

УДК 575.113; 633.1

40 РОКІВ МОЛЕКУЛЯРНОЇ ГЕНЕТИКИ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ РОСЛИН В УКРАЇНІ

Ю.М. СИВОЛАП

Південний біотехнологічний центр в рослинництві НААН України
Україна, 65036, м. Одеса, Овідіопольська дор., 3
e-mail: genome.2006@mail.ru

Рослинництво традиційно відіграє важливу роль в економіці країни і потребує постійного поліпшення за рахунок досягнень біологічних наук і, перш за все, класичної і молекулярної генетики. Молекулярна генетика рослин в Україні почала розвиватися в 70-х роках минулого століття. Важливим напрямом досліджень є організація і мінливість геному рослин, аналіз молекулярно-генетичного поліморфізму для маркування і картування генів важливих агрономічних ознак. ДНК-технології знайшли впровадження в ідентифікації і реєстрації сортів і гібридів рослин, визначенні генотипів, стійких до біотичних і абіотичних стресів, з певними показниками якості продукції. У розробці і впровадженні досягнень молекулярної генетики в розвиток теорії і практики селекції сільгоспрослин в Україні значне місце належить Південному біотехнологічному центру НААН.

Ключові слова: молекулярна генетика, гени агрономічно важливих ознак, організація і мінливість геному.

Сучасна біотехнологія є провідним фактором підвищення ефективності світового рослинництва. В економіці України рослинництво традиційно посідає значне місце. У минулі часи Україна була «хлібним кошиком» Європи, а в 2008/2009 маркетинговому році вона ввійшла до трійки світових зернових експортерів. Поступове підвищення продуктивності сортів і гібридів сільськогосподарських рослин значною мірою залежить від досягнень біологічних наук і, перш за все, класичної і молекулярної генетики. У світовому рослинництві відбулося дві «зелені революції». Перша зелена революція базувалась на досягненнях класичної генетики, а друга пов'язана з розвитком сучасної біотехнології і, перш за все, молекулярної генетики. Дослідження сільськогосподарських рослин методами молекулярної біології і молекулярної генетики в Україні у складі колишнього СРСР почалося в 70-х роках минулого століття. 40 років не зовсім ювілейна дата, але в час, коли в Україні проходить процес реформування аграрного сектора, це достатній привід для ретроспективного огляду і оцінки важливого етапу в науці.

Провідні наукові центри АН СРСР не приділяли достатньої уваги геному сільськогосподарських рослин. Основні молекулярно-генетичні проблеми вирішувались на дослідженні мікробів і вірусів. Цьому сприяв складний і великий за вмістом ДНК геном рослин, особливо злаків, і нерозробленість порівняно з мікроорганізмами методів виділення і аналізу ДНК. Немалу роль у небажанні фундаментальної академічної науки вивчати сільгоспрослини відіграла підтримка певний час керівними органами країни псевдореволюційних гасел Т. Лисенка

© Ю.М. СИВОЛАП, 2011

і досить часті звинувачування вчених у незабезпеченні високих врожаїв.

Науковцям ВАСГНІЛ випала доля розробки методів виділення і дослідження ДНК сільськогосподарських рослин. Академічної школи молекулярних генетиків рослин в СРСР на той час не існувало. Академік В.Г. Конарєв, один з піонерів аналізу ДНК рослин, основну увагу приділив поліморфізму білків, а дослідження геному сільгоспрослин було зосереджено в лабораторії молекулярної біології ВСГІ. У цей час для вирішення генетичних проблем почали залучатись методи біохімії, біофізики, фізіології. Академік В.О. Енгельгардт опублікував статтю про взаємовідношення «органіцизму» і «редукціонізму», де було зроблено об'єктивну оцінку панівному до цього часу в біології СРСР «мічурінському агробіологічному», по суті антигенетичному, напряму і показано перспективи аналізу молекулярних компонентів клітини для дослідження живих організмів. У 1966 році в журналі Crop Science вийшла стаття Сое і Sarkar про спробу генетичної трансформації кукурудзи за допомогою екзогенної ДНК. Увага до ДНК пояснювалась не тільки великим пізнавальним значенням дослідження геному, а й неабияким практичним інтересом. Довготривалий і ймовірнісний селекційний процес створення нових сортів і гібридів рослин вимагав суттєвого поліпшення і одним з важливих факторів корінних змін цілком справедливо вважались ДНК-технології. Використання молекулярних маркерів обіцяло підвищення ефективності традиційної селекції, а штучна зміна послідовності ДНК за рахунок нових цінних генів значно поширювала можливість поліпшення рослин. Актуальним стало дослідження організації і мінливості геному рослин, тобто структури ДНК.

