сортов, произраставших на различных этапах селекции в Украине в период с 1912 по 2002 гг., а также современных сортов мягкой пшеницы, зарегистрированных в «Регистре сортов Украины» в 2002 г. (табл. 3).

Согласно полученным данным, стародавние украинские сорта, а также первые сорта мягкой пшеницы, выведенные отбором из местных сортов-популяций, представляли собой гетерогенный материал. Так, по локусу *Xgwm261* у данных сортов тестировали аллели 164, 174, 210, 214 п.н.

Как упоминалось выше, аллель размером 174 п.н. является нейтральным для высоты растений и ко-сегрегирует с *rht8* геном, а аллель 164 п.н. коррелирует с увеличением высоты растений на 3—4 см. Данные о том, какая корреляция существует между аллелями 210 и 214 п.н., выявляемыми по локусу *Xgwm261*, и аллелями локуса *Rht8*, в литературе отсутствуют. Как видно из табл. 3, стародавние сорта мягкой пшеницы — это высокорослые сорта. Для них, а также для первых сортов, выведенных из местных сортов-популяций, была характерна в среднем высота растений 120—140 см. Аллели 174, 164 п.н. широко распространены в генотипах украинских сортов вплоть до 1959 г., до момента, когда в селекционных программах в Украине стал активно использоваться сорт Безостая 1, созданный выдающимся селекционе-

ром П.П. Лукьяненко на Краснодарской опытной станции (табл. 3).

Сорт Безостая I имеет аллель 192 п.н. по локусу *Xgwm261*, что свидетельствует о присутствии в генотипе сорта гена короткостебельности *Rht8*. Этот ген карликовости привнесен в Безостую 4, а затем в Безостую I от сорта Klein 33 и происходит от итальянских сортов [41].

Результаты наших исследований показали, что с 1959 г. ген *Rht8* широко распространился в генотипах сортов мягкой пшеницы благодаря селекции, нацеленной на создание короткостебельных сортов пшеницы, которые обладают меньшей полегаемостью. Высота растений уменьшилась до 90–120 см.

По данным микросателлитного анализа, у 98 % современных сортов мягкой пшеницы, выведенных в Селекционно-генетическом институте УААН (СГИ), выявлен диагностический для гена *Rht8* аллель *Xgwm261* — 192 п.н. Существует мнение, что поскольку *Rht8* сцеплен с геном *Ppd1* на хромосоме 2D, то использование этой комбинации генов в селекционных программах в условиях юга Европы дает селекционерам возможность выводить высокоурожайные, рано созревающие полукарликовые пшеницы. Ген *Rht8* уменьшает высоту растений, а при совместном наследовании с *Ppd1* наблюдается еще большее снижение высоты и повышение адаптивности сортов, поскольку генотипы пшеницы, несущие *Ppd1*, характеризуются более ранним цветением, более приспособлены к летней засухе [43].

Для современных сортов, выведенных в Мироновском институте пшениц, процент встречаемости диагностического для гена *Rht8* аллеля — 192 п.н. несколько ниже и равен 50 %. В то же время около 33 % современных мироновских пшениц имеют аллель *Xgwm261* — 174 п.н., что указывает на наличие *rht8* аллеля в их генотипах [32]. В Мироновском институте пшеницы выводятся сорта мягкой пшеницы для выращивания как в степной, так и в лесостепной зоне с умеренным климатом, где наличие гена *Rht8* в генотипе сорта, по-видимому, не несет преимуществ.

Оценка на чувствительность к гибберелловой кислоте показала, что основная масса сортов мягкой пшеницы I, II, III, IV, V этапов селекции, возделываемых в Украине с 1912 г. до

середины 70-х годов (табл. 3), были чувствительны к действию гибберелловой кислоты на стадии проростков. Очень хорошо тестируется отзывчивость на GA_3 сорта Крымка местная. В условиях без добавления GA_3 среднее значение высоты проростков этого сорта 55,7 мм при $\sigma = 9,62$, тогда как в присутствии GA_3 длина проростков составляла 134,0 мм при $\sigma = 7,5$ (здесь $K = 2,4$). Аналогичным примером могут служить сорта Банатка, Кооператорка, Украинка 246, где $K_{Банатка}$, $K_{Кооператорка}$, $K_{Украинка\ 246}$ равны 2,7; 1,8; 2,5 соответственно. Следует заметить, что указанные сорта мягкой пшеницы были созданы в период 1912–1929 гг. и относятся к первому этапу селекции мягких пшениц. Аналогичные показатели наблюдаются для сортов II, III, IV и V этапов селекции, т.е. для сортов, созданных с 1938 по 1979 гг.

