

Національна академія наук України
Українська академія аграрних наук
Академія медичних наук України
Українське товариство генетиків і селекціонерів
ім. М.І. Вавилова

ФАКТОРИ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ ОРГАНІЗМІВ

ТОМ 6

Національна академія наук України
Українська академія аграрних наук
Академія медичних наук України
Українське товариство генетиків і селекціонерів
ім. М.І. Вавилова

ФАКТОРИ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ ОРГАНІЗМІВ

Збірник наукових праць

ТОМ 6

Присвячено:

*200-річчю від дня народження
Чарльза Роберта Дарвіна*

*125-річчю від дня народження
І.І.Шмальгаузена*

**Київ
ЛОГОС
2009**

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Кунах В.А. – д-р біол. наук, чл.- кор. НАНУ (головний редактор); Дубровна О.В. – д-р біол. наук (заст.головного редактора); Барияк І.Р. – д - р мед. наук; Блюм Я.Б. – д-р біол. наук, академік НАНУ; Вагіна І.М. – канд. біол.наук; Ельська Г.В., д-р біол. наук, академік НАНУ; Кучук М.В. – д-р біол. наук, чл.- кор. НАНУ; Лялько І.І. – канд. біол.наук; Лукаш Л.Л. – д-р біол. наук; Малюта С.С. – д-р біол. наук, чл.-кор. НАНУ; Михайлов В.Г. - д-р с.-г. наук, чл.- кор. УААН; Моргун В.В. – д-р біол. наук, академік НАНУ; Сиволап Ю.М. – д-р біол. наук, академік УААН; Созінов О.О. – д-р біол. наук, академік НАНУ

*Затверджено до друку рішенням
вченої ради Інституту молекулярної біології
і генетики НАН України (протокол №7 від 30 травня)*

УДК 578.08.631.52

Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук. пр./Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова

/К.: Логос, 2009.-

Т.6

У збірнику представлено наукові праці вітчизняних та зарубіжних спеціалістів, написані спеціально для даного видання, присвяченого 200-річчю від дня народження Ч.Дарвіна та 125-річчя від дня народження І.І.Шмальгаузена. В оглядових і експериментальних статтях наведено дані з основних напрямів генетико - біотехнологічного розширення генетичної мінливості живих організмів, генетики господарсько - цінних ознак рослин і тварин, сучасних методів біотехнології і генетичної інженерії при створенні нового покоління сортів і гібридів культурних рослин, ДНК-технологій і молекулярних маркерів у селекції рослин і тварин, генетики людини та медичної генетики; результати аналізу та оцінки генетичних ресурсів.

Для спеціалістів у галузі генетики, селекції, біотехнології, екології, а також викладачів і студентів вищих навчальних закладів III-IV рівнів акредитації.

БАТУРИН С.О.

Институт цитологии и генетики СО РАН,

Россия, 630090, Новосибирск, пр-т Лаверентьева, 10, e-mail: baturin@bionet.nsc.ru

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ТИПА ПОЛА ЦВЕТКОВ У *FRAGARIA* × *ANANASSA DUCH.*

В роду Земляника (*Fragaria*) все диплоидные виды имеют обоеполый тип цветков, а все полиплоидные виды ($2n = 28, 42, 56$) двудомны, т.е. в популяции встречаются растения, несущие только пестичные цветки, или только тычиночные. Тем не менее, в популяциях полиплоидных видов земляник можно встретить с низкой частотой и обоеполые растения (Сухарева, 1965; Staudt, 1989). Основная модель наследования пола у представителей рода *Fragaria* была предложена С. Correns, (1928), в дальнейшем она была дополнена Е. Kuhn (1930) и G. Staudt (1967). Так, в соответствии с представлениями Корренса, пол цветков у многих видов растений контролируется АG комплексом генов в аутосомах. А - комплекс генов, ответственный за формирование признаков андроеца, G - комплекс генов, ответственный за формирование признаков гинецея. Каждая клетка имеет возможность развиваться в любом из двух направлений, а выбор направления развития зависит от специфических генов M и F, обозначаемых термином «реализаторами пола». Гены реализаторы пола «решают», какая из двух потенциальных («бисексуальных») возможностей развития АG комплекса реализуются в клетках.

У крупноплодной земляники *Fragaria* × *ananassa Duch.* ($2n=8x=56$) в норме соотношение частот семян с пестичными и обоеполыми цветками в семенном потомстве соответствует как 0,4500 : 0,5500, соответственно (Малецкий и др., 1994), т.е. близко к 1:1. Растения с обоеполым типом цветков являются гомозиготными по рецессивному фактору, определяющему обоеполость цветков на растении (Staudt, 1967). При самоопылении обоеполых растений, как правило, в потомстве наблюдается единообразие по половому статусу семян, т.е. они все обоеполые. Однако как по опубликованным сведениям, так и по собственным результатам среди обоеполых семян *F. × ananassa* изредка встречаются растения несущие доминантный фенотип - пестичный тип цветков (Клипка, 1982; Сухарева, Клипка, 1982). Изучение случаев наследования полового статуса растений не соответствующих ожидаемому менделеевскому типу сегрегации признака является целью данной работы.

Материал и методы

В качестве материала исследования использованы гибриды и сорта крупноплодной земляники *Fragaria* × *ananassa* ($2n=8x=56$) коллекции земляник лаборатории популяционной генетики растений ИЦиГ СО РАН. Из обоеполых представителей *F. × ananassa* использовали ремонтантный сорт Elin и гибриды № В2-38-5, № 02/5-1-5, а из образцов с пестичными цветками – гибриды № 96/10-78-4 и № 02/5-3-6. Сеянцы сорта «Сариан F1» были выращены из семян приобретенных в розничной торговле. Скрещивания образцов проводили в условиях экспериментального участка. У обоеполых цветков материнских родительских форм пыльники предварительно были удалены пинцетом. Соцветия после кастрации помещались в изолятор из прозрачного упаковочного целлофана. Опыление проводили однократно смесью пыльцы обоеполых гибридов и сортов при помощи мягкой кисточки.

Для генетического анализа использована модель полисомического моногенного расщепления по фактору пола, основанная на гипергеометрическом распределении частот гамет у автополиплоидов, в частности, у октоплоидной земляники (Малецкий и др., 1994). При использовании этой модели в эксперименте были приняты следующие условия: а) признак «тип пола цветка» контролируется двумя аллелями одного гена – *A* и *a*, при этом доминантный ген *A* определяет женский тип пола цветка, *a* – обоеполость; б) экспрессия альтернативных фенотипов (пестичный тип пола цветка –

обоеполость) регулируется соотношением доминантных и рецессивных аллелей в генотипе, что обуславливает пол цветка. Для проверки гипотезы соответствия опытных данных теоретически ожидаемой сегрегации по типу пола в потомстве использовали критерий соответствия G (Малецкий, 2000).

Результаты и обсуждение

Поскольку принято считать, что все обоеполые образцы *F. × ananassa* являются гомозиготами по рецессивному фактору – обоеполости, то, как при открытом варианте опыления, так и при искусственном опылении смесью пыльцы или пыльцой лишь одного генотипа, растения *F. × ananassa* с пестичным типом цветков в своем семенном потомстве всегда демонстрируют сегрегацию на сеянцы с пестичными или обоеполыми цветками близкую к соотношению 1:1. В нашем эксперименте это соотношение подтверждалось в многочисленных скрещиваниях, в том числе и для образцов с пестичными цветками - гибридов № 96/10-78-4 и № 02/5-3-6 (табл. 1). При открытом опылении обоеполых образцов, как правило, выращенные сеянцы имеют обоеполющий статус цветков. Тем не менее, некоторые исходные обоеполые образцы (рецессивный фенотип) формируют в своем семенном потомстве с частотой до 5% сеянцы с пестичными цветками (доминантный фенотип) (табл. 1). Так, у гибрида № 02/5-1-5, имеющего обоеполющий статус цветков, в семенном потомстве обнаружена сегрегация на сеянцы с пестичным типом цветков - 13 (4,7%) растений и с обоеполыми цветками – 261 растение, а у сорта Elin – 1 (2,1%) растение и 47, соответственно. Появление растений в F1 с доминантным (пестичным) типом цветков от рецессивного, гомозиготного (обоеполого) исходного фенотипа невозможно объяснить с позиций классического менделеевского наследования доминантного фенотипа.

Таблица 1

Сегрегация фенотипов по признаку «тип пола цветков» в гибридном потомстве *Fragaria × ananassa*

Материнская форма		Сегрегация фенотипов у сеянцев по типу пола цветков				Критерий соответствия G
регистрационный номер, название сорта	пол цветков	в опыте		теоретически ожидаемые		
		пестичный	обоеполющий	пестичный	обоеполющий	
				0,4500	0,5500	
Распределение фенотипов согласно менделеевским законам сегрегации признака						
96/10-78-4	пестичный	95	124	98,55	120,45	0,23
02/5-3-6	пестичный	15	16	13,95	17,05	0,14
Проявление эпигенетического контроля наследования признака						
		пестичный	обоеполющий	пестичный	обоеполющий	
				0,4500	0,5500	
02/5-1-5	обоеполющий	13 (4,7%)	261	0,0	274,0	-
Elin	обоеполющий	1 (2,1%)	47	0,0	48,0	-

$$G_{0,05} = 3,84$$

Несоответствие сегрегации по типу пола сеянцев в зиготическом потомстве ожидаемому при менделеевском типе наследования можно объяснить, приняв эпигенетическую модель контроля наследования типа пола цветков у крупноплодной земляники. Согласно этой модели при семенном воспроизводстве происходит метилирование генома обоеполых растений и, в частности, комплекса генов ответственных за развитие микроспорангиев. В результате растения имеют пестичный тип цветков.

Мы провели изучение проявления признака «пестичный тип пола цветков» во втором гибридном поколении. Результаты изучения представлены в таблице 2.

Таблица 2.

**Сегрегация фенотипов по признаку «тип пола цветков» в гибридном потомстве F2
Fragaria ananassa (8x)**

Исходная форма и ее пол F1	Происхождение исходной формы	Сегрегация фенотипов у семян по типу пола цветков				Критерий G
		в опыте		теоретически ожидаемые		
		пестичный	обоепо- лый	пестичный 0,4500	обоепо- лый 0,5500	
94-26 ♀	02/5-1-5 × Elin	1	34	15,75	19,25	25,11
94-17 ♀	02/5-1-5 × Elin	17	149	74,7	91,3	81,0
82-12 ♀	Elin × B2-38-5	0	21	9,45	11,55	-
89-17 ♀	02/5-1-5 × Elin	0	10	4,5	5,5	-
3-2 ♀	сорт «Сариан» F1	0	20	9,0	11,0	-

$G_{0,05}=3,84$

Из таблицы следует, что часть гибридов F1 - № 94-26 и № 94-17 хотя и с невысокой частотой, но наследуют новый доминантный фенотип - пестичный статус цветков на растении. Другая часть растений, гибриды № 82-12, № 89-17 и № 3-2 не сохраняют в семенном потомстве новый фенотип – все растения обоеполые. Следуя логике наследования признаков согласно менделевским законам, от вышеуказанных гибридов мы вправе ожидать сегрегацию половых фенотипов близкую к соотношению 1:1. Однако в нашем эксперименте этого не произошло, о чем убедительно свидетельствуют значения G - критерия. У исследованных гибридов с новым пестичным половым фенотипом, очевидно, вновь произошло деметилирование генома при их семенном воспроизводстве.

Эпигенетический контроль хорошо описан для гендерных признаков – половой структуры цветка (Лавров, Мавродиев, 2003; Freeman et al., 1980; Janousek et al., 1996). Показано, что у двудомного тетраплоидного вида *Fragaria orientalis* Loz. ($2n=4x=28$) обработка семян раствором 5-азациитидина - ингибитора реакции метилирования ДНК (Сингер, Берг, 1998), привела к появлению в семенном потомстве нового, по сравнению с контролем, фенотипа - семян с обоеполыми цветками (Батулин, 2004). Появление обоеполых семян произошло за счет уменьшения выборки семян с тычиночными цветками, так называемых «мужских» растений. Имеются сведения, что уникальное сочетание факторов среды могут вызывать изменение полового статуса растений. Среди таких факторов называются длина дня, высокие температуры воздуха, интенсивность солнечного излучения, богатые калием почвы, высокое содержание в почве органического удобрения (навоза), высокое содержание гиббериллинов в растении, травма от ростовой обрезки, удаления листьев, цветков (Freeman et. al., 1980). Кроме того, смена способа семенного размножения с зиготического на апозиготический (агамоспермный), также может быть причиной появления неожиданных половых фенотипов в семенном потомстве (Батулин, 2007).

Таким образом, у *Fragaria* × *ananassa* наследование типа пола цветков контролируется эпигенетически. Новый фенотип - «пестичный тип пола цветков», возникший в потомстве обоеполюх образцов, наследуется во втором поколении. Появление неожиданных половых фенотипов происходит довольно редко, но, как в случае развития пестичного типа цветков, уровень гетерогенности популяции при этом существенно увеличивается.