Під впливом досягнень у дослідженні геному відомої в світі школи проф. Джеймса Боннера і завдяки його методичній допомозі у 1971 році в Одесі у ВСГІ почала

дослідження лабораторія молекулярної біології. Для інституту, який ще декілька років тому носив ім'я Т.Д. Лисенка, ця подія була не зовсім звичайною. Тим більше, що співробітником цього інституту одним з перших у СРСР та у світі спільно з проф. Дж. Боннером розпочато дослідження молекулярної організації ДНК сільськогосподарських рослин. У 1971 році в журналі PNAS надруковано статтю Ю.М. Сиволапа і Дж. Боннера [1] в якій методами молекулярної біології досліджувався геном гороху. Творча дружба з Дж. Боннером продовжувалась впродовж багатьох років і його поради та допомога вплинули на рівень досліджень геному рослин в Україні. Щира подяка д-ру Дж.Боннеру від його послідовників.

У цей час Відділення рослинництва і селекції ВАСГНІЛ очолив видатний радянський генетик М.В. Турбін, який підтримував дослідження з молекулярної біології і молекулярної генетики. Директором ВСГІ став один із засновників біохімічної генетики рослин О.О. Созінов, який приділяв значну увагу і сприяв розвитку теоретичних аспектів селекції.

У 1973 році в Києві було відкрито Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, де почались роботи по введенню екзогенної ДНК у рослини і успішної розробки технології використання культури тканин і органів рослин. У 1974 році вийшла відома постанова № 304 ЦК КПРС і Ради Міністрів СРСР про розвиток молекулярної біології і молекулярної генетики і використання їхніх досягнень у практиці, яка надала стимул дослідженню геному сучасними методами і забезпечила фінансування для придбання сучасного обладнання і будівництва лабораторій, у тому числі і спеціалізованого корпусу лабораторії молекулярної біології в Одесі, де нині знаходиться Південний біотехнологічний центр. Прошло небагато часу і завдяки ентузіазму науковців, державній підтримці й пріо-

ритетному бюджетному фінансуванню лабораторія молекулярної біології ВСГІ отримала сучасне обладнання і стала однією з провідних у країні в галузі дослідження геному сільськогосподарських рослин.

За 1971–1975 роки розроблено основні методи виділення і аналізу хроматину і високополімерних сполук із тканин рослин. З 1975 року поширились дослідження молекулярної організації геному і почалось вивчення впливу екзогенної ДНК на спадковість рослин. Серія експериментів, виконаних на цілих рослинах у 70-і роки минулого століття викликала багато запитань. На відміну від мікроорганізмів вищі рослини виявилися менш зручним об'єктом. Труднощі посилювались відносно слабкою генетичною вивченістю рослин. Одним із серйозних заперечень проти можливості трансформації рослин екзогенною ДНК стало припущення деградації останньої під дією нуклеаз тканин рослини-господаря.

У роботі І. С. Образцова, Н. М. Бабак та ін. [2] досліджували біологічну активність гетерологічної бактеріальної ДНК в тканинах гороху і було показано, що трансформаційна активність зберігалася значний час після інкубації, що свідчило про полімерність екзогенної ДНК і, отже, про те, що ДНКазы гороху її не деградували. Пізніше вивчали на модельній системі виділених ядер взаємодію екзогенної гомологічної ДНК з ядром рослинної клітини [3]. Автори виявили, що поглинання ДНК ядрами є фізіологічним процесом, в якому рівень накопичення регулюється реципієнтною системою і залежить від її стану. Було показано, що екзогенна ДНК може проникати в тканини рослин і взаємодіяти з вмістом клітинного ядра.