С 80-х годов у основной массы сортов мягкой пшеницы, выведенных на юге Украины, нами тестирована нечувствительность проростков к воздействию GA_3 (табл. 3). Это может косвенно свидетельствовать о привнесении в генотипы сортов мягких пшениц полудоминантных и доминантных GA_3 -нечувствительных генов короткостебельности.

Начиная с 1976 г. (VI этап селекции), коэффициент K , определяющий чувствительность к гибберелловой кислоте, близок 1 (варьирует 0,9–1,1). Например, при выращивании сорта Зустрич на культуральной среде, не содержащей GA_3 , высота проростков в среднем равна 46,0 мм при $\sigma = 3,10$, а в среде с добавлением 1 мг/л GA_3 — 50,8 мм при $\sigma = 4,27$. Коэффициент зависимости роста растения от GA_3 в данном случае равен 1,1.

Следовательно, в целом сорт является гиббереллин-нечувствительным. Похожую ситуацию наблюдали для сортов Никония, Красуня одесская, Прима одесская, Лузановка одесская, Панна, Вымпел одесский, Порада и др.

Нечувствительность к воздействию гибберелловой кислоты на стадии проростков может быть обусловлена наличием в генотипах сортов гиббереллин-нечувствительных аллелей генов карликовости: *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht-B1e* или *Rht-B1d*.

Гены *Rht-B1b* и *Rht-D1b* из сорта Norin 10 действительно передавались ряду украинских сортов через скрещивания с сортом Ред Ривер

68 (С.Ф. Лыфенко, частное сообщение). С участием этого сорта получен сорт Обрий, зарегистрированный в 1980 г. Струмок и др. По нашим данным, сорт Обрий также несет ген короткостебельности *Rht8*.

Сорт Краснодарский карлик 1 также активно использовался в скрещиваниях селекционерами для выведения новых полукарликовых сортов мягкой пшеницы на юге Украины. Анализ родословных сортов, исследуемых в работе, показал, что сорта Одесская полукарликовая, Одесская 132, Юбилейная 75, Херсонская 86 имеют в своих родословных сорт Краснодарский карлик 1 и, соответственно, могли унаследовать от него GA_1 -нечувствительный ген короткостебельности *Rht-B1e*. Высота взрослых растений для этих сортов была 70—80; 65—85; 70—90; 80—95 см соответственно. По данным, приведенным в табл. 3, в этих сортах также присутствует диагностический для гена *Rht8* аллель *Xgwm261* — 192 п.н.

Учитывая, что GA_1 -нечувствительных генов карликовости известно восемь (табл. 2), а также то, что в создании украинских сортов мягкой пшеницы не участвовали формы эфиопской пшеницы *Triticum aethiopicum* W6824D, W6807C и китайские формы пшеницы Ai-bian и Ai-bian 1a, можно полагать, что в генотипах украинских сортов отсутствуют аллели генов карликовости *Rht-B1f*, *Rht-D1c*, *Rht-D1d*.

По нашим данным ген *Rht-B1c* также не присутствовал в генотипах исследуемых украинских сортов, так как данный аллель является «сильным геном короткостебельности». Проростки пшеницы, в генотипах которых присутствует аллель *Rht-B1c*, должны быть значительно короче проростков, в генотипах которых присутствуют аллели *Rht-B1b* или *Rht-D1b* [44], а результаты проведенного нами гиббереллинового теста не соответствуют тестированному такому гену.

Проведенные исследования показывают, что в ходе селекции в генотипы украинских пшениц был введен ген карликовости *Rht8*, который в дальнейшем получил широкое распространение в отечественном генофонде. Выявлено, что создаваемые с начала 80-х годов в Селекционно-генетическом институте (Одесса) сорта мягкой пшеницы обнаруживают преимущественно нечувствительность к

гибберелловой кислоте, в то время как исследованные сорта Мироновского института пшеницы сохраняют чувствительность к GA_3 .

Нами начаты исследования по направленной ПЦР-диагностике аллелей *Rht-B1b* и *Rht-D1b* в генотипах украинских пшениц.