Литература

1. Батурин С.О. Влияние 5-азациитидина на сегрегацию половых фенотипов в потомстве *Fragaria orientalis* loz. // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук пр. Т. 2 / За ред. М.В. Роїка. – К.: КВІЦ, 2004. С. 11-16.
2. Батурин С.О. Эпигенетический контроль типа пола цветков в роде *Fragaria* // / Сб. докл. и сообщ. X генетико-селекционной школы, посвящённой 120-летию Н.И.Вавилова. - Новосибирск. - 2007. - С. 33-37.
3. Клишко В.П. Изучение самоопыленного потомства у гибридов *Fragaria*. – В кн.: Генетические основы селекции. - Новосибирск: Наука. - 1982.- С. 219-224.
4. Лавров С.А., Мавродиев Е.В. Эпигенетическое наследование признаков и его возможная роль в микроэволюции растений. // Журнал общей биологии. – 2003. - Т. 64. - № 5. - С. 403-420.
5. Малецкий С.И. Биномиальные распределения в генетических и популяционно-генетических исследованиях на растениях. – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. - 2000. - С. 28-30.
6. Малецкий С.И., Сухарева Н.Б., Батурин С.О. Наследование пола у апомиктических сеянцев Земляники крупноплодной (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) // Генетика. - 1994. - Т.30. - № 2. - С. 237-243.
7. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир. 1998. С. 140-148.
8. Сухарева Н.Б. Значение метода посредника в связи с использованием отдаленной гибридизации в селекции земляники. - Дисс. уч. ст. к.б.н., 1965.- Новосибирск. -196 с.
9. Сухарева Н.Б., Клишко В.П. О возможности использования для селекции земляники гибридов *Fragaria virginiana* ssp. *glauca* × *F. ananassa*. – В кн.: Генетические основы селекции. - Новосибирск: Наука. - 1982. - С. 198-205.
10. Correns C. Bestimmung, Vererbund und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. – Handb. Vererbungs – wissenschaft. – 1928. - Bd. 2. - S. 138.
11. Freeman D.C., Harper K.T., Charnov E.L. Sex change in plants: old and new observation and new hypothesis // Oecologia. – 1980. - V. 47. - P. 222-232.
12. Janousek B., Siroky J., Vyskot B. Epigenetic control of sexual phenotype in a dioecious plant, *Melandrium album* // Mol Gen Genet. - 1996. - V. 250. - P. 483-490.
13. Kuhn E. Geschlechtsformen dei *Fragaria* und ihre Vererbung. – Zuchter. – 1930. - Bd. 4. - S.2-11.
14. Staudt G. 1968. Die Genetik und Evolution der Heterozie in der Gattung *Fragaria*. III. Untersuchungen in Hexa- und Oktoploidan Arten. // Z. Pflanzenzuchtg. - Bd. 59. - S. 83-102.
15. Staudt G. The species of *Fragaria*, their taxonomy and geographical distribution. / Inter. Strawberry Symp., // Acta Hort. - 1989. - Vol. 1. - № 265. - P. 23-33.

Резюме

Некоторые обоеполюе образцы *Fragaria* × *ananassa* Duch. (рецессивный фенотип) формируют в своем семенном потомстве с частотой до 5% сеянцы с пестичными цветками (доминантный фенотип). Неожиданный фенотип - «пестичный тип пола цветков», наследуется во втором поколении с частотой до 10%. Отклонение сегрегации по типу пола рассматривается с позиции эпигенетической модели контроля наследования половой структуры цветков у крупноплодной земляники.

Several hermaphrodites specimens of *Fragaria x ananassa* Duch. (recessive phenotype) form seedlings with pistillate type of flowers (dominate phenotype) with frequency 5%. Unexpected phenotype – «pistillate type of flowers» is inherited with frequency before 10 % at F₂. Segregation rejection by the type of sex is viewed in case of epigenetic model of control the inheritance sexual dimorphism in cultivated strawberry.

ВАГИН Ю.В., ВАГИНА И.Н.

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины

Украина, 03680, Киев, Ул. Заболотного, 150, e.mail: maliuta@imbg.org.ua

ЭМБРИОНАЛЬНАЯ ДИАПАУЗА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Ранняя беременность у некоторых представителей млекопитающих характеризуется наличием эмбриональной диапаузы – задержки имплантации эмбрионов на стадии бластоцисты [1]. Эмбриональная диапауза встречается у многих видов позвоночных, однако физиологические механизмы, контролирующие этот процесс, чрезвычайно разнообразны. Так у многих плотоядных, в т. ч. и американских норок *Mustela vison* (*M. vison*), эмбриональная диапауза является облигатной, поскольку характерна для нормального течения беременностей у большинства самок [2]. По общему мнению, она возникла в процессе эволюции видов как своеобразный популяционный механизм адаптации особей, обеспечивающий координацию родов, направленную на достижение наиболее благоприятных сроков рождения потомства [1].

Наряду с облигатной эмбриональной диапаузой существует также факультативная эмбриональная диапауза. Она, в частности, широко распространена среди мышевидных грызунов и часто вызывается лактацией [2]. Факультативная задержка имплантации имеет селективное преимущество в том, что позволяет самке быть беременной в течение всего сезона размножения без перекрывания последовательных периодов лактации. Если что-либо случится с выкармливаемым потомством, то эмбриональное развитие возобновится, и следующий помет будет произведен без потери времени. Таким образом, эта репродуктивная адаптация позволяет производить максимальное число пометов в сезон размножения, тем самым способствуя выживанию вида.

У мышевидных грызунов наряду с факультативной эмбриональной диапаузой, обусловленной естественными причинами, задержку имплантации можно индуцировать экспериментально. Так, овариэктомия самок мышей, проведенная утром четвертого дня беременности накануне предполагаемого подъема концентрации эстрогена, приводила к срыву имплантации и инициировала состояние «покоя» бластоцист [3]. Это состояние можно продолжительно поддерживать, ежедневным введением прогестерона, который совместно с остаточным эстрогеном поддерживал жизнеспособность бластоцист [4]. Пересадка бластоцист мышей с задержанной имплантацией псевдобеременным реципиентам приводит к активации имплантации бластоцист, в то время как, пересадка активированных бластоцист в матку овариэктомизированных, обработанных прогестероном самок, способствует вхождению в состояние диапаузы. Однако бластоцисты в состоянии покоя, культивированные в присутствии или отсутствии прогестерона или эстрогена не изменяли уровня метаболизма [5]. Эти экспериментальные данные свидетельствуют о том, что овариальные стероиды воздействуют на матку а не на бластоцисты, вызывая возобновление развития и имплантацию.

Во время диапаузы бластоцисты пребывают в состоянии митотического покоя. Однако при этом у них фиксируется определенный уровень метаболической активности. При задержанной имплантации состав среды в матке характеризуется наличием ряда

белков и стероидных гормонов [1, 2, 6]. Они, в первую очередь, необходимы для поддержания жизнеспособности «покоящихся» эмбрионов. Продолжительность диапаузы у американских норок положительно коррелирует с уровнями эмбриональных потерь [7]. Как и у большинства представителей семейства кунных, у норок она варьирует и составляет, в среднем, около 20 дней [2]. Таким образом, у *M. vison* в процессе диапаузы создаются реальные условия для селекции бластоцист на жизнеспособность.

Как отмечалось выше, эмбриональная диапауза у млекопитающих характеризуется остановкой развития бластоцист на поздней стадии, что порой очень существенно отодвигает сроки наступления процесса имплантации [1, 6]. Облигатная эмбриональная диапауза имеет достаточно широкое распространение среди хищников. В частности, она обнаружена у представителей 16 видов, входящих в семейство кунных, а также у представителей еще шести семейств плотоядных [2, 6, 8].

Внешний контроль поддержания диапаузы. Некоторые факторы внешней среды выступают в качестве регуляторов, определяющих начало, продолжительность и окончание эмбриональной диапаузы у животных.

Так, у млекопитающих установлена роль температурного фактора в регуляции задержки эмбрионального развития (например у летучих мышей) [2]. Кроме того, показано, что понижение температуры индуцирует факультативную диапаузу у грызунов [9], а также продлевает облигатную диапаузу у некоторых плотоядных [2]. Напротив, у медведей окончание диапаузы и имплантация наблюдались в ответ на понижение температуры материнского организма [1]. Имеющиеся данные указывают, что у европейского барсука (*Meles meles*) «ухудшение питания» бластоцист приводит к удлинению эмбриональной диапаузы [1].

Социальный стресс, обусловленный переуплотнением группы животных или внедрением в нее новых самцов, также индуцировал факультативную диапаузу у грызунов [1]. У сумчатых уже само наличие сосунков, стимулировало вхождение в диапаузу и ее дальнейшее поддержание, а устранение из сумки молодняка быстро приводило к реактивации развития эмбриона и его имплантации [6].

Однако самым распространенным фактором внешней среды, контролирующим течение эмбриональной диапаузы у млекопитающих, является фотопериод [1, 2, 6]. Особенно убедительно доказана ключевая роль фотопериода в поддержании диапаузы у многих представителей кунных [1, 2].

Гипоталамо-гипофизарный путь поддержания диапаузы. Известно, что фотопериодический контроль продолжительности эмбриональной диапаузы, сроков возобновления развития бластоцист и их имплантации осуществляется у кунных опосредованно – через гипоталамо-гипофизарную систему [2, 8]. При этом определяется своевременность реализации физиологического сигнального пути, обеспечивающего оптимальную продолжительность ранней беременности самок. Именно своевременность, поскольку у слепых или содержащихся в темноте животных указанный путь реализуется, но при этом утрачивается его настройка на оптимальные для каждого сезона размножения сроки родов [8]. Таким образом, результатом указанного контроля является определение наиболее благоприятных сроков появления на свет потомства кунных [1, 2, 6].

Фотопериодический сигнал индуцирует нервный импульс в сетчатке глаза, передающийся по оптическим нервам в гипоталамус, откуда через высшие шейные ганглии (ВШГ) он достигает эпифиза [2, 8]. Удаление ВШГ у представителей кунных приводило к денервации эпифиза и нарушению фотопериодического регулирования диапаузы. Аналогичный результат был получен путем удаления эпифиза у американских норок с последующим введением им мелатонина [8].

В темноте у крыс отмечалась повышенная нейронная активность в постганглионарных волокнах ВШГ, следствием которой являлся рост ферментативной активности и уровня мелатонина в эпифизе [8]. У хорьков и норок ночью также наблюдался высокий уровень мелатонина [2, 8]. Инъекции мелатонина пролонгировали

задержку имплантации бластоцист у пятнистых скунсов и американских норок [8, 11]. При этом хроническая обработка мелатонином не препятствовала половому созреванию, овуляции или формированию бластоцист у норок [11]. Его введение норкам подавляло секрецию гипофизарного пролактина (ПРЛ) и снижало лютеальную активность, что приводило к задержке имплантации бластоцист [8, 11].

Установлено, что у представителей куньих мелатонин воздействовал на гипофиз, а его влияние на секрецию ПРЛ обуславливалось, по всей вероятности, посредством секреторного взаимодействия между гипофизом и гипоталамусом [12]. Обработка животных бромкрептином, агонистом допамина, подавляющим продукцию ПРЛ в гипофизе, существенно удлиняла диапаузу и отдаляла имплантацию [2].

Таким образом, в роли основного гормонального фактора, контролирующего продолжительность диапаузы, а также сроки возобновления развития и имплантации бластоцист у ряда представителей куньих, выступал гипофизарный пролактин. При этом подавление его секреции удлиняло эмбриональную диапаузу, а ее повышение способствовало реактивации развития бластоцист.

Выше уже отмечалось, что у оплодотворенных самок мышей и крыс имеет место факультативная диапауза, возникающая при грудном вскармливании потомства [1]. Она являлась следствием подавления у кормящих матерей овариальной продукции эстрогена, обусловленного действием гипофизарного ПРЛ.

Итак, сравнение данных о роли ПРЛ в контроле эмбриональной диапаузы куньих и мышевидных грызунов позволяют сделать вывод о том, что у этих групп млекопитающих указанная роль коренным образом различается.

Роль яичников и матки в поддержании состояния «покоя» бластоцист. Желтое тело (ЖТ) является единственным компонентом яичников американских норок, постоянно претерпевающим выраженные морфологические и физиологические изменения, совпадающие во времени с задержкой и последующим возобновлением эмбрионального развития, а также с имплантацией бластоцист [8]. У самок куньих задержка раннего эмбриогенеза сопровождается уменьшением объема ЖТ [2]. При этом развитие фолликулов продолжается, а овуляция может происходить через 6–7-дневные интервалы. Клетки ЖТ в течение эмбриональной диапаузы норок, хотя и деградируют, но способны синтезировать и секретировать прогестерон (ПГ), то есть сохраняют состояние лютеинизации [13]. Отмечаемый у самок норок на протяжении диапаузы базовый уровень ПГ необходим им, в первую очередь, для поддержания жизнеспособности «покоящихся» бластоцист [8, 13].

Эксперименты по реципрокным пересадкам показали, что бластоцисты хорьков (вида, не имеющего облигатной эмбриональной диапаузы), перенесенные в матку норки, находящуюся на стадии диапаузы, останавливались в своем развитии; в то же время «покоящиеся» бластоцисты норок активизировались в матке хорька [14]. При совместном культивировании *in vitro* выяснилось, что активное или «покоящееся» состояние бластоцист норок напрямую определялось происхождением культуры клеток матки: клетки, взятые из матки в состоянии диапаузы, тормозили развитие бластоцист, а клетки, взятые из активной матки, реинициировали их развитие [15].

Таким образом, установлено, что состояние бластоцист млекопитающих определяется состоянием среды в матке. Считается, что задержка имплантации обусловлена отсутствием необходимых стимулирующих факторов продуцируемых маткой, инициирующих возобновление эмбрионального развития [1]. В пользу этого свидетельствует также значительный рост синтеза и секреции белка в матке, совпадающий с завершением у самок диапаузы [1, 2, 8]. Представленные данные позволили сделать вывод о материнском контроле поддержания эмбриональной диапаузы у млекопитающих.