Оригінальність і перспективність досліджень лабораторії молекулярної біології привернули увагу світової науки, і її керівник був запрошений до Міжнародного комітету з дослідження перспективи селекції

рослин. Робота Міжнародного комітету завершилась виданням у Нідерландах книги «Plant Breeding Perspectives» [4].

Дослідження організації й мінливості геному сільськогосподарських рослин. Специфічність генотипів рослин пов'язана з мінливістю геному. У 60–70-х роках минулого століття почалось дослідження організації й варіабельності геному за аналізом процесу відновлення вторинної структури ДНК. У лабораторії молекулярної біології ВСГІ паралельно з роботами Р. Флейвела з Інституту селекції рослин у Кембриджі (Велика Британія) було встановлено особливості молекулярної організації геному рослин [5]. Виявилось, що рослини мають значно більшу, ніж у тварин, фракцію ДНК, що повторюється. Нами висунуто гіпотезу, що різниця в організації ДНК, скоріш за все, пов'язана з фракцією послідовностей нуклеотидів, яка відповідає за регуляторні реакції, забезпечуючи функціонування і репродукцію рослин у мінливих умовах навколишнього середовища. Рослини можуть переходити до репродукції, використовуючи різні метаболічні шляхи, у той час як геном більшості тварин має захисні системи пристосування у вигляді механізмів підтримки постійної температури тіла й здатності до пересування. Збільшена кількість повторів у геномі рослин може забезпечити лабільність функціонування геному в мінливих умовах навколишнього середовища. Наявність великої кількості повторюваних послідовностей ДНК може бути своєрідним захисним фоном геному від прояви мутаційних змін. Показано надлишкову кількість рибосомних генів у рослин і декілька типів регуляції рДНК.

Методом ДНК:ДНК-гібридизації проведено оцінку внутрішньовидової дивергенції малокопійної ДНК у культурних злаків. Це була одна з найперших у світі спроб оцінки внутрішньовидової дивергенції у рослин.

За допомогою аналізу даних молекулярної гібридизації встановлено внутрішньовидовий діапазон варіабельності фракції малокопійної ДНК і виявлено, що фенотипово проявляється не більше 0,3 % змін ДНК. Невисока частота отримання необхідних рекомбінантних форм у селекційному процесі пов'язана з тим, що не всі зміни послідовностей нуклеотидів проявляються фенотипово. Мінливість на рівні ДНК проходить більш швидкими темпами, ніж фенотипова.

В 90-х роках минулого століття ПБЦ одним із перших у СНД запровадив ПЛР-аналіз у генетико-селекційні дослідження рослин [6]. Технологія ПЛР-аналізу відкрила великі можливості аналізу молекулярно-генетичного поліморфізму, маркування агрономічно важливих ознак, картування геному та ін.

В липні 1999 року за ініціативою Президента УААН акад. М.В. Зубця на базі відділу молекулярної генетики і лабораторії біотехнології СГП створений Південний біотехнологічний центр у рослинництві УААН. Необхідність організації спеціалізованого центру сучасної біотехнології викликана бурхливим розвитком ДНК-технологій і використанням культури тканин і органів рослин *in vitro* в рослинництві розвинених країн.

У пострадянські часи економіка країни стала неспроможною належною мірою підтримувати теоретичні підрозділи інститутів рослинницького профілю, що гальмувало розробку і впровадження сучасних технологій. Фундаментальні дослідження в галузі генетики, біохімії, фізіології рослин не могли забезпечити вирішення більшості нагальних проблем практичної селекції і насінництва. На цей час відділ молекулярної генетики СГП накопичив значний досвід дослідження організації і мінливості ДНК рослин, а лабораторія біотехнології СГП розробила основи використання культури тканин *in vitro* і апробувала розробки в се-

лекційній програмі. Значним успіхом було створення з використанням техніки гапло-продюсера селекціонерами СГП за участі біотехнологів сортів ячменю Одеський 115 і Прерія.