Для идентификации и дифференциации генов, в том числе и генов короткостебельности, классическими методами генетики необходимо проводить серии анализирующих скрещиваний. Ситуация, когда наследуются несколько генов карликовости, оказывается еще более сложной. Поэтому информация о наличии и распространении в генофонде украинских пшениц генов короткостебельности не только интересна с точки зрения анализа направленной «рукотворной» эволюции сортов мягкой пшеницы на молекулярном и биохимическом уровне, но и полезна для селекционеров как информация о генах в генотипах сортов, которые вовлекаются во множественные серии скрещиваний.

SUMMARY. Varieties of winter common wheat widely used in breeding programmes for the period of 1912—2002 in Ukraine were investigated using both the microsatellite *Xgwm261* marker linked with the gibberellin-sensitive dwarf gene *Rht8* and the biochemical test for the sensitivity of seedlings to gibberellic acid. Allelic characteristics of the locus *Xgwm261* have been determined for 97 varieties. Near 98 % of the modern varieties of winter common wheat derived from Odessa breeding institute and 50 % of the varieties derived from the Mironovka wheat institute possess the allele 192 n.p. and gene *Rht8* correspondingly. Estimation of sensitivity of the seedlings to gibberellic acid showed that the majority of the varieties cultivated in Ukraine until the middle of the seventies are sensitive to gibberellic acid. The insusceptibility to gibberellic acid is predominantly manifested in the varieties derived from the south of Ukraine since the eighties owing to the introduction of the dwarf genes into the genotypes. At the same time the varieties of the Mironovka wheat institute still retain the sensitivity.

РЕЗЮМЕ. За допомогою мікросателітного маркера *Xgwm261* (близько зчеплений з геном карликовості *Rht8*) проаналізовано 97 сортів озимої м'якої пшениці, які були створені або використовувалися у селекційних програмах в Україні, а також тестовані на присутність гібереллін-нечутливих генів карликовості. Показано, що майже 98 % сучасних сортів м'якої пшениці, що були виведені в Селекційно-генетичному інституті, та 50 % сортів МIRONIVСЬКОГО інституту пшениці