Литература

1. *Lopes F.L. , Desmarais J., Murphy B.D.* Embryonic diapause and its regulation // *Reproduction*. – 2004. – Vol. 128, № 6. – P. 669 – 678.
2. *Mead R.A.* Embryonic diapause in vertebrates // *J. Exper. Zool.* – 1993. – Vol. 266, № 4. – P. 629 – 641.
3. *Bowman P., McLaren A.* Cleavage rate of mouse embryos in vivo and in vitro // *J. Embryol. Exp. Morphol.* – 1970. – Vol. 24, № 2. – P. 203 – 207.
4. *Rider V.A. et al.* Passive immunization against progesterone inhibits endometrial sensitization in pseudopregnant mice and has antifertility effects in pregnant mice which are reversible by steroid treatment // *J. Endocrinol.* – 1985. – Vol.104. – P. 153 – 158.
5. *Weitlauf H.M.* Changes in the rate of transcriptions with reactivation of delayed implanting mouse embryos// *J. Exp. Zool.* – 1985. – Vol.236. – P. 309 – 312.
6. *Reese J. et al.* Coordinated regulation of fetal and maternal prostaglandins directs successful birth and postnatal adaptation in the mouse // *PNAS*. – 2000. – Vol. 97, № 17. – P. 9759 – 9764.
7. *Enders R. K.* Reproduction in the mink (*Mustela vison*) // *Proc. Am. Philos. Soc.* – 1952. – Vol. 96, № 2. – P. 691 – 755.
8. *Mead R.A.* The physiology and evolution of delayed implantation in carnivores // In book: *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Ithaca, NY: Cornell University Press. – 1989. – P. 437– 464.
9. *Leung D.W. et al* Vascular endothelial growth factor is a secreted angiogenic mitogen // *Science*. – 1989. – Vol. 246, № 4936. – P. 1306 – 1309.
10. *Bonnefond C., Martient L., Monnerie R.* Effects of timed melatonin infusions and lesions of the superchiasmatic nuclei on prolactin and progesterone secretion in pregnant and pseudopregnant mink // *Journal of Neuroendocrinology*. – 1990. – Vol. 2, № 3. – P. 583 – 591.
11. *Murphy B.D. et al.* Interactions between melatonin and prolactin during gestation in mink (*Mustela vison*) // *J. Reprod. Fertil.* – 1990. – Vol. 89, № 3. – P. 423 – 429.
12. *Rozell M.D., Mead R.A.* Effect of melatonin on pituitary secretion of prolactin in vitro during delayed implantation and the periimplantation period in the Spotted skunk // *J. Exper. Zool.* – 1993. – Vol. 267, № 3. – P. 524 – 532.
13. *Murphy B.D. et al.* Control of luteal function in the mink (*Mustela vison*) // *J. Reprod. Fertil.* – 1993. – (Suppl.) 47. – P. 181 – 188.
14. *Chang M.C.* Reciprocal insemination and egg transfer between ferrets and mink / M.C. Chang // *J. Exp. Zool.* – 1968. – Vol. 168, № 1. – P. 49 – 60.
15. *Moreau G.M. et al.* Development of immortalized endometrial epithelial and stromal cell lines from the mink (*Mustela vison*) uterus and their effects on the survival in vitro of mink blastocysts in obligate diapause // *Biol. Reprod.* – 1995. – Vol. 53, № 3. – P. 511 – 518.

Резюме

Представлены данные о биологическом значении, широте распространения, механизмах контроля и формах эмбриональной диапаузы у млекопитающих.

Представлено дані про біологічне значення, широту поширення, механізми контролю та форми ембріональної діапаузи у ссавців.

Data about biological significance, expansion, mechanisms of the control and forms of the embryonal diapause in mammals are presented.

¹КОРЧИНСКИЙ А.А., ²ШЕВЧУК Н.С.

¹Украинское общество генетиков и селекционеров им.Н.И.Вавилова

Украина, 03680, Киев, ул.Акад.Заболотного, 150, e-mail: Kunakh@imbg.org.ua
²ННЦ «Институт земледелия УААН»,
Украина, 08162, Киевская обл., Киево-Святошинский р-н, пгт. Чабаны
e-mail: Selectio@ukrpack.net

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ СОРТОВ АДАПТИВНОЙ ОРИЕНТАЦИИ

Одной из наиболее приоритетных задач в настоящее время является создание адаптивных систем – систем с развитыми механизмами самонастройки, обеспечивающими развивающейся системе устойчивость функционирования и стабильность конечного продукта в конкретных условиях внешней среды. Управление адаптивными системами качественно иное – не через регулирование внешней среды, а через воздействие на внутренние процессы, т.е. управление биологическими процессами синтеза органического вещества, переопределение его в полезную продукцию роста и развития и в целом фенотипической реализации генетической информации.

Разработанная модель сорта должна содержать такие сведения: характеристику энергетического потенциала зоны выращивания будущего сорта, детальное описание селекционно-значимых признаков с доказательствами значимых их для продуктивности, качества продукции и устойчивости к неблагоприятным факторам среды, анализ генетической природы селектируемых признаков, перечень доноров и источников важных свойств.

При теоретическом обосновании моделей сортов адаптивной ориентации необходимо учитывать следующие общие принципы:

I. Любой, даже самый совершенный по многим признакам и свойствам сорт формирует максимальную урожайность в определенных условиях и зонах там, где ресурсы внешней среды соответствуют биологическому оптимуму генотипа. Пионеры зеленой революции в нашей стране сорта озимой пшеницы Безостая I и Мироновская 808 прижились в тех районах, где высокая культура земледелия сочеталась с благоприятной природной обстановкой.

В конце семидесятых – начале восьмидесятых годов XX столетия появились новые высокоинтенсивные сорта оз.пшеницы короткостебельного типа (Одесская полукарликовая, Донецкая полукарликовая, Полукарлик 3 и др.) у которых урожайный потенциал 80-90 ц/га зерна. Однако, такую урожайность названные сорта формируют при орошении и в зонах достаточного увлажнения с повышенным фоном питательного режима.

Такая особая, узкоспецифическая адаптивная приспособленность таких сортов была достигнута особым морфологическим типом растений. Полукарликовые сорта (65 - 70 см) и короткостебельные (75-90 см). При этом не только изменялась длина стебля, но и изменялось соотношение размеров стебля и колоса, которые были биологически согласованы с агротехнической и хозяйственной точек зрения.

Таким образом, низкорослые сорта пшеницы должны иметь хорошо развитую анатомическую структуру стебля, которая обеспечивает не только устойчивость к полеганию, но и способствует интенсивной функциональной жизнедеятельности растений, направленной на повышение их продуктивности. Установлено, что на устойчивость к полеганию и продуктивность озимой пшеницы оказывают однозначное влияние многие морфологические признаки. Так, диаметр стебля и количество проводимых пучков в нем положительно коррелируют как с устойчивостью к полеганию, так и продуктивностью колоса.

II. В разработке моделей сорта очень важная роль должна отводиться научному обоснованию параметров проявления признаков. Дело в том, что растение характеризуется четкими, генетически обусловленными компенсаторными свойствами.

Благодаря им, худшее развитие одних признаков или элементов продуктивности компенсируется лучшим развитием других, в результате чего один и тот же уровень продуктивности может быть достигнут за счет различного сочетания субпризнаков.

Значения генетических закономерностей формирования урожая, взаимосвязей и проявления признаков, определяющих урожайность, выводит процесс моделирования и прогнозирования на научные основы и способствует его эффективности. В этом контексте можно привести обычный пример. Так рост урожайности у низкорослых пшениц происходит за счет повышения продуктивности колоса при уменьшении длины стебля и увеличении его прочности, в связи с чем возрастает роль зерна в общем урожае.

III. В обосновании принципов моделирования сортов очень важное значение приобретает выбор таких признаков, по которым можно было бы прогнозировать продуктивные процессы растения и его качество. Попытки найти физиологические или биохимические критерии для селекции пока не увенчались успехом, так как физиологические признаки относятся к разряду динамических: они изменяются в зависимости от возраста растений, фаз развития, времени суток и окружающих условий.

Измерение количественных параметров физиологических и биохимических процессов не дают надежной информации о свойствах генотипа, так как они с генетической точки зрения обладают низкой наследственностью. Физиологические показатели могут служить фоновыми признаками и для эффективного использования необходимо глубоко изучать их связи с хозяйственно ценными свойствами.

Большой статичностью и высокой наследуемостью отличаются морфологические признаки, которые используются при визуальной оценке генотипов. Становление морфологии растения основано на его функциональной деятельности, которая детерминирована генотипом. Определение взаимосвязей элементов строения растений с деятельностью конкретных генов представляется важными разделами теоретической селекции.

В этом плане уже многое сделано, в частности, установлено влияние генов карпиковости на анатомо-морфологическое строение фотосинтезирующих органов (стебли, листья, колоса) и корневой системы. Такие сведения позволяют с достаточно высокой точностью программировать габитус растений в соответствии с задачами направленной селекции.

IV. Сорт как система должен иметь специфическую генетическую организацию, проявляющуюся в специфичности структурной и функциональной организации его популяций. Поэтому на любом этапе проработки селекционного материала, разработки генетической модели сорта или создания исходного материала, его оценок, нужно исходить из состояния всех подсистем агрофитоценоза, описаний и оценок селекционного материала как компонента этой сверхсистемы.

Оценка адаптивного потенциала и надежности генетической защиты урожая приобретает особую значимость. Поэтому при технологии моделирования селекционного процесса решающими становятся знание биологических процессов и управление ими, потому моделирование становится наукоемкой и информационно емкой, а управление информационными ресурсами центральной проблемой.

Разработка селекционно-генетических технологий создания функционально ориентированных сортов, т.е. сортов с известными механизмами системных свойств. Н.И.Вавилов писал о том, что генетика должна становиться более эволюционной, более близкой к запросам практики.

В заключение отметим, что адаптация как всеобщее значимый эволюционный фактор, закрепляет генетическую и эволюционную целесообразность существования и прогрессивного развития всех живых организмов без исключения.

Литература

1. Корчинський А.А. Становлення еволюційної синтетичної теорії адаптації рослин //Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть: зб.наук.пр. – К.: Логос, 2001. – т 2. – с.11 – 22.
2. Корчинский А.А., Литун П.П. Генетическая система, ее гомеостаз и адаптивный потенциал //Урожай и адаптивный потенциал экологической системы поля: науч.сб./Под ред.П.П.Литуна. – Киев: УААН, 1991. – с.13 – 19.
3. Созинов А.А., Орлюк А.П., Корчинский А.А. Генетическое улучшение пшеницы. Киев: УААН, 1993. – 130 с.
4. Орлюк А.П., Корчинский А.А. Физиолого-генетическая модель сорта озимой пшеницы: Брошюра. – Киев: Вища шк., 1989. – 70 с.
5. Литун П.П., Кириченко В.В., Петренко В.В., Коломацька В.П. Теорія і практика селекції на макроознаки. Методологічні проблеми. – Харків, 2004. – 157 с.

Резюме

Моделирование сортов адаптивной ориентации, это по существу научное продвижение в генетически запрограммированных полезных признаков и свойств, направленных на реализацию биологического потенциала культурных растений.

Моделювання сортів адаптивної орієнтації, це по суті наукове передбачення в генетичному програмуванні корисних ознак, властивостей направлених на реалізацію біологічного потенціалу культурних рослин.

Adaptive orientatijn variety simulation is at bottom a scientific foresight of economic characters and properties in genetic programming aimed at the realization of biological potential of cultivated plants.

МЕЖЖЕРИН С.В.¹, МОРОЗОВ-ЛЕОНОВ С.Ю.¹, РОСТОВСКАЯ О.В.¹, СОБОЛЕНКО Л.Ю.²

¹Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины
Украина, 01601, Киев, ул. Б. Хмельницкого 15
e-mail: mezh@izan.kiev.ua

²Уманский государственный педагогический университет им. Павла Тычины
Украина, 20300, Черкасская область, г. Умань, ул. Садовая, 2
e-mail: sobolenko@ukr.net

АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПРУДОВОЙ ЛЯГУШКИ *RANA (PYLOPHYLAX) ESCULENTA* (= *LESSONAE*) В ПРЕДЕЛАХ УКРАИНЫ

Зеленые лягушки комплекса *Rana esculenta* являются одним из модельных объектов эволюционно-генетических исследований позвоночных Европы. Причина интереса – скрытое генетическое разнообразие, проявляющееся в наличии ряда криптических форм, и обширная гибридизация между собой самых распространенных видов: озерной *R. ridibunda* и прудовой *R. esculenta* (= *lessonae*) лягушек, сопровождающаяся образованием гибридов *R. ridibunda* – *esculenta* разной ploидности и половой структуры. Отсюда особенно актуальными становятся исследования генетической структуры поселений этих двух видов на протяжении их ареалов, целью которых было бы выделение групп популяций с уникальными генным составом, что с позиции эволюционной концепции вида является свидетельством их таксономической дискретности. Именно с этой целью путем анализа биохимических генных маркеров исследована генетическая структура прудовых лягушек на территории Украины.