Селекційно-генетичний інститут відчував значні фінансові труднощі у забезпеченні селекції і насінництва, і підтримка сучасних біотехнологій, для яких необхідні фундаментальні дослідження, стала складною проблемою. За браку коштів на забезпечення селекційних робіт фінансування фундаментальних досліджень відходило на другий план. Об'єктивними умовами створення ПБЦ стало: високий рівень розвитку біотехнології рослин і необхідність її подальшого розвитку і впровадження в установи УААН.

Розмір геному. Інтеграційним показником видової мінливості є вміст ДНК в ядрі клітини. Науковцями ПБЦ одними з перших встановлено помітне внутрішньовидове варіювання вмісту ДНК у ядрах клітин сільськогосподарських рослин. Кількість ДНК у хромосомах ядер клітин різних видів рослин варіює 1000-кратно. Вважається, що вміст ДНК в ядрі характеризує вид. У той же час, роботами М. Беннета у Великій Британії і нашими співробітниками О.В. Бойко та ін. в Україні було показано істотні достовірні внутрішньовидові міжсортів відмінності вмісту ДНК в ядрі [7]. Виявилось, що геном не є статичним місцем зберігання і реалізації генетичної інформації, а його структура достатньо високо динамічна навіть у межах виду. В зв'язку з високою варіабельністю вмісту ядерної ДНК обговорювалось питання «розміру геному». Фундаментальні роботи науковців ПБЦ, нарівні з ученими Московського державного університету імені М.В. Ломоносова, американськими й англійськими дослідниками, внесли вклад і деталізували саме поняття «розмір геному». У культурних злаків нараховується близько 30000 генів, що складає тільки невелику частину

ядерної ДНК. Тому Р. Бріттенем (США) сформульовано поняття «кінетичний розмір геному», Г.І. Кір'яновим (Росія) запропоновано термін «моногеном», а нами [5] введено поняття «малокопійної» ДНК рослин.

Філогенетичні й феногенетичні дослідження. Для вдосконалення теорії й практики селекції рослин велике значення має інформація щодо генетичних взаємовідносин і рівня генетичної віддаленості видів і сортів, що залучені до селекційних програм. У ПБЦ розроблено технології й комп'ютерні програми визначення генетичних дистанцій та кластерного аналізу. Вперше в СРСР впроваджено комп'ютерні програми аналізу геному «FINGER» і «NNNGER». У подальшому Р.М. Календарем розроблено вітчизняну комп'ютерну програму TREES для визначення генетичних дистанцій і кластерного розподілу генотипів. Досліджено молекулярно-генетичний поліморфізм геномів і уточнено систематику *Triticeae*, *Hordeum*, *Helianthus*, *Sorghum* та ін.

Розробка ДНК-технологій. Дослідження особливостей організації й мішності геному рослин сприяли розробці наприкінці 80-х років минулого століття перших вітчизняних біотехнологій в рослинництві. Нами показано, що кількість генів, що кодують рРНК, може змінюватись в онтогенезі. Це, по-перше, спростувало гіпотезу, що збиткова кількість рДНК необхідна рослинам для зміни рівня синтезу рРНК за рахунок активації існуючих багаточислених копій рДНК. Виявилось, що ампліфікації і редукції підлягають як активні, так і копії рДНК, що не експренсуються. На цій основі нами з О.В. Бойко розроблено одну з перших вітчизняних біотехнологій в галузі рослинництва – визначення гомеостатичності ячменю за показниками рДНК (авторське свідоцтво № 1664846 від 22.03.1991 р. Пріоритет винаходу від 30.03.1988 р.). У 1991 році отримано па-

тент на технологію визначення цитоплазми *Helianthus petiolaris* в клітинах *Helianthus annuus*. Важливою подією була розробка спільно з науковцями Інституту виноградарства і виноробства імені В.Є. Таїрова біотехнології діагностики бактеріального раку винограду (авторське свідоцтво № 1687617 від 01.07.1991 р. Пріоритет від 22.05.1989 р.). Це була перша в світі ДНК-технологія визначення збудника бактеріального раку. Кензіором О.Л. із колегами [8] виділено гени теплового шоку ячменю та показано їх між- і внутрішньовидовий поліморфізм.

Серед новітніх розробок особливе місце займають ДНК-технології визначення генетичної чистоти, типовості, а також диференціації, ідентифікації і реєстрації сортів сільськогосподарських рослин. У ПБЦ створено вітчизняну оригінальну методику реєстрації сортів у вигляді генетичних формул, що показують алейний стан високо варіабельних локусів. Формула складається з двох частин – диференціовальної і такої, що несе інформацію про агрономічно важливі ознаки. Фіксація сорту у вигляді молекулярно-генетичної формули і створення банку даних ДНК-типування надає інформацію про алейний стан генотипу (генотипів у гетерогенних сортах) та є зручним засобом аналізу структури сорту, оцінки селекційного процесу за певні періоди й прогнозу селекції за агрономічними показниками (локусами).

Маркування й картування агрономічних ознак. Використання молекулярних маркерів агрономічно важливих ознак значно підвищує ефективність селекційного процесу й дає можливість відібрати рослини з необхідними генами або їх алейями на ранніх етапах селекції. У ПБЦ розроблено молекулярно-генетичні системи маркування важливих селекційних ознак. Визначено, що, по-перше, для маркування необхідно використання генетично детермінованого матеріалу – майже ізо-

генних ліній, рекомбінантних ізогенних ліній, подвоєних гаплоїдів, популяцій, що розщеплюються та ін. Класична і молекулярна генетика в маркуванні доповнюють одне іншого.

Для пошуку зчеплення використовуються полі- та монолокусні маркерні системи. Розроблені технології апробовано при маркуванні стійкості кукурудзи до фузаріозу [9], соняшника до вовчка [10]. О.В. Галаєвим та ін. [11] марковано нові гени стійкості до твердої сажки, що перенесені від егілопса. О.Р. Стратулюю і Ю.М. Сиволапом [12] розроблено технологію визначення алельного стану гена *β-amyl1*, пов'язаного з пивоварними якостями ячменю. С.В. Чеботар з колегами вдосконалено маркерні системи контролю таких показників якості зерна пшениці, як твердозерність – м'якозерність, короткостебловість [13,14]. Твердозерність-м'якозерність є важливим показником зерна пшениці й має стосунок до хлібопекарних властивостей сорту. Зерно твердозерної пшениці використовують у хлібобулочній промисловості, а м'якозерної – для печива й кондитерських потреб. У ПБЦ встановлено алельні характеристики генів *Pina-D1* та *Pinb-D1* для 22 сортів м'якої пшениці. І.В. Петровою [15] запроваджено аналіз алельного стану гена *Wx* у популяції пшениці, який дозволяє до колосіння визначити генотип і, таким чином, отримати дані до формування зерна, скоротити термін селекційного процесу.

Балашовою І.А. [16] у спільній роботі з науковцями СГП Файтом В.І. та Стельмахом А.Ф. досліджено і марковано гени, що контролюють тип і темп розвитку *Vrn* (5L) – *Vrn A1*, *Vrn B1*, *VrnD1*. У *Vrn A1* виявлено три алельні варіанти: а, b, с. Поліморфізм детектовано у промоторній зоні гена (інсерції). Генотипи моногенно домінантні за *Vrn B1* – дворучки. У рецесивного і домінантного алелів транскрибована зона відрізняється однією нуклеотидною замі-

ною. Передбачається наявність гена *Vrn 4* (можливо алельна форма *Vrn B1*) і гена *Vrn 5*, відомий тільки один носій даного гена – лінія Chinese Spring/Hope 7B. У подальшому картовано гени *Ppd*, *Vrd*, *Eps* (*per se*), які контролюють чутливість до яровизації, фотоперіоду, тривалості яровизаційного споживання та скоростиглість м'якої пшениці.

Картування геному ячменю за допомогою ПЛР-маркерів розпочалось у 1996 році спільно з Календарем Р.М. і Нецветаєвим В.П. [17] У цьому ж році за участю Чаплі А.Є. [18, 19] картовано локуси кількісних ознак ячменю. У 1998 році для картування геному ячменю використано лінії подвоєних гаплоїдів ячменю. У 1998 році М.С. Бальвінською запроваджено багато-маркерні лінії подвоєних гаплоїдів для картування геному ячменю [20] Доменюком В.П., Белоусовим А.О. у 2001 році проведено маркування кількісних ознак кукурудзи [21]

За роки існування відділу молекулярної генетики (лабораторії молекулярної біології, відділу генної інженерії) розроблено основи сучасної біотехнології в рослинництві. Внесено вагомий вклад у дослідження геному рослин, його молекулярної організації й мінливості, що має суттєве значення для розробки теорії поліпшення рослин. Розроблено молекулярно-генетичні технології підвищення ефективності селекції сільськогосподарських рослин. Біотехнології, що створені у ПБЦ захищені 32 патентами на винахід і корисну модель.

Сучасні вітчизняні біотехнології апробовано на практиці. Сформовано вітчизняну школу молекулярних генетиків сільськогосподарських рослин.

Вперше в Україні впроваджено у молекулярно-генетичні дослідження рослин і тварин метод полімеразної ланцюгової реакції. Проведено пріоритетні дослідження молекулярно-генетичного поліморфізму та диференціювання сортів пшениці, ячме-

ню, рису, сої, винограду, хмелю, ліній кукурудзи й соняшнику. На державному рівні розглядається ДНК-технологія ідентифікації і реєстрації генотипів важливих сільськогосподарських рослин за генетичними формулами. За участю вчених відділу молекулярної генетики ПБЦ селекціонерами Селекційно-генетичного інституту вперше серед країн СНД створено гібрид кукурудзи Діалог із використанням молекулярних маркерів.

Запроваджено у практику діагностичної і судової медицини Одеського регіону і півдня України ДНК-технології [22].

За радянських часів значна кількість всесоюзних інститутів аграрного профілю була зосереджена в Україні і наявність лабораторії молекулярної біології ВСГІ, яка координувала роботу інститутів ВАСГНІЛ з дослідження геному рослин, створили умови для організації програми, яка об'єднала зусилля спеціалістів для вирішення важливої проблеми поліпшення сільськогосподарських рослин з використанням досягнень молекулярної біології. Нестача спеціалістів – молекулярних біологів рослин, обладнання і реактивів стримували створення новітніх технологій. На цей час молекулярна біологія рослин посіла місце в МДУ ім. М.В.Ломоносова (Москва), Інституті молекулярної біології і генетики НАН України (Київ), ВСГІ (Одеса), ВІР (Ленінград), Інституті ботаніки Казахстану (Алма-Ата) та небагатьох інших. Основним методом дослідження геному були аналіз кінетики реасоціації ДНК і молекулярна гібридизація. У Москві, Києві і Одесі починались перші експерименти по введенню екзогенної ДНК в рослини, які з часом перетворились в генну інженерію. В лабораторії молекулярної біології ВСГІ, яка мала пріоритетне фінансування і на той час була обладнана сучасними приладами, стажувались із методів дослідження організації і мінливості структури ДНК рослин вчені з Києва, Мінська, Кишинєва, Ташкен-

та. Для об'єднання наукового потенціалу вчених колишнього СРСР і розвитку молекулярної біології і молекулярної генетики рослин нами було запропоновано створення програми «Геном рослин». Ініціатива українських вчених була підтримана провідними вченими Росії, Білорусії, Грузії, Казахстану. Очолив програму і багато зробив для її розробки і реалізації академік К.М. Ситник, який на той час був віце-президентом Української академії наук і головою Верховної Ради УРСР. Високий авторитет і організаторські здібності К.М. Ситника зіграли велику роль в створенні команди однодумців, провідних вчених в галузі молекулярної біології і молекулярної генетики рослин. Проводились конференції з геному рослин в Києві, Одесі, Чернівцях, Уфі, Тбілісі і школи з молекулярної біології рослин в Чернівцях. Така програма була створена на багато років раніше, ніж аналогічні програми на Заході. Завдяки цій програмі розроблені заходи по розвитку сучасних технологій дослідження геному і впровадження отриманих результатів в практику рослинництва. За досить короткий термін рівень досліджень геному рослин в Україні наблизився до світового. У 1988 році в Києві друкується монографія «Геном рослин», в якій розглянуто питання молекулярної структури і еволюції геному рослин. Програма за союзними канонами проіснувала в межах п'ятирічки. Зараз в Україні дослідження геному сільськогосподарських рослин проводяться в межах НТП «Сільськогосподарська біотехнологія 2011–2015 рр.». Південний біотехнологічний центр координує дослідження з біотехнології у двадцяти інститутах НААН України. Останні роки Міжнародні конференції «Геном рослин» організовуються Південним біотехнологічним центром НААН. Активну участь беруть інститути НАН України, Українське товариство генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова.

Перелік літератури:

1. Sivolap Yu., Bonner J. Association of chromosomal RNA with repetitive DNA // Proceeding National Academy of Sciences of the USA. – 1971. – Vol. 68, № 2. – P. 387–389.
2. Сиволап Ю.М., Образцов И.С., Бабак Н.М. Площение и особенности распределения ДНК *Bacillus subtilis* в тканях *Pisum sativum* // Цитология и генетика. – 1979. – Т.13, № 4. – С. 309–313.
3. Сиволап Ю.М., Топтиков В.А., Щербина Т.В., Певнева О.К. Исследование экзогенной ДНК в ядрах высших растений *in vitro* // Молекулярная биология, 1983. – В.35. – С. 39–44.
4. Plant Breeding Perspectives / Ed. J.Sneep and A.Hendriksen. – 1979, Wageningen. – 535 p.
5. Сиволап Ю.М. Особенности организации и изменчивости генома сельскохозяйственных растений. В кн. Геном растений. – К.: Наукова думка, 1988. – С. 42–62.
6. Использование ПЦР-анализа в генетико-селекционных исследованиях. / Под. Ред. Ю.М.Сиволапа. – К.: Наукова думка. 1998. 156 с.
7. Бойко Е.В., Бадаев Н.С., Фактор В.М., Сиволап Ю.М., Зеленин А.В., Бродский В.Я. Сравнительное определение количества ДНК в ядрах клеток сельскохозяйственных злаков // Наука: Цитология. – 1985. – Т.27, № 5. – С. 611–614.
8. Кензиор А.Л., Сиволап Ю.М., Маслова О.О., Ли Гван Зун. Клонирование и анализ генов белков теплового шока // Геном ячменя и проблемы его улучшения: Сб. науч. тр ВСГИ. – 1989. – С.30–38.
9. Кожухова Н.Е., Сиволап Ю.М., Вареник Б.Ф. Маркування локусів, що детермінують стійкість кукурудзи до фузаріозних гнилей // Цитология и генетика. – 2007. – Т. 41, № 2. – С. 37–41.
10. Солоденко А.Е., Трояновська А.В., Сиволап Ю.М., Толмачев В.В. Система ДНК-маркерів для використання в селекції та насінництві соняшника / Збірник наукових статей V Міжнародної наукової конференції «Геном рослин». – Одеса, 2008. – С. 35
11. Галаев О.В., Бабаянц Л.Т., Сиволап Ю.М. Маркери до інтрогресивних фрагментів геному *Aegilops cylindrica* та їх використання для поліпшення стійкості сортів пшениці м'якої до фітопатогенів Сімферополь, Кримський агротехнологічний ун-т: Сучасний стан та перспективи розвитку насінництва в Україні, 2008.
12. Стратула О.Р., Сиволап Ю.М. Аллельные характеристики гена β-амилазы сортов ячменя Украины // Цитология и генетика. – 2007. – Т. 41, № 4. – С. 20–25.
13. Чеботар С.В., Хохлов О.М., Куракина Е.О. Анализ алейного стану генів *Pina-D1* и *Pinb-D1* у генотипах українських сортів пшениці / Фактори експериментальної еволюції організмів – К.: Логос, 2008. – Т. 5. – С. 207–212.
14. Чеботарь С.В., Бёрнер А., Сиволап Ю.М. Анализ генов короткостебельности в генотипах сортов мягкой пшеницы Украины // Цитология и генетика. – 2006. – Т. 40, № 4. – С. 12–23.
15. Сиволап Ю.М., Петрова І.В. Спосіб діагностики та контролю *Wx* генів при створенні сортів пшениці з низьким вмістом амілози. Деклараційний патент на корисну модель № 37137, 2008.
16. Файт В.И., Федорова В.Р., Балашова И. А., Стельмах А.Ф. Продолжительность периода до колошения и тест на аллелизм *Prd*-линий различного происхождения // Цитология и генетика. – 2006. – Т. 40, №1. – С. 27–36.
17. Сиволап Ю.М., Календарь Р.Н., Нецветаев В.П. Использование продуктов полимеразной цепной реакции для картирования генома ячменя (*Hordeum vulgare* L.) // Генетика. – 1997. – Т. 33. – С. 53–60.
18. Календарь Р.Н., Чапля А.Е. Определение сцепления локусов количественных признаков и RAPD-маркеров ячменя / Материалы научной конференции «Актуальные проблемы в растениеводстве, животноводстве, ветеринарии». – М., 1996. – С.21–25.
19. Календарь Р.Н., Сиволап Ю.М., Нецветаев В.П., Чапля А.Е. Маркерный анализ некоторых QTL ячменя с помощью RAPD и изоферментов // Цитология и генетика. – 1997. – Т. 31. – № 4. – С. 39–45.
20. Сиволап Ю.М., Бальвинская М.С. Использование многомаркерных дигаплоидных линий для картирования генома ячменя при помощи полимеразной цепной реакции // 36. мат. II Міжнар. конф. «Використання сучасних молекулярно-генетичних і біотехнологічних розробок у генетико-селекційних дослідженнях». – К., 1998. – С. 53–54.
21. Доменюк В.П., Белоусов А.А., Сиволап Ю.М. ДНК-маркирование количественных признаков кукурузы // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36, № 6. – С. 12–19.
22. Кривда Г. Ф., Кожухова Н. Е., Сиволап Ю. М. Визначення генетичного споріднення у судово-медичній практиці // Одеський медичний журнал. – 2002. – № 4 (72). – С. 16–18.

Представлено В.А. Кунахом
Надійшла 11.11.2011

40 ЛЕТ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ
В УКРАИНЕ

Ю.М. Сиволап

Южный биотехнологический центр НААН Украины
Украина, 65036, Одесса, Овидиопольская дор., 3
e-mail: genome2006@mail.ru

Растениеводство традиционно играет важную роль в экономике страны и требует постоянного улучшения за счет достижений биологических наук и, прежде всего, классической и молекулярной генетики. Молекулярная генетика растений в Украине начала развиваться в 70-х годах прошлого века. Важным направлением исследований является организация и изменчивость генома растений, анализ молекулярно-генетического полиморфизма для маркировки и картирование генов важных агрономических признаков. ДНК-технологии нашли внедрение в идентификации и регистрации сортов и гибридов растений, определении генотипов устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам, с определенными показателями качества продукции. В разработке и внедрении достижений молекулярной генетики в развитие теории и практики селекции сельхозрастений в Украине значительное место принадлежит Южному биотехнологическому центру НААН.

Ключевые слова: молекулярная генетика, организация и изменчивость генома, гены агрономически важных признаков.

40 YEARS OF MOLECULAR GENETICS
OF AGRICULTURAL PLANTS IN UKRAINE

Yu. M. Sivolap

South Biotechnology Center NAAS of Ukraine
Ukraine, 65036, Odessa, Ovidiopska dor., 3
e-mail: genome2006@mail.ru

Crop production has traditionally played an important role in the economy of country, and required continuous improvement through the achievements of biology sciences and, especially, classical and molecular genetics. Molecular genetics of plants in Ukraine began to develop in the 70-s of last century. An important area of research is the organization and variability of the plant genome, analysis of the genetic polymorphisms for marking and mapping of genes encoding important agronomic traits. DNA technology found in the introduction of identification and registration of varieties and hybrids of plants, identification of genotypes resistant to biotic and abiotic stress, with some indicators of product quality. In developing and implementing the advances in molecular genetics into development of theory and practice of plant breeding in Ukraine important place belongs to the South Biotechnology Center of NAAS.

Key words: molecular genetics, organization, and variability of the genome, the genes of agronomically important traits.