мають алель 192 п.н. у локусі *Xgwm261*, тобто несуть ген карликовості *Rht8*. Виявлено, що сорти озимої м'якої пшениці, які культивували в Україні від 1912 р. до середини 70-х років, були чутливими до дії гібереллової кислоти. З 80-х, коли були розгорнуті селекційні програми зі створення напівкарликових сортів, гени карликовості були внесені в генотипи українських сортів. Сорти, створені з цього періоду у Селекційно-генетичному інституті, майже усі GA₃-нечутливі. Сорти Миронівського інституту пшениці, досліджені у роботі, були GA₃-чутливі. Обговорюються можливі варіанти походження нечутливих генів карликовості в генотипах українських сортів пшениці.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Лыфенко С.Ф., Ериняк Н.И., Федченко В.П., Бунтовский Р.П. Селекция интенсивных сортов озимой мягкой пшеницы полуккарликового типа // Селекция пшеницы на юге Украины : Сб. науч. тр. — Одесса, 1980. — С. 19—32.
2. Austin R.B., Bingham J., Blackwell R.D., Evans L.T., Ford M.A., Morgan C.L., Taylor M. Genetical improvements in winter yield since 1900 and associated physiological changes // J. Agric. Sci. Camb. — 1980. — 94. — P. 675—689.
3. Уліч О.Л. Нове покоління низькорослих і напівкарликових сортів пшениць // Вісн. аграр. науки. — 2003. — С. 18—22.
4. McIntosh R.A., Hart G.E., Gale M.D. Catalogue of gene symbols for wheat // Li Z.S., Xin Z.Y. (Eds) Proc. 8th Int. Wheat Genet. Symp. Sciencetech Press. — Beijing, 1995. — P. 1333—1500.
5. Gale M.D., Gregory R.S. A rapid method for early generation and selection of dwarf genotypes in wheat // Euphytica. — 1977. — 26. — P. 733—739.
6. Börner A., Lehmann C.O., Mettin D. Preliminary results of screening for GA₃ response in wheats of the Gatersleben gene bank // Kulturpflanze. — 1987. — 35. — P. 179—186.
7. Börner A., Plaschke J., Korzun V., Worland A.J. The relationship between the dwarfing genes of wheat and rye // Euphytica. — 1996. — 89. — P. 69—75.
8. Gale M.D., Youssefian S. Dwarfing genes in wheat // Progress in Plant Breeding / Ed. G.E. Russel. — London: Butterworths and Co, 1985. — P. 1—35.
9. Börner A., Mettin D. The genetic control of gibberellic acid insensitivity of the wheat variety Ai-Bain 1 / T.E. Miller & R.M.D. Koebner (Eds) // Proc. 7th Int. Wheat Genet. Symp. — Cambridge, England, 1988. — P. 489—492.
10. Worland A.J., Petrovic S. The gibberellic acid insensitive dwarfing gene from the wheat variety Saitama 27 // Euphytica. — 1988. — 38. — P. 55—63.
11. Worland A.J. Gibberellic acid insensitive dwarfing genes in Southern European wheats // Euphytica. — 1986. — 35. — P. 857—866.
12. Börner A., Lehmann C.O., Mettin D., Schlegel J.G., Schlegel R., Melz G., Thiele V. GA₃-insensitivity of «Aibain 1a» / Pleiotropic effects of isogenic *Rht*-lines // Ann. Wheat Newsletter. — 1991. — 37. — P. 59—60.
13. Börner A., Plaschke J., Korzun V., Ben Amer I.M., Stracke S. Wheat genetics research report // Ann. Wheat Newsletter. — 1995. — 41. — P. 90—93.
14. Gale M.D., Law C.N., Worland A.J. The chromosomal location of a major dwarfing genes from Norin10 in new British semidwarf wheats // Heredity. — 1975. — 35. — P. 417—421.
15. Gale M.D., Marshall G.A. The chromosomal location of *Gai 1* and *Rht1* genes for gibberellin insensitivity and semi-dwarfism in derivative of Norin 10 wheat // Heredity. — 1976. — 37. — P. 283—289.
16. MacVittie J.A., Gale M.D., Marshall G.A., Wescott B. The intrachromosomal mapping of the Norin 10 and Thom Thumb dwarfing gene // Heredity. — 1978. — 40. — P. 67—70.
17. Малышев С.В., Корзун В.Н., Забенькова К.И., Войлочная А.В., Бёрнер А., Кармель Н.А. Сравнительное молекулярно-генетическое картирование генома ржи (*Secale cereale* L.) и других злаков // Цитология и генетика. — 2003. — 37, № 5. — С. 9—20.
18. Peng J., Richards D.E., Hartley N.M., Murphy G.P., Devos K.M., Flintham J.E., Beales J., Fish L.J., Worland A.J., Pelica F., Duraialagaraja S., Christow P., Snape J.W., Gale M.D., Harberd N.P. «Green revolution» genes encode mutant gibberellin response modulators // Nature. — 1999. — 400. — P. 256—261.
19. Flintham J.E., Börner A., Worland A.J., Gale M.D. Optimizing wheat grain yield: effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes // J. Agric. Sci. Camb. — 1997. — 128. — P. 11—25.
20. Kertesz Z., Flintham J.E., Gale M.D. Effects of *Rht* dwarfing genes on wheat grain yield and its components under Eastern European conditions // Cereals Res Commun. — 1991. — 19. — P. 297—304.
21. Worland A.J., Law C.N., Petrovic S. Height reducing genes and their importance to Yugoslavian winter wheat varieties // Savremena Poljoprivreda. — 1990. — 38. — P. 245—258.
22. Law C.N., Worland A.J. An effect to temperature on the fertility of wheats containing the dwarfing genes *Rht1*, *Rht2* and *Rht3* // Ann. Rep. Plant Breed. Inst. Cambridge. — 1985. — P. 69—71.
23. Konzak, C.F. Evaluation and genetic analysis of semi-dwarf mutants of wheat // Semi-dwarf Cereal Mutants and their Use in Cross Breeding, IAEA-TEECDOC 268. Proc. of a Research Co-ordination Meeting, March 1981. Joint FAO/IAEA Division. — Vienna, 1982. — P. 25—37.
24. Ellis M.H., Reberzke G.J., Azanza F., Richards R.A., Spielmeier W. Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat // Theor. Appl. Genet. — 2005. — 111. — P. 423—430.