Материалы и методы

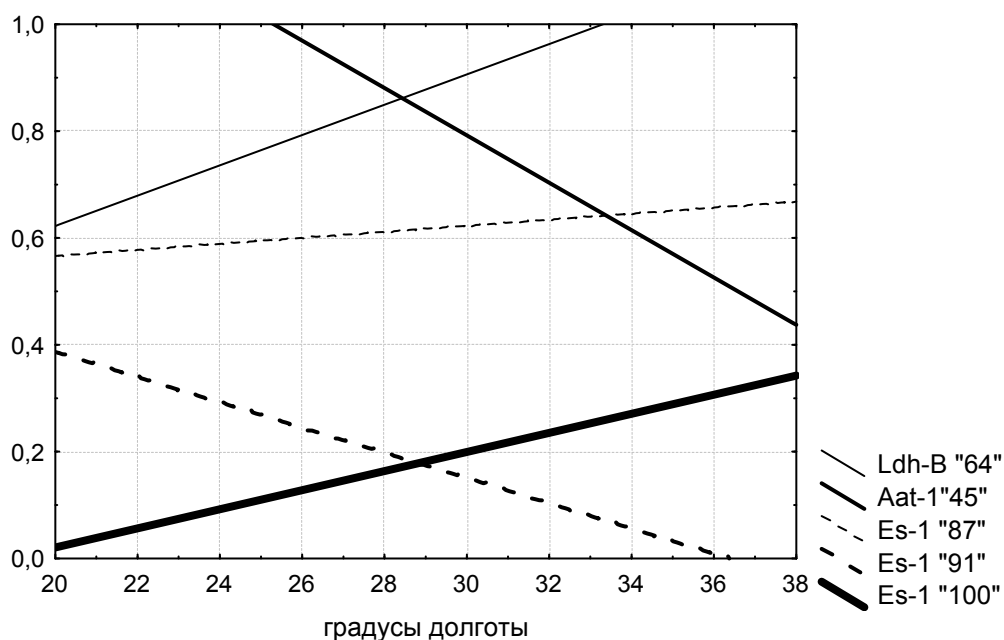


Рис. 2. Линии регрессии, отражающие изменения частот аллелей трех полиморфных локусов прудовой лягушки. По оси абсцисс — градусы долготы, по оси ординат — частоты аллелей.

Таким образом, анализируя тенденции географической изменчивости частот аллелей полиморфных локусов у лягушки прудовой можно отметить четкую тенденцию дифференциации популяций в меридиональном направлении. При этом фиксации альтернативных аллелей в западных и восточных популяциях, характерные для викарных видов, в пределах Украины не обнаружены, хотя при более широком географическом охвате генетическими исследованиями ареала этого вида их появление нельзя исключить. Западноукраинские популяции лягушки прудовой маркируются присутствием аллелей *Ldh-B*⁸⁸ и *Es-1*⁹¹, а восточные — аллелей *Es-1*¹⁰⁰ и *Aat-1*⁴⁵, причем последний фиксирован в популяциях Северского Донца — крайне юго-восточном местонахождении этого вида.

В принципе наблюдаемая ситуация генетической дифференциации восточных и западных популяций может объясняться, либо наличием двух парапатрических видов в пределах *R. esculenta s. lato*, соединенных широкой зоной генных интродукций, как это выявлено в пределах Украины для некоторых легочных моллюсков [3], либо существенной генетической дифференциацией географических популяций одного и того же вида. Более адекватной представляется последняя модель. Это связано не только с тем, что в данном случае в восточных и западных полюсах распространения вида не выявлены фиксации альтернативных аллелей, но и тем, что нет жесткого совпадения географических тенденций фиксации аллелей разных локусов. Так, в водоемах Северского Донца, где фиксирован аллель *Aat-1*¹⁰⁰, преобладает аллель *Es-1*⁸⁷, равномерно распределенный по всему исследованному участку ареала этого вида (табл.).

Таблица

Частоты аллелей полиморфных локусов прудовой лягушки в разных регионах Украины

Локус	Закарпатье (n =)	Подолье	Волынь	Правобережье	Левобережье	Северский Донец
<i>Aat-1</i> ⁴⁵	0,97	0,96	0,99	0,83	0,83	0
<i>Es-1</i> ⁸⁵	0,02	0,02	0	0,01	0	0
<i>Es-1</i> ⁸⁷	0,85	0,64	0,45	0,33	0,45	0,93

<i>Es-1</i> ⁹¹	0,13	0,30	0,54	0,25	0,25	0
<i>Es-1</i> ⁹⁶	0	0,01	0	0,01	0,03	0,01
<i>Es-1</i> ¹⁰⁰	0	0,04	0,01	0,40	0,63	0,07
<i>Ldh-B</i> ⁶⁴	0,71	0,70	0,66	0,99	1,00	1,00

Таким образом, характер географической изменчивости частот аллозимов вызывает большой интерес, а особенно резкое ограничение в распространении аллеля *Ldh-B*⁸⁸ в восточном направлении, имеющее место на границе днестровского, южнобугского и днепровского водосборного бассейнов (рис. 1). Факт заслуживает интереса уже тем, что доказывает: в этом месте на протяжении сотен и вероятно нескольких тысяч лет существует непроходимый барьер для миграций особей из западных популяций (днестровского бассейна) в восточном направлении (в днепровский бассейн), тогда как особи крайне восточных популяций, судя по тому, что аллель *Aat-1* интрогрессировал далеко на восток, таких препятствий не имели. Подобная асимметричность миграционного потенциала особей из западных и восточных популяций отмечается и на легочных моллюсках [3], когда гены восточных аллоидов достаточно свободно диффундируют в поселения западного, а обратный процесс резко ограничен.

Анализируя структуру гибридов *R. esculenta* — *ridibunda* в поселениях зеленых лягушек на всей территории Украины можно вычлени три основных зоны распространения зеленых лягушек в пределах Украины, в популяциях которых гибриды характеризуются определенными генетическими особенностями [4]. Западная (бассейны Дуная, Западного Буга, Днестра и Южного Буга), гибридам которой свойственно равное или сдвинутое в сторону самок соотношение полов (в Закарпатье — это почти исключительно самки), диплоидная структура генома и достаточно строгая премейотическая элиминация хромосом одного из родительских видов, при которой среди гибридов отсутствуют рекомбинанты. Центральная зона (бассейн Днепра) — гибриды либо почти исключительно самцы (RE и REL популяции), либо поровну самки и самцы (LE-популяции), с диплоидной структурой генома, нарушениями премейотической элиминации, при которой отдельные хромосомы прудовой лягушки внедряются в геном озерной, в результате появляются озерные лягушки с интрогрессиями ядерного материала и гибриды-беккроссы. Восточная зона — бассейн Северского Донца, в которой гибриды в подавляющем большинстве — самцы, достаточно значима доля полиплоидов, премейотическая элиминация нарушена. Наиболее вероятной причиной таких направленных постепенных изменений в структуре гибридов с запада на восток является четкая генетическая дифференциация одного из родительских видов — прудовой лягушки в меридиональном направлении. Это приводит к тому, что на западе и востоке Украины в гибридизации с озерной лягушкой принимают участие разные генетические сущности.

Выводы

1. Частоты аллозимов полиморфных ферментных локусов в популяциях прудовой лягушки имеют четко выраженную в меридиональном направлении географическую изменчивость.
2. Качественный характер изменений аллельных пулов доказывает ограничение миграций лягушек особенно с запада на восток, причем без очевидных физических барьеров.
3. Направленность и характер географической дифференциации популяций этого вида четко совпадает с делением гибридных популяций зеленых лягушек на территории Украины на три пространственных группировки (западную, центральную и восточную), выделяемые по генетической структуре гибридов.

Литература

1. Межжерин С.В., Песков В. Н. Аллозимная изменчивость озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Цитол. и генет. — 1992. — 26, № 12. — С.43–48.

2. *Günter R., Hänsel S.* Untersuchungen über den Denfluß zwischen *Rana ridibunda* und *Rana lessonae* sowie die Rekombinationsrate bei der Bastardform *Rana „esculenta“* (Anura, Ranidae) // *Zool. Anz.* – 1976. – **1 97**, N1-2. – S.23-38.
3. *Hotz H. R., Semlitsch D.* Differential performance among Ldh-B genotypes in *Rana lessonae* tadpoles // *Evolution.* – 2000. – **54**, Is. 5. – P. 1750-1759,
4. *Межжерин С.В., Гарбар А.В. Коришунова Е.Д., Гарбар Д.А., Жалай Е.И.* Генетическая изменчивость и филогеография двух видов пресноводных легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины // *Вісник укр. товариства генетиків і селекціонерів.* – 2008. – **6**, № 1. – С. 82-87.
5. *Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Некрасова О.Д., Куртяк Ф.Ф., Жалай Е.И.* Пространственная структура гибридного комплекса зеленых лягушек *Rana esculenta* L. (Amphibia, Ranidae) на территории Украины // *Материалы 1-ой конференции Украинского герпетологического общества.* – Киев, 2005. – С. 110-114.

Резюме

Анализ распределения частот аллозимов в популяциях прудовой лягушки *Rana esculenta* (= *lessonae*) в пределах Украины показывает существенную дифференциацию западных и восточных поселений этого вида. Очевидно, различия в генетической структуре одного из родительских видов и являются причиной генетической разнокачественности гибридов западных, центральных и восточных популяций.

Summary

The genogeographic analysis of allelic frequencies variations in the pond frogs *Rana esculenta* (= *lessonae*) samples from Ukraine shows the essential differentiation between western and eastern populations. It can be concluded that the distinctions in genetic structures of parental forms have caused the principal genetic differences among the hybrids peculiarities of western, central and eastern populations.

РУБАН Ю.Д.

*Харьковская государственная зооветеринарная академия,
Украина, 62341, Харьковская обл., Дергачевский р-н, п/о М-Даниловка*

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ Ч.ДАРВИНА И СОВРЕМЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ

В 2009 г. исполнилось 200 лет со времени рождения Ч.Дарвина (1809-1882) и 150 лет со времени издания его книги «Происхождение видов путем естественного отбора (1859) [2]. В 1868 г. вышла из печати его книга «Изменения домашних животных и культурных растений» [1], которая значительно расширила и углубила воззрения ученого. В моей монографии «Чарлз Дарвин и современная зооинженерия» (К.: Аграрная наука, 2009. – 294 с.), которая выйдет из печати в 2009 г., рассмотрены такие вопросы: создание Ч.Дарвином научной теории эволюции и естественного отбора, проблема происхождения домашнего крупного рогатого скота от Ч.Дарвина до XXI века, макроэволюция млекопитающих и мировые центры происхождения пород крупного рогатого скота, развитие селекционной теории и практики в зооинженерии, развитие дарвинистической теории: вид и порода, закон соотношения развития и конституция животных, географическая изменчивость организма, современный отбор. В настоящей статье освещена эволюционная теория Ч.Дарвина и современная селекция.

Материалы и методы

Рассмотрены работы Ч.Дарвина и современные селекционные методы в отрасли молочно-мясного скотоводства. Использован исторический метод, который был применен впервые в биологии К.А.Тимирязевым в конце XIX века и который в современных условиях приобрел большое значение в различных областях науки.

Результаты и обсуждения

На ранних этапах развития селекция животных и растений превратилась из искусства в стройную и сложную науку – составную часть технологического процесса. В этом превращении работы Ч.Дарвина, П.Н.Кулешова, М.Ф.Иванова, Н.И.Вавилова, Н.Д.Потемкина и других выдающихся ученых имели решающее значение. Развитие дарвинистической теории и ее подтверждение получило по разным направлениям. Эти направления связаны с видами и породами, законом соотношения развития и конституцией животных, географическими изменениями организмов и современными методами отбора.

Учение о видах и породах имеет ряд объединяющих элементов (генетическая устойчивость и изменчивость, общее происхождение, изменчивость под влиянием отбора и условий внешней среды, способность эволюционизировать, возможность скрещиваться, наличие популяционных сообществ, морфофизиологическое единство организмов и др.) и разъединяющих, среди которых факторы, вызывающие эволюцию и образование генотипа организма. В одном случае это природные факторы, в другом – творческая деятельность селекционеров. Но как в породах, так и в видах актуальной задачей становится их сохранение.

Элементарными единицами видов являются популяции, пород – внутripородные типы. Изменчивость и константность видов и пород имеют много общего, где мутации приносят материал для широкой изменчивости организма. Закон Дарвина соотношения развития является основополагающим в системе определения и оценки типов конституции животных, в которых разное соотношение органов и тканей и их физиологические особенности определяют указанное различие (кожный покров, костная, мышечная, жировая, соединительная ткани и др.).

Основным методом определения типов конституции является экстерьерный метод, так как он позволяет оценить анатомо-физиологические качества методом сравнительно-морфологического анализа. В конституцию входят слагаемые типы высшей нервной деятельности. Географическая изменчивость вызывает разные модификации (ненаследственная изменчивость), которые могут быть заменены мутациями, имеющие наследственную основу.

Дарвиновская теория отбора представляет основополагающий принцип эволюции и изменчивости организмов как в естественной среде, так и при работе с домашними животными и культурными растениями. Искусственный отбор при работе с животными и растениями в производственных условиях не исключает влияние естественного отбора, который способствует выживанию нормально жизнеспособных организмов, лучшему приспособлению к определенным технологическим и экологическим условиям.

Формы искусственного отбора включают бессистемный и методический отбор. В современных условиях методический отбор является комплексным, включающим фенотипический (массовый), генотипический, непрямой, стабилизирующий и технологический формат самого отбора. Особую актуальность приобрел технологический отбор, что связано с приспособлением желательного типа животных требованиям промышленного производства. Среди многочисленных методов технологического отбора приоритетные методы С.И.Штеймана, разработанные им и внедренные в производство еще в 30-40-е годы XX в., они приобрели и в XXI веке большую значимость: холодный метод выращивания телят, метод оценки пожизненной молочности коров, метод оценки потребления и использования животных кормов, метод оценки лактационной кривой. Тип и продуктивность фактически охватывают весь комплекс методов отбора.

В последней главе XXVIII «Заключительные замечания» Ч.Дарвин в своей знаменитой книге «Изменения домашних животных и культурных растений» [1] приводит ряд общих и важных обобщений. Среди них: - конституциональная изменчивость связана с общей организацией животных и растений, с плодовитостью, с поведением и способностью адаптироваться в разных условиях;

-естественная классификация видов основывается на общности происхождения;
-искусственные породы, которые улучшены человеком, изменяют свои качества и во внешности и во внутреннем строении;

-для изменений как природных, так и домашних живых существ в известных направлениях существует предел;

-изменчивость управляется законами: изменение условий существования организма, неравномерность сочетания признаков, полученных от родителей, реверсия к более ранним предкам, упражнение или неупражнение, компенсация, или уравнивание, связанные с экономией роста, соотношения развития, корреляция признаков;

-однажды изменившаяся часть обычно продолжает изменяться в том же направлении, если методический отбор не изменяется;

-линии и семейства рогатого скота, свиней, овец и голубей даже в результате бессознательного отбора позволяют получать у разных заводчиков новые самостоятельные отродья;

-методический и бессознательный отбор приводит к появлению у каждой породы постоянной тенденции все сильнее и сильнее отличаться от родителей, что ведет к расхождению признаков. При этом промежуточные звенья теряются, а остающиеся породы выигрывают в четкости признаков;

-условия, благоприятствующие отбору, производимому человеком, следующие: величайшее внимание к каждому признаку, упорная настойчивость, легкость спаривания или разведения животных в большом количестве, отбор лучших и устранение или уничтожение худших особей, продолжительность отбора, бессознательный и методический отбор.

Современная зооинженерия как комплексная наука по селекции животных и технологии производства активно использует фундаментальные работы Ч.Дарвина, что способствует прогрессу науки и практики [3,4].

Литература

1. *Дарвин Ч.* Изменения домашних животных и культурных растений. Под ред. Е.И.Павловского. Сочинения. Том 4. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1951. – 883 с.
2. *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора. Под ред. А.Д.Некрасова. Сочинения. Том 3. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1939. – 831 с.
3. *Рубан Ю.Д.* Породы и племенное дело в скотоводстве: эволюция и прогресс. – К.: Аграрная наука, 2003. – 394 с.
4. *Рубан Ю.Д.* Породы, пороодообразовательный процесс и селекция животных. – К.: Аграрная наука, 2006. – 386 с.

Резюме

В статье освещается эволюционная теория Ч.Дарвина и современная селекция в животноводстве. Приводятся законы и обобщения ученого, которые используются в настоящее время селекционной теорией и практикой. Фундаментальное учение Ч.Дарвина в арсенале современной селекции животных и технологии производства.

У статті висвітлюється еволюційна теорія Ч.Дарвіна та сучасна селекція в тваринництві. Наводяться закони та узагальнення вченого, які використовуються зараз селекційною теорією і практикою. Фундаментальне вчення Ч.Дарвіна в арсеналі сучасної селекції тварин і технології виробництва.

The evolution theory of Ch.Darvin and modern selection in animal – breeding in article have been described. The regularitys and generalizes of scientist, use now in selection and practice, have been done. The fundamental doctrine of Ch.Darvin in modern animal selection and technology of the production use.

ФЕДОРОВА Н.Б., ЧАДОВА Е.В., ХОЦКИНА Е.А., ЧАДОВ Б.Ф.

Институт цитологии и генетики СО РАН,

Россия, 630090, г.Новосибирск, пр. акад. Лаврентьева 10,

e-mail : bonife@bionet.nsc.ru

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МУТАЦИИ, ПОДГОТАВЛИВАЮЩИЕ ПРОЦЕСС ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Генетическая мутация - скачкообразное изменение материала наследственности. Как правило, она влечёт за собой изменение того или иного признака организма. В эволюции из генетических мутаций, как из кусочков смальты, складывается мозаичное полотно генома. Возникает новый организм. Эта точка зрения известна под названием синтетической теории эволюции. Она сцементирована представлением о естественном отборе по Дарвину.

Генетические исследования на дрозофиле, проведенные за последнее десятилетие, привели к обнаружению нового класса мутаций у дрозофилы [1]. Мутации, получившие название условных доминантных леталей (УДЛ), обладают набором свойств, отличающих их от обычных мутаций [2]. Среди необычных свойств УДЛ есть три свойства, заставляющие по-новому взглянуть на мутагенез в видообразовании. Создается впечатление, что кроме мутаций, непосредственно отвечающих за образование того или иного нового признака, существуют мутации, функцией которых является инициация и осуществление самого процесса видообразования. Иначе говоря, существуют мутации, ответственные за саму возможность генетического построения эволюционно значимых признаков.

Три выше упомянутые свойства следующие: 1) условная доминантная летальность; 2) способность переводить геном из стабильного состояния в нестабильное и 3) способность увеличивать рассеяние (диссипацию) энергии. Далее остановимся на каждом из них.

Первое свойство мутаций: условная доминантная летальность

Обычные мутации, которыми предпочитают пользоваться в генетической работе, имеют 100% экспрессивность и полную пенетрантность, иными словами, *обычная мутация в гомозиготе проявляется у любой особи данного вида и в неограниченном числе поколений.* УДЛ – принципиально другие мутации: УДЛ проявляется (как леталь) у особей одного генотипа и не проявляется у особей этого же вида, но другого генотипа.

На условности проявления построены способы обнаружения УДЛ. Так получение УДЛ в X-хромосоме построено на том, что УДЛ в X-хромосоме самца не является леталью, но в гетерозиготе с нормальной X-хромосомой (скрещивание с самками линии *yellow*) проявляется как доминантная леталь [1]. В другом случае проявление УДЛ в X-хромосоме зависит от того, с каким из самцов скрещивается самка, содержащая эту УДЛ. В скрещивании с самцом Мёллер-5, содержащим одноименную инверсию, УДЛ не проявляется как леталь, но в скрещивании с нормальным самцом – проявляется [3]. УДЛ в аутосоме 2 дрозофилы, находясь в гетерозиготе с инвертированной аутосомой *In(2LR)Cy* не проявляют доминантного летального действия, но оказавшись в гетерозиготе со структурно нормальной аутосомой 2 из линии *yellow*, становятся летальями [2].

Роль условия для проявления или не проявления доминантной летальности может выполнять та или иная хромосомная перестройка. Так выше упомянутые летали в X-хромосоме проявляются как летали в потомстве от скрещивания с самками *yellow*, но при введении аутосомных перестроек 2 или 3 в геном этой линии УДЛ теряют свойство «убивать» дочерей.

Существование условной доминантной летальности объясняется наличием дублирования регуляторных путей. Мутация прерывает регуляцию по одному из путей. УДЛ проявится как леталь, если будет запущен именно этот путь, но не проявится как леталь, если регуляция будет проходить по другому пути. Её существование просто не будет замечено организмом [4].

Факт условной доминантной летальности демонстрирует возможность существования в геноме мутаций в скрытом, не выходящим на фенотип виде, и поэтому не подвластных отбору. На основе таких мутаций может быть выстроен новый многошаговый регуляторный путь даже в том случае, если элементы этого пути по отдельности не выдерживают отбора из-за летальности. Важен конечный результат: чтобы новый регуляторный блок в целом был жизнеспособен. Таким образом, УДЛ открывают путь к построению сложных регуляторных конструкций.

Второе свойство мутаций: перевод генома из стабильного состояния в нестабильное

Коллекция УДЛ на данный момент насчитывает около сотни мутаций в X-хромосоме и аутосомах. Мутации приводят к дестабилизации генома [5]. Нестабильность проявляется следующим образом.

«Разлеталивание». Мутации поддерживали в культурах с инверсией *In(1) Muller-5* и на сцепленных X - хромосомах. Потеря летального действия мутаций была обнаружена через год после получения мутаций: самцы из нескольких культур в скрещивании с самками *yellow* стали давать дочерей. За 4 года из 23 летальных мутаций 9 мутаций полностью потеряли летальность, а 5 перешли в разряд полуметалей.

Потеря проявления доминантной мутации в оппозитной хромосоме. Летальные мутации в аутосоме 2, поддерживающиеся в гетерозиготе с инвертированной хромосомой *In(2LR)Cy, Cy Bl L⁴*, характеризуются «потерей» проявления доминантных мутаций *Cy, Bl* и *L⁴* в инвертированной хромосоме. За полгода поддержания мутаций было замечено 20 случаев потери проявления: в 17 случаях произошла потеря одного маркера, в 3 случаях – двух.

Хромосомная нестабильность. В скрещивании самок - гетерозигот по инверсии *Muller-5* и мутации в X-хромосоме с самцами *yellow* возникает большое количество патроклинных самцов *yellow*: они обнаружены в потомстве 20 мутаций из 21. Образование патроклинных самцов свидетельствует о потере или о нерасхождении X-хромосом в женском мейозе.

Образование видимых мутаций. В процессе поддержания культур с УДЛ среди особей нормального фенотипа возникают особи, соответствующие фенотипам известных мутаций. Изменения фенотипа наследуются. Мутации имеют полную и неполную пенетрантность. Так, в культурах возникли мутации с полной пенетрантностью типа *plexus, dumpy, brown* и с неполной - *cubitus interruptus, radius incompletus, black*. Фенотипически проявляющиеся мутации образуются и целыми наборами в одном или в следующих друг за другом поколениях.

Единичные и массовые модификации. В культурах мутаций появляются волны *фенокопий*. В одном или нескольких поколениях воспроизводится тот или иной фенотип известных мутаций: *black, purple, brown, trident, abnormal abdomen, Notch, yellow, Dichaete* и др., но потом он исчезает. Попытки закрепить новый фенотип в отводке безуспешны.

Массовое образование морфозов. Выщепление новых фенотипов в культурах УДЛ происходит на фоне образования разнообразных односторонних морфологических дефектов клонального типа - морфозов. Они не наследуются, но наследование УДЛ обеспечивает образование морфозов в каждом поколении культур. По частоте встречаемости в культурах морфозы намного превосходят мутации и модификации.

Перемещение мобильного элемента 412 в диморфных линиях. Среди УДЛ в X – хромосоме, полученных на основе изогенной линии, были получены две мутации с видимым фенотипическим проявлением: «коротконожка» (7) и «прерванная жилка» (18). Мутации являются диморфными: самки имеют мутантный фенотип, а самцы – нормальный. Исследовали уровень транспозиционной активности мобильного элемента 412 в линиях 7, 18 и контрольной линии 3с. Линия 3с была получена вместе с линиями 7 и 18, но не содержала УДЛ. Диморфные линии достоверно отличаются от исходной изогенной линии и линии 3с: 7 линия - по инсерциям элемента 412, а 18 – по эксцизиям.

Таким образом, присутствие УДЛ приводит к дестабилизации генома: локальной деструкции и реорганизации.

Третье свойство мутаций: увеличение диссипации энергии мутантным организмом

После получения УДЛ было замечено повышение двигательной активности их обладателей [1, 6]. Количественно активность исследовали с помощью специального оборудования (*Drosophila Monitor Activity, Model DAM 2, TriKinetics Inc USA*). Исследовали четыре линии, несущие УДЛ в X-хромосоме, и в качестве контроля две нормальные линии. Замер двигательной активности провели в течение 10 дней. Все четыре мутантных линии продемонстрировали активность, достоверно превышающую контрольные значения [7].

У тех же шести линий оценили уровень энергообмена методом непрямой калориметрии. В группах, в каждой по 10 самцов дрозофилы 3-суточного возраста, исследовали удельное выделение CO₂ в мл на грамм живого веса за 1 час экспозиции. Замеры количества CO₂ проводили в инфракрасном газоанализаторе ПГА-12. Уровень дыхания во всех четырех мутантных линиях превышал контрольные значения.

Повышенная двигательная активность и интенсивность дыхания мутантов свидетельствуют об изменении их энергетического статуса в результате образования УДЛ. Изменение состоит в увеличении теплового рассеяния (диссипации) энергии. Ускорения диссипации энергии у генетических мутантов ранее в литературе не описано. *Итак, присутствие УДЛ становится причиной увеличения диссипации энергии организмом.*

О программе видообразования

Видообразование в современном представлении – это накопление путём отбора генетических мутаций, «вылепляющих» тот или иной приспособительный признак. Рассмотренные свойства УДЛ позволяют считать, что процесс видообразования не исчерпывается таким накоплением. Началом процесса является подготовка особого состояния генома, разрешающего, а затем и поддерживающего процесс накопления. Особое состояние создается специфическими мутациями (УДЛ) со специфическими свойствами. Без предварительной фиксации УДЛ в геноме мутации, формирующие конкретные признаки, не имеют перспектив в деле создания нового вида.

Видообразование невозможно или, по крайней мере, маловероятно, если каждый этап построения признака будет проверяться отбором на жизнеспособность. Обретая функциональный смысл только после завершения, недостроенные генетические конструкции будут уничтожаться. С образованием УДЛ эта проблема снимается. Иерархически сложные новации на основе УДЛ могут поэтапно строиться и перестраиваться, находясь в скрытом, не доступном для отбора виде вплоть до окончания строительства и выхода признака в «готовом» виде.

Видообразование невозможно или, по крайней мере, маловероятно при обычном темпе мутирования. С образованием УДЛ эта проблема снимается. УДЛ обеспечивает генетическую нестабильность: частичную деструкцию генома и высокий мутагенез.

Видообразование невозможно, если не будет подготовлена энергетическая почва для возникновения мутаций, увеличивающих сложность живой системы (мутации увеличивающие негэнтропию [8]). Вполне вероятно, что в процессе перестройки

генома необходима свободная энергия и для запуска новых негенетических химических реакций. С образованием УДЛ эта проблема частично снимается. УДЛ обеспечивают ускорение диссипации энергии, а значит, возникает резерв свободной энергии. Он может быть использован во время перестройки генома.

Итак, УДЛ открывают возможность перестройки генома. Вместе с тем, они не выстраивают конкретных новых признаков. Это будут делать другие мутации. Важно отметить, что УДЛ возникают случайно в геноме, но эта случайность, как можно заключить из сказанного выше, автоматически не переносится на строительство эволюционно значимого признака.

Способность УДЛ увеличивать диссипацию энергии порождает мотив эволюционного преобразования. *Этот мотив - компенсация возросших энергозатрат.* Такой мотив к эволюции имеет преимущества перед каноническим мотивом – приспособлением по Дарвину. Во-первых, активным началом в эволюции становится живой организм, а не среда. Во-вторых, процесс эволюции становится периодическим, а не постоянным, как у Ч. Дарвина. В-третьих, комплекс изменений под названием «компенсация возросших энергозатрат» шире естественного отбора. Им может быть обеспечены и целесообразность, и *направленность*, и приспособительный характер изменений. В нем найдется место и для самого естественного отбора.

В предполагаемом процессе *компенсации возросших энергозатрат*, по всей видимости, должны быть не только генетические, но и негенетические изменения. На существование последних в процессе видообразования постоянно указывается. Не исключено, что, будучи элементом «компенсации возросших энергозатрат», не генетические изменения могут закрепиться генетически в виду особой важности для сохранения жизни особи. Если это так, средовая направленность и отсутствие случайности в эволюционном процессе получают объяснение.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 08-04-00094.

Литература

1. *Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Копыл С.А., Федорова Н.Б.* Новый класс мутаций у *Drosophila melanogaster* // Доклады РАН, 2000, Т.373, N5, С.714-717.
2. *Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Копыл С.А., Артемова Е.В., Хоцкина Е.А., Фёдорова Н.Б.* От генетики внутривидовых различий к генетике внутривидового сходства // Генетика, 2004. Т.40. №9. С. 1157-1172.
3. *Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Хоцкина Е.А., Артемова Е.В., Фёдорова Н.Б.* Главное действие хромосомной перестройки – изменение работы регуляторных генов // Генетика, 2004. Т. 40. № 7. С.893-902.
4. *Чадов Б.Ф.* Образ регуляторного гена в опытах на дрозофиле // Генетика 2002. Т. 38. №7.С.725-734.
5. *Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Хоцкина Е.А., Фёдорова Н.Б.* Условно летальные мутации переводят геном из стабильного состояния в нестабильное // Генетика, 2009, №3 (в печати).
6. *Chadov B.F.* Mutations in the regulatory genes in *Drosophila melanogaster* // Proc. Intern. Conf. Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000, P.16-18.IC@G, Novosibirsk, 2000.
7. *Федорова Н.Б., Чадов Б.Ф.* Условные доминантные летали у дрозофилы: высокая двигательная активность имаго. Актуальные вопросы генетики, радиобиологии и радиоэкологии. Тезисы докладов. Дубна: ОИЯИ, 2008. С.102.
8. *Галимов Э.М.* Феномен жизни: между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. М.: Едиториал УРСС, 2001. 256 с.

ЧАДОВ Б.Ф.

Институт цитологии и генетики СО РАН,

КОНЦЕПЦИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Ч. ДАРВИНА В XXI ВЕКЕ

Чарльз Дарвин (Charles Robert Darwin, 1809-1882) (1) предложил концепцию естественного отбора в мире живого, (2) проиллюстрировал наличие отбора примерами из живой природы, (3) предложил считать происхождение новых видов результатом естественного отбора [1].

Отбор в живой природе

Существование отбора в живой природе – общепризнанный факт, хотя изредка до сих пор возникают сомнения в его реальности [2]. Наличие отбора легко показать экспериментально. Поместив в популяционный ящик для дрозофилы в равной пропорции мух трех генотипов, отличающихся цветом глаз, через несколько поколений заметим, что первоначальное соотношение мутаций изменилось в сторону одной из них. По мере дальнейшего разведения мух тенденция ещё более усилится. Может случиться, что одна или даже две мутации практически исчезнут из популяции. За динамикой процесса легко наблюдать, периодически определяя относительные частоты трех мутаций в ящике. Изменение исходной пропорции мутаций в пользу одной из них является неопровержимым доказательством наличия естественного отбора.

Отбор в неживой природе

Принцип отбора действует в неживой природе. В химии он известен как принцип Ле-Шателье, в физике как теорема Де Мопертюи. Идея отбора воплощена в теории приливной эволюции Дж. Дарвина, касающейся движения планет вокруг Солнца, внутреннему расположению частей атома, формы небесных тел. Принцип отбора сформулирован в кристаллографии А. В. Шубниковым в виде «закона геометрического отбора». Он же воплощен М. Эйгеном в теории гиперцикла, описывающей процесс формирования циклических каталитических реакций. Принцип отбора воплощается в экономике в виде закона «предложения и спроса», в принципе «проб и ошибок», отражающем мыслительную деятельность и деятельность, направленную на накопление информации. Принцип отбора демонстрирует эпистемология и лингвистика (цит. по [3]).

Форма и существование отбора в живой природе

Живой организм с момента зарождения проявляет себя как изменчивый объект. Изменчивость имеет генетический и негенетический характер. На эмбриональной стадии одни изменения не препятствуют развитию и переходят в изменчивость взрослого, другие - препятствуют развитию и заканчиваются летально. Летальный исход вследствие эмбриональной изменчивости – *первый «урожай»* естественного отбора. Второй «урожай» отбор пожинает в процессе существования взрослых особей. Снижение численности особей с одними признаками, по сравнению с особями того же вида с другими признаками – *второй «урожай»* естественного отбора. Наконец, *третий «урожай»* отбора - формирование *нормы* – единообразия особей, составляющих вид [4]. Норма – результат отсеивания *во множестве поколений* отдельных вариантов спонтанной изменчивости путем летальности или снижения плодовитости.

Выше перечислены все результаты отбора. Перечисление сделано с одной целью - показать, что за отбором не просматривается ничего кроме снижения объема изменчивости: от возможной (спонтанной) на всех стадиях развития до существующей во взрослом состоянии. Она называется *внутривидовым разнообразием*.

С энергетической точки зрения, варианты изменчивости – это варианты энергетической эффективности, варианты разной степени «приспособленности». В результате отбора число таких вариантов снижается до небольшого числа максимально

эффективных. Таким образом, следствиями отбора в живой природе являются: 1) *ограничение объема изменчивости* и 2) *сохранение самых эффективных вариантов*.

Роль отбора в структуризации материального мира

Ч. Дарвин сосредоточил внимание на одном следствии отбора - *сохранении самых эффективных вариантов*. На нём основана дарвиновская гипотеза видообразования. Способ решения Ч. Дарвиным сразу двух проблем (отбора и эволюции) с помощью одной гипотезы пользуется популярностью до сих пор. Второе следствие отбора - *ограничение объёма изменчивости* осталось без теоретического осмысления. Попробуем оценить этот эффект отбора. Сделаем это методом от противного: предположим, что в природе нет отбора.

Изменчивость живого в отсутствии отбора приведет к выживанию всех мыслимых уродств, доведению до живого состояния всех мыслимых нарушений генетического аппарата, производству aberrантными генотипами ещё более продвинутых aberrаций, исчезновению понятия нормы как основы облика вида, приближению облика одного вида к облику другого. Отсутствие отбора не означает неограниченной изменчивости видового генома, поэтому оснований считать, что при отсутствии отбора исчезнут границы между видами, нет. Однако биосфера из состояния иерархически соподчиненных сообществ в отсутствии отбора превратится в континуум, состоящий из незначительно отличающихся друг от друга видов. Представленную выше картину можно развить в отношении неживой природы. Следует принять к рассмотрению, однако, не современный сформированный облик неживой природы, а процесс её становления.

Существуют два ключевых фактора, исходя из которых можно объяснить устройство окружающей нас материи. Это - спонтанная изменчивость и естественный отбор. Первый обеспечивает бесконечное разнообразие (континуум) природы, второй *путем элиминации части вариантов* прокладывает границы в этом континууме – мир предстает в виде вещей. *Естественный отбор разделяет континуум разнообразия на части - отдельные вещи*. Убрав естественный отбор, мы лишаемся фактора, структурирующего мир. Сохранение в результате отбора максимально эффективных с энергетической точки зрения вариантов – пример разделения теперь уже энергетического континуума на отдельные энергетические траектории.

Таким образом, ещё не затронув вопроса об эволюции, мы приходим к выводу, что естественный отбор является фундаментальным процессом структуризации материального мира. Отбор необходим уже в процессе возникновения материи- материи в том виде, в котором она предстает перед нами, а именно, разделенной на отдельные объекты. Роль естественного отбора в процессе становления материи, безусловно, значительней роли отбора в видообразовании и эволюции. Эволюция ведь вторична по отношению к материи. До того как материи «придется решать» эволюционировать ей или не эволюционировать, она должна структурно возникнуть. А это не возможно без отбора.

Отбор как тектологический принцип

Тектология или общая теория систем - наука об организации, в том числе и об организации материи [5, 6]. Исследователь тектологии А.Л. Тахтаджан [3] считает отбор принципом тектологии. Выше уже говорилось о наличии отбора не только в живой, но и в неживой материи. Теоретически рассмотренная в предыдущем разделе функция снижения объёма изменчивости, присущая естественному отбору, с полным правом позволяет причислить отбор к принципам тектологии.

Многие исследователи также считают отбор принципом материи, однако во многом из-за уверенности в наличии связи его с эволюцией в духе Ч. Дарвина. Это видим у Б.М. Медникова в работе об основных аксиомах биологии [7], в работах У. Росс Эшби, К. Поппера, А. Рапопорта (цит. по [3]). В этой статье роль отбора в мироздании не связывается с эволюцией. *Предполагается, что роль естественного отбора состоит в его разграничительной функции в материальном мире, но не в подготовке эволюции*.

Ведет ли отбор к образованию новых видов

Роль разграничителя материальных сущностей автоматически исключает отбор из числа кандидатов на роль механизма видообразования. Действительно, объект живой материи находится в одном из двух состояний: видообразовании или отсутствии оно. Поскольку решили, что отбор неотделим от материи, он присутствует в каждом из состояний. Раз так, быть причиной только одного из состояний отбор не может. Отбор *причастен* и к видообразованию, и к отсутствию видообразования тоже. Последнее – не что иное как состояние внутривидового разнообразия. Оно также поддерживается отбором. Фактором, от которого зависит быть или не быть видообразованию, является тип изменчивости живого, с которым имеет дело отбор, а не сам отбор.

Гипотеза видообразования в присутствии отбора

Генетические исследования на дрозофиле, проведенные за последнее десятилетие, привели к обнаружению нового класса мутаций у дрозофилы [8]. Мутации, получившие название условных доминантных леталей (УДЛ), обладают набором свойств, отличающих их от обычных мутаций [9]. Среди необычных свойств УДЛ есть три свойства, заставляющие по-новому взглянуть на мутагенез в видообразовании. Это: 1) условная доминантная летальность; 2) способность переводить геном из стабильного состояния в нестабильное и 3) способность увеличивать рассеяние (диссипацию) энергии.

Полагаем, что началом процесса является подготовка особого состояния генома, разрешающего, а затем и поддерживающего процесс накопления генетических мутаций, «вылепляющих» тот или иной приспособительный признак. Особое состояние создается УДЛ - специфическими мутациями со специфическими свойствами. Без предварительной фиксации их в геноме перспективы мутаций, способных сформировать новые видовые признаки, равны нулю.

Видообразование не состоится, если каждый этап построения признака будет проверяться отбором на жизнеспособность. Обретая функциональный смысл только после завершения, недостроенные генетические конструкции будут уничтожаться. С образованием УДЛ эта проблема снимается. Иерархически сложные новации на основе УДЛ могут поэтапно строиться и перестраиваться, находясь в скрытом, недоступном для отбора виде вплоть до окончания строительства и выхода признака в «готовом» виде.

Видообразование невозможно или, по крайней мере, маловероятно при обычном темпе мутирования. С образованием УДЛ эта проблема снимается. УДЛ обеспечивают генетическую нестабильность: частичную деструкцию генома и высокий мутагенез.

Видообразование невозможно, если не будет подготовлена энергетическая почва для возникновения мутаций, увеличивающих сложность живой системы [10]. Вполне вероятно, что в процессе перестройки генома необходима свободная энергия и для запуска новых генетических и негенетических химических реакций. С образованием УДЛ эта проблема частично снимается. УДЛ обеспечивают ускорение диссипации энергии [11], а значит, возникает резерв свободной энергии. Он может быть использован во время перестройки генома.

Итак, УДЛ открывают возможность перестройки генома. Вместе с тем, они не выстраивают конкретных новых признаков. Это будут делать другие мутации. Важно отметить, что УДЛ возникают случайно в геноме, но эта случайность автоматически не переносится на строительство эволюционно значимого признака.

Способность УДЛ увеличивать диссипацию энергии порождает мотив эволюционного преобразования. *Этот мотив - компенсация возросших энергозатрат.* Живой организм из-за особого генетического дефекта ввергается в чрезвычайную ситуацию поиска всевозможных способов возмещения теряющейся энергии. Это состояние можно сравнить со стрессом. Такой мотив к эволюции имеет преимущества перед каноническим мотивом – приспособлением по Дарвину. Во-первых, активным началом в эволюции становится живой организм, а не среда. Во-вторых, процесс эволюции становится периодическим, а не постоянным, как у Ч. Дарвина. В-третьих,

комплекс изменений под названием «компенсация возросших энергозатрат» шире естественного отбора. Им может быть обеспечены и целесообразность, и *направленность*, и приспособительный характер изменений. В нем найдется место и для самого естественного отбора.

В предполагаемом процессе *компенсации возросших энергозатрат*, по всей видимости, должны быть не только генетические, но и негенетические изменения. На существование последних в процессе видообразования постоянно указывается. Не исключено, что, будучи элементом «компенсации возросших энергозатрат», негенетические изменения могут закрепиться генетически в виду особой важности для сохранения жизни особи. Если это так, средовая направленность и отсутствие случайности в эволюционном процессе получают объяснение.

Экспериментальная часть работы выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 08-04-00094.

Литература

1. *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора. Соч. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1939.
2. *Чайковский Ю.В.* Активный связной мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 726 с.
3. *Тахтаджан А.Л.* Principia tectologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: Издательство СПХФА, 2001. 121 с.
4. *Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). Москва: Наука, 1968. 451 с.
5. *Богданов А.А.* Тектология. Всеобщая организационная наука. Книги 1, 2. М. 1989.
6. Bertalanffy L. Von. General System Theory. Foundations, Development, Applications. N.Y. 1969.
7. *Медников Б. М. Н.В.* Тимофеев-Ресовский и аксиоматика теоретической биологии. Современные проблемы радиобиологии, радиоэкологии и эволюции. (под ред. В.И.Корогодина). Дубна: ОИЯИ, 2001. С.297-312.
8. *Чадов Б.Ф., Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Копыл С.А., Федорова Н.Б.* Новый класс мутаций у *Drosophila melanogaster* // Доклады РАН, 2000, Т.373, N5, С.714-717.
9. *Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Копыл С.А., Артемова Е.В., Хоцкина Е.А., Фёдорова Н.Б.* От генетики внутривидовых различий к генетике внутривидового сходства // Генетика, 2004. Т.40. №9. С. 1157-1172.
10. *Галимов Э.М.* Феномен жизни: между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. М.: Едиториал УРСС, 2001. 256 с.
11. *Чадов Б.Ф., Федорова Н.Б., Чадова Е.В., Хоцкина Е.А., Мошкин М.П., Петровский Д.В.* Изменение энергетического статуса дрозофилы в результате генетической мутации (в печати).

АНТОНЮК М.З., МАНЬКОВСЬКА О.С., БОДИЛЬОВА М.В., ТЕРНОВСЬКА Т.К.
Національний університет «Києво-Могилянська Академія» МОН України,
Україна, 04070, Київ, вул. Г. Сковороди, 2, e-mail: tern@ukma.kiev.ua

ГЕНОМНИЙ СТРЕС В ІНТРОГРЕСИВНИХ ЛІНІЯХ ЯК НАСЛІДОК ДІЇ ГАМЕТОЦИДНОЇ ХРОМОСОМИ 4S^L

Залучення чужинних генів до генофонду м'якої пшениці пов'язано перш за все з необхідністю поповнювати запас вертикальних генів стійкості до найбільш розповсюджених хвороб пшениці. Адже відомо, що, по-перше, запас власних генів стійкості у пшениці AABBDD досить обмежений, по-друге, починаючи з 1956 року роботами з геномною та хромосомною інженерією пшениці цей запас повільно, але неухильно поповнюється [1], по-третє, частина генів стійкості швидко долається патогенами через мутування їх генів авірулентності. Тому перенесення нових генів залишається задачею настільки актуальною, наскільки ж і непростою. Основна складність цього процесу полягає в тому, що ген стійкості до геному інтрогресивної пшеничної лінії потрапляє у складі цілої чужинної хромосоми чи, в кращому випадку, транслокації чужинного хроматину на пшеничну хромосому. В обох випадках в геном лінії крім гена стійкості потрапляє деякий обсяг чужинного хроматину і це призводить до певних небажаних наслідків. Перш за все, і це було встановлено ще на початку розвитку робіт з хромосомною інженерією, експресія чужинних генів, які супроводжують гени стійкості, хоча й не є ціллю трансгеноза, помітно псує всі ці властивості пшеничної лінії, які роблять її сортом, тобто продуктивність рослини, якість борошна, легкість обмолоту, висота та міцність стебла тощо. Крім того внесення у стабільний, протягом еволюції упорядкований геном хроматину, який геномом впізнається як чужий, викликає події, які сучасною генетиною мовою називаються геномним стресом і можуть пояснюватися дією будь-яких механізмів епігенетичних змін. Саме тому перенесення генів стійкості від інтрогресивних ліній до м'якої пшениці перш за все впирається у вивчення можливості редукції кількості чужинного хроматину, що включається у геном пшениці. Серед кількох механізмів, які застосовуються для такої редукції, у останні роки увагу дослідників привернули спроби використання гаметоцидних хромосом підтриби *Triticinae* як факторів, що викликають перебудову хромосом у гаметах гібридних рослин, що містять гаметоцидну хромосому. Нами вивчається потенція хромосоми 4S^L щодо можливості отримання рослин, які зберігають життєздатність та фертильність, хоча походять від гібрида з хромосомою 4S^L, проте самі її не мають.

Матеріал та методика

Для отримання гібридів у якості чоловічих компонентів схрещування використано інтрогресивні лінії *Triticum aestivum/Aegilops sharonensis*, до складу генома яких входить (шість ліній) чи не входить (чотири лінії) гаметоцидна хромосома 4S^L. Наявність чи відсутність 4S^L хромосоми було встановлено через використання молекулярно-генетичних маркерів: мікросателітних повторів з праймерами, специфічними для хромосоми 4D, та гена β -*Amy-1*, — з урахуванням картини асоціації хромосом у M1 мейозу материнських клітин пилку у гібридів досліджуваних ліній з сортом м'якої пшениці Аврора. Жіночими компонентами схрещування слугували гібриди F₁, отримані від схрещування: інтрогресивних ліній *T. aestivum/Ae. speltoides* та *T. aestivum/Ae. umbellulata* з сортом Аврора, 3 комбінації; інтрогресивних ліній *T. aestivum/Ae. speltoides* та *T. aestivum/Ae. umbellulata* одна з однією у будь-якому напрямку, 13 комбінацій; інтрогресивних ліній *T. aestivum/Ae. speltoides* та *T. aestivum/Ae. sharonensis* у будь-якому напрямку, 6 комбінацій, інтрогресивних ліній *T. aestivum/Agropyrum glaucum* с сортом м'якої пшениці Одеська 267, 2 комбінації. Гібриди, отримані від схрещування вказаних гібридів F₁ з інтрогресивними лініями, що мали (група 1) чи не мала (група 2) гаметоцидну хромосому, не мали бути одноманітними через гібридну природу жіночого компоненту схрещування. Тому

насіння F_2 збирали та піддавали аналізу від кожної рослини F_1 окремо. Вивчали три показники: фертильність рослин F_1 від схрещування перелічених гібридів з лініями *T.aestivum/Ae.sharonensis*; генотип материнських компонентів схрещування за геном β -*Amy-1* та частота передачі хромосоми $4S^1$ нащадкам; кількість хромосом у нащадків F_2 . Фертильність розраховували як відношення кількості зерен до кількості квіток на головному колосі рослини. Генотип насінин F_2 встановлювали через вивчення електрофоретичного спектру β -амілази у екстрактах з сухих насінин F_2 . Кількість насінин від кожної рослини F_1 , які аналізувалися, коливалась від наявного мінімуму (1 насінина) до 10. Для отримання екстракту використовували половинку зернини без зародку. Електрофорез виконано у нативному поліакріламідному гелі за модифікованою методикою Девіс. Кількість хромосом визначали у клітинах первинних корінців паростків, отриманих з половинок зернин з зародком.

Результати та обговорення

Метою виконаного експерименту було отримати відповідь на питання: чи можна використовувати лінії з гаметоцидною хромосомою $4S^1$ у якості індуктора хромосомних перебудов у гібридах між носіями окремих інтрогресій від різних родичів м'якої пшениці без катастрофічного впливу на фертильність гібридів першого покоління, адже за умов їх стерильності подальша робота з ними виявляється неможливою. Хромосома $4S^1$ відома дуже жорсткою дією на геном [2], і це було підтверджено нашими попередніми дослідженнями. Фертильність гібридів F_1 коливалась від 0 до 1,39 зернин на колос. Розподіл частот варіант серед сукупності всіх вимірів демонстрував різку асиметрію ($As=2,27\pm 0,12$, $t=19,3$), що позбавило нас можливості оперувати арифметичними середніми значеннями та параметричними критеріями для аналізу даних. Окремі групи рослин було охарактеризовано середніми рангами (рис. 1). Для вивчення мінливості за ознакою використано непараметричний дисперсійний аналіз Крускала-Уолліса та критерій Данна для внутрішньоконфлексного порівняння середніх рангів, адже групи були різновеликими. Досліджувалось питання, чи відрізняються середні ранги один від одного у залежності від того: 1) чи має лінія *T.aestivum/Ae.sharonensis* гаметоцидну хромосому, чи ні; 2) чи є материнський компонент схрещування гібридом між інтрогресивними лініями, чи у схрещуванні брав участь сорт м'якої пшениці; 3) які саме інтрогресивні лінії дали початок материнському компоненту схрещування. Ці питання й були чинниками, вплив яких на мінливість ознаки перевірявся (табл. 1). Загальний обсяг комплексу 426.

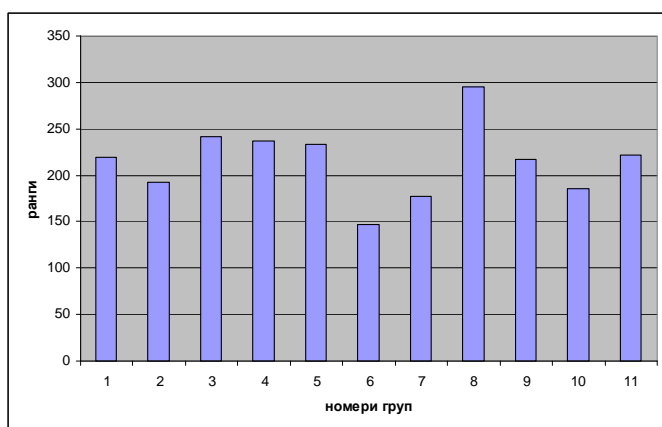


Рис. 1. Середні ранги за фертильністю гібридів різного походження. 1 – $4S^1$ у геномі присутня, 2 – $4S^1$ у геномі відсутня, 3–5 – гібриди F_1 материнського компоненту схрещування були утворені за участю тільки інтрогресивних ліній, 6–7 – гібриди F_1 материнського компоненту схрещування були утворені за

участю сортів м'якої пшениці, 8–11 – в утворенні гібридів F_1 брали участь інтрогресивні лінії різного походження.

Не виявлено розбіжностей за фертильністю між групами гібридів, які містили чи не містили хромосому $4S^1$ (табл. 1). Низьку фертильність гібридів F_1 , які несуть хромосому $4S^1$, легко пояснити загибеллю частини гамет, що не мають цієї хромосоми. Гібриди другої групи не мають гаметоцидної хромосоми, але лінії *T.aestivum/Ae.sharonensis*, які брали участь в їх утворенні, у своєму родоводі мали

гібрид AABBDS з хромосомою 4S¹. Отже, наслідки аберантних подій, які мали місце у геномі цього гібриду, діють протягом наступних поколінь навіть серед нащадків, які гаметоцидну хромосому не успадкували. Цей феномен можна назвати загальним терміном геномний стрес. Статистично значущою різницею у фертильності ($p < 0,01$) характеризувались гібриди, материнський компонент яких походив від схрещування тільки інтрогресивних ліній (групи 3–5) чи включав у родовід сорти м'якої пшениці (групи 6–7). Гібриди, до родоvodu яких увійшли сорти м'якої пшениці, характеризувались більш низькою фертильністю. При порівнянні гібридів, які вели походження від схрещування виключно інтрогресивних ліній, без участі сортів м'якої пшениці (групи 8–11) розбіжності між групами виявились також статистично значущими, хоча й на більш низькому рівні. Проте значущість різниць між груповими середніми рангами у цьому варіанті дисперсійного комплексу виявилась максимальною. Найвищою фертильністю характеризується група ліній 8, у походженні якої брали участь інтрогресивні лінії *T aestivum/Ae.sharonensis*, найнижчою – група ліній 6, в походженні якої обов'язково брали участь лінії *T aestivum/Ae.umbellulata*. Абсолютні, не рангові, значення фертильності (M_e (медіана) = 0,15 для комплексу у цілому, $M_e = 0,095$ для групи 6 та $M_e = 0,20$ для групи 8) вказують на дуже низький відсоток зав'язування насіння, хоча не було жодної комбінації схрещування, від гібридів F₁ якої нам не вдалося б отримати хоча б кілька насінин. Отже, ні наявність у геномі гібрида гаметоцидної хромосоми 4S¹, ні, у випадку її відсутності у гібриді, що його насіння досліджувалось, участь цієї хромосоми у походженні гібридного матеріалу, не призводить до повної стерильності нащадків. Проте залишається питання про частоту передачі самої гаметоцидної хромосоми нащадкам гібридів F₁, які мали різну конституцію стосовно цієї хромосоми.

Таблиця 1.

Результати трьох однофакторних непараметричних дисперсійних аналізів.

Джерело мінливості в кожному комплексі	D	H	df	P
Наявність гаметоцидної хромосоми	15158,5	3,35	1	>0,05
Природа материнського компонента схрещування	106484	37,71	4	<0,01
Походження інтрогресивних ліній	108735,1	10,85	3	<0,05, >0.01

Для аналізу конституції гібридних рослин F₁, насіння яких від самоzapліднення ми вивчали, використали ген β -*Amy-1*, алель якого β -*Amy-S¹* є маркером наявності хромосоми 4S¹ у присутності алелів β -*Amy-D1* сортів м'якої пшениці, зокрема сортів Аврора та Одеська 267. Вивчали нащадків тільки тих гібридів F₁, які запилювались лінією з гаметоцидною хромосомою (група 1). Ці гібриди не мали бути одноманітними, оскільки у якості материнського компоненту схрещування для запилення використовували гібриди F₁ від схрещування інтрогресивних ліній, стійких до борошнистої роси та бурої іржі, одна з однією (групи 3–5), чи з сортом м'якої пшениці (групи 6, 7). Проте за геном β -*Amy-1* материнські компоненти всіх схрещувань мали бути β -*Amy-D1* β -*Amy-D1*, оскільки були гібридами між однаковими за цим геном генотипами. Якщо генотип гібридів F₁, встановлений за насінням F₂, відхилявся від очікуваного генотипу β -*Amy-D1* β -*Amy-S¹*, результати розщеплення насінин від такого гібрида в даній роботі не враховували.

Як наслідок гаметоцидної дії хромосоми 4S¹ серед гамет, які формують гібриди F₁, насінневих нащадків яких ми досліджуємо, в утворенні нащадків F₂ мають брати переважну участь гамети, які містять хромосому 4S¹, маркером якої в нашому дослідженні є алель β -*Amy-S¹*. За таких умов емпіричне співвідношення генотипів з різними алелями буде відхилятися від теоретично очікуваного 1:2:1 у бік збільшення гомозигот β -*Amy-S¹* β -*Amy-S¹* проти гетерозигот β -*Amy-S¹* β -*Amy-D1* та гомозигот β -*Amy-D1* β -*Amy-D1*. Насправді для низки комбінацій (табл. 2) ми маємо надлишок гетерозигот β -*Amy-S¹* β -*Amy-D1* проти обох типів гомозигот, що ніяк не може бути

пояснено з позицій переважної участі у заплідненні гамет з алелем *Amy-S¹*. Така особливість розподілу може бути пояснена тільки стабільною гетерозиготністю одного з компонентів схрещування (гібриди 81, 85, 96 та 135). Стабільна гетерозиготність лінії, яка брала участь у походженні вказаних гібридів, за геном *Amy-1* могла виникнути в процесі її створення в результаті перебудови геному за рахунок утворення транслокованих хромосом. Наявність дицентричних хромосом в геномах декількох ліній з гаметоцидною хромосомою, є певним доказом на користь нашої гіпотези виникнення неочікуваного розподілу генотипів серед насіння F₂. Іншою причиною спотворення розщеплення проти теоретично очікуваного, яку нами було досліджено раніше [3], є знижена життєздатність гамет без 4S¹ хромосоми та зигот, що походять від злиття таких гамет.

Таблиця 2.

Розщеплення за геном *β-Amy-1* серед насінневих нащадків F₂

Номер гібрида	Кількість рослин F ₁	Генотип насінини F ₂			Номер гібрида	Кількість рослин F ₁	Генотип насінини F ₂		
		DD ¹⁾	DS ¹	S ¹ S ¹			DD	DS ¹	S ¹ S ¹
81	19	1	67	22	138	5	1	9	8
85	4	0	18	4	143	4	0	18	16
88	4	0	29	11	159	6	0	14	6
96	25	12	128	45	271	6	2	32	16
93	13	2	37	28	292	9	19	39	19
135	5	1	21	6	301	5	2	18	9

¹⁾ DD = *β-Amy-D1β-Amy-D1*, DS¹ = *β-Amy-D1β-Amy-S¹1*, S¹S¹ = *β-Amy-S¹1β-Amy-S¹1*.

Контроль кількості хромосом виявив коливання серед нащадків F₂ від 39 до 43. Серед нащадків різних гібридів спостерігали такі відхилення від нативного генотипу сорту Аврора: пара дицентриків, чотири супутничні хромосоми замість двох, до чотирьох телоцентричних хромосом, дуже маленькі хромосоми, яких не буває у сорту Аврора.

Література

1. *McIntosh R.A. et al. Catalogue of gene symbols for wheat. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>*
2. Endo T.R. The gametocidal chromosome as a tool for chromosome manipulation in wheat // *Chromosome research*. – 2007. V. 15. – P. 67–75.
3. *Antonyuk M., Ternovskaya T., Vdovychenko Zh.* “Minimization of alien chromatin volume in the introgressive common wheat lines,” *Proceedings of the Tenth International Wheat Genetic Symposium, Paestivum, Italy, September, 1–6 2003*, pp. 869–871, 2003.

Резюме

Гібриди от скрещивания линий мягкой пшеницы с интрогрессиями от разных видов эгилопса и пырея с интрогрессивными линиями *T. aestivum/Ae.sharonensis*, которые содержат гаметоцидную хромосому 4S¹, дают при самоопылении жизнеспособное потомство без хромосомы 4S¹. Это может быть использовано для индукции хромосомных перестроек у интрогрессивных гибридов.

Гібриди від схрещування ліній м'якої пшениці з інтрогресіями від різних видів егілопсу та пирею з інтрогресивними лініями *T. aestivum/Ae.sharonensis*, що містять гаметоцидну хромосому 4S¹, продукують при самозапиленні життєздатних нащадків без хромосоми 4S¹. Це може бути використано для індукції хромосомних перебудов у інтрогресивних гібридів.

The hybridological analysis including the plant introgressive lines must be accompanied by the cytological control of the introgressive lines as to their stability and study of chromosome behavior in M1 of PMC in the F₁ hybrids. Otherwise, the theoretical frequencies of the

phenotype classes under segregation could not be determined correctly, which would affect the conclusion about gene number.

**БОЛЬШЕВА Н.Л., НОСОВА И.В., САМАТАДЗЕ Т.Е., ЮРКЕВИЧ О.Ю.,
ЗЕЛЕНИН А.В., МУРАВЕНКО О.В.**

*Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН,
Россия, 119991, Москва, ул. Вавилова, 32, e-mail: chrom@eimb.ru*

В-ХРОМОСОМЫ В КАРИОТИПАХ ВИДОВ СЕКЦИИ SYLLINUM РОДА LINUM

В-хромосомы, или сверхчисленные хромосомы представляют собой дополнение к основному хромосомному набору. Они характеризуются мозаичностью распределения внутри популяции, часто полностью гетерохроматинизированы, насыщены различными повторяющимися последовательностями, и, как правило, генетически инертны. В-хромосомы широко распространены в природе, и активно исследуются уже на протяжении 100 лет. Несмотря на это, происхождение и роль этих необычных элементов генома до сих пор остаются невыясненными [1-4].

При исследовании кариотипов дикорастущих льнов *L. flavum*, *L. capitatum*, *L. campanulatum*, *L. thracicum*, *L. tauricum*, *L. elegans* и *L. czernjajevii*, входящих в секцию *Syllinum* рода *Linum* (Льновые), мы обнаружили В-хромосомы. Поскольку В-хромосомы у видов рода *Linum* были выявлены впервые, мы приводим результаты их исследования с помощью различных молекулярно-цитогенетических маркеров.

Материалы и методы

Образцы семян льна были предоставлены для исследования Генным банком Института генетики растений и исследования возделываемых растений г.Гетерслебена, Германия: *L. flavum* L. образец Lin 99/89, Lin 1633/83, *L. capitatum* Kit. Ex Schultes образец Lin 1903/98, Lin 1549/78, Lin 1549/96; *L. campanulatum* L. образец Lin; *L. thracicum* Degen образец Lin 1553/82, Lin 1764/89, *L. tauricum* Willd образец Lin 1611/86, Lin 1604/80 и *L. elegans* Sprun. ex Boiss. образец Lin 1652/88. Образец *L. czernjajevii* был любезно предоставлен О. М. Оптасюк (Институт Ботаники, НАН Украины).

Методы приготовления хромосомных препаратов, дифференциального окрашивания хромосом, Ag-ЯОР окрашивания и FISH описаны ранее [5]. СМА-окрашивание проводилось по методу Швейцера [6]. Для каждого видового образца было проанализировано по 10-20 метафазных пластинок из разных растений. Изображения были получены на флуоресцентном микроскопе Olympus BX-61, оснащённом CCD-камерой Cool Snap (Roper Scientific Inc., США).

Результаты и обсуждение

При анализе хромосом дикорастущих льнов секции *Syllinum* - *L. flavum*, *L. capitatum*, *L. campanulatum*, *L. thracicum*, *L. tauricum*, *L. elegans* и *L. czernjajevii* было обнаружено, что числа хромосом в метафазных пластинках этих видов варьируют от 28 до 34. Вариабельность хромосомных чисел наблюдается как между отдельными растениями, так и в клетках индивидуальных растений.

FISH с последовательностями генов рибосомных РНК показал, что у всех 7 видов сайты генов 45S и 5S рРНК ко-локализованы в районе спутничной перетяжки одной пары хромосом. Кроме того, еще два сайта 5S рДНК локализованы в одной паре хромосом *L. czernjajevii*, а у 6 остальных видов эти два сайта локализуются в двух разных парах хромосом. В кариотипах всех 7 видов, множественные, мелкие, совместно локализованные сайты 45S и 5S рДНК выявлены также на самых маленьких (~1,5 мкм) хромосомах (рис 1).

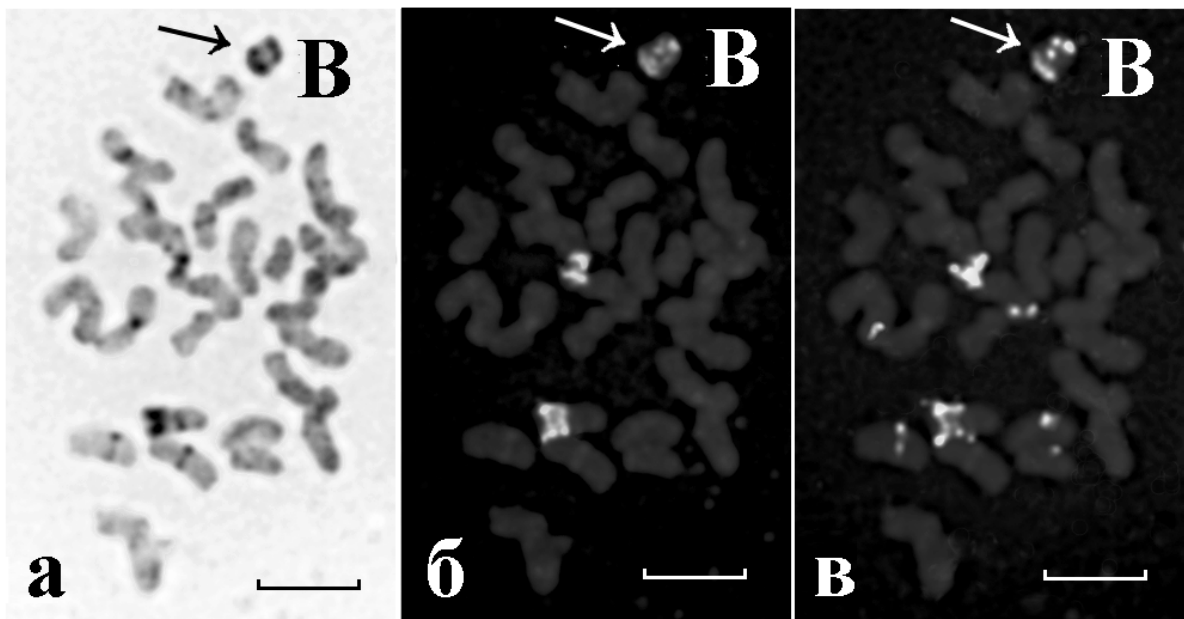


Рис. 1. FISH на хромосомах *L. elegans*. **а** – DAPI-окрашивание (негативное изображение); **б** – локализация генов 45S рРНК; **в** - локализация генов 5S рРНК. Стрелкой указана В-хромосома (**В**). Масштаб - 5 мкм.

Обнаружено, что число таких маленьких хромосом, содержащих гены рибосомных РНК, непостоянно. Внутри каждого видового образца были выявлены как растения, несущие от 1 до 6 таких хромосом, так и растения без них. В то же время число остальных хромосом набора остается постоянным и равно 28. Таким образом, было обнаружено, что хромосомные наборы 7 исследованных видов секции *Syllinum* состоят из постоянного набора хромосом (А-хромосом) и дополнительного набора (В-хромосом). Поскольку В-хромосомы у льновых были выявлены впервые, мы исследовали их структуру с помощью различных молекулярно-цитогенетических методов.

При С- дифференциальном окрашивании и окрашивании хромомицином-А₃ (СМА) В-хромосомы льнов окрашиваются интенсивнее, чем хромосомы А-набора. Выявлено, что эти В-хромосомы остаются в конденсированном состоянии на протяжении всех стадий клеточного цикла, образуя в интерфазных и профазных ядрах крупные хромоцентры, которые, как правило, располагаются на периферии ядра в значительном удалении от ядрышка. В метафазе В-хромосомы часто ассоциируют друг с другом, образуя структуры, напоминающие по форме грозди. В кариотипах исследованных видов в большинстве случаев В-хромосомы имеют сходную морфологию. Основной морфологический тип В-хромосом представляет собой субмеацентрик размером около 1.5 мкм, у которого при С-окрашивании наиболее интенсивно окрашиваются прицентромерный район и дистальный участок длинного плеча. При окрашивании СМА выявляется один интенсивно окрашивающийся сайт в середине короткого плеча и - два сайта в проксимальном и дистальном районах длинного плеча. В кариотипах *L. flavum*, *L. campanulatum*, *L. elegans*, *L. thracicum*, *L. capitatum* и *L. czernjajevii