25. Worland A.J., Law C.N., Shukoer A. The genetic analysis of an induced height mutant in wheat // *Heredity*. — 1980. — 45. — P. 61—71.
26. Worland A.J., Law C.N. Genetic analysis of chromosome 2D of wheat. 1. The location of genes affecting height, day-length insensitivity, hybrid dwarfism and yellow-rust resistance // *Z. Pflanzenzucht*. — 1986. — 96. — P. 331—345.
27. Konzak C.F. *Rht*-genes // *Ann. Wheat Newsletter*. — 1987. — 33. — P. 174—175.
28. Sutka J., Kovacs G. Chromosomal location of dwarfing gene *Rht12* in wheat // *Euphytica*. — 1987. — 36. — P. 512—523.
29. Korzun V., Röder M.S., Ganal M.W., Worland A.J., Law C.N. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. 1. Molecular mapping of *Rht8* at the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* — 1998. — 96. — P. 1104—1109.
30. Worland A.J., Sayers E.J., Korzun V. Allelic variation at the dwarfing gene *Rht8* locus and its significance in international breeding programmes // Z. Bedo and L. Lang (Eds) // *Wheat in Global Environment-2001*. — Kluwer Acad. Pub., 2001. — P. 747—753.
31. Worland A.J., Korzun V., Röder M.S., Ganal M.W., Law C.N. Genetical analysis of the dwarfing gene *Rht8* in wheat. 2. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening // *Theor. Appl. Genet.* — 1998. — 96. — P. 1110—1120.
32. Schmidt A.L., Gale K.R., Ellis M.H., Giffard P.M. Sequence variation at microsatellite locus (*Xgwm261*) in hexaploid wheat (*Triticum aestivum*) varieties // *Euphytica*. — 2004. — 135. — P. 239—246.
33. Kunzler P., Matsuo K., Schaffner W. Pathological, physiological and evolutionary aspects of short unstable DNA repeats in the human genome // *Biol. Chem. Hoppe-Selyer*. — 1995. — 376. — P. 201—211.
34. Kashi Y., King D., Soller M. Simple sequence repeats as a source of quantitative genetic variation // *Trends in Genet.* — 1997. — 13. — P. 74—78.
35. Kashi Y., Soller M. Functional roles of microsatellites and minisatellites // *Microsatellites: evolution and application* / Eds Goldstein D., Schlotterer C. — Oxford: Univ. Press, 1999. — P. 10—23.
36. Кириченко Ф.Г., Нефедов А.В., Литвиненко Н.А. Роль селекции в повышении потенциала продуктивности и улучшении других признаков и свойств озимой пшеницы в степи УССР // *Селекция пшеницы на юге Украины*: Сб. науч. тр. — Одесса: ВСГИ, 1980. — С. 10—18.
37. Пыльнев В.В. Изменение урожайности, некоторых морфологических признаков и качества зерна озимой мягкой пшеницы в результате селекции // *Изв. ТСХА*. — 1983. — Вып. 6. — С. 53—57.
38. Пыльнев В.В., Батюгов Б.Б. Характер изменения структуры урожая озимой пшеницы в результате селекции на продуктивность // *Биология и агротехника полевых культур Причерноморской степи Украины*. — Одесса: ОСХИ, 1990. — С. 14—20.
39. Plaschke J., Ganal M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — 91. — P. 1001—1007.
40. Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.-H., Leroy P., Ganal M. A microsatellite map of wheat // *Genetics*. — 1998. — 149. — P. 2007—2023.
41. Лыфенко С.Ф. Полукарликовые сорта озимой пшеницы. — Киев: Урожай, 1987. — 191 с.
42. Worland A.J. The influence of flowering time genes on the environmental adaptability in European wheats // *Euphytica*. — 1996. — 89. — P. 49—57.
43. Чеботарь С.В., Пузиренко М.В., Сиволан Ю.М. Микросателлитный анализ сортов мягкой пшеницы Мироновского института пшеницы им. В.М. Ремесло // *Геном растений: Тез. докл. IV Междуна-род. конф.* — Одесса, 2003. — С. 41.
44. Börner A. Untersuchungen zur Genetik und umweltabhängigen Ausprägung der Merkmalskomplexe reduzierte Pflanzenlänge und Tageslängenreaktion beim Weizen: Habilitationsschrift. — Halle/Saale, 1994. — 178 p.

Поступила 18.07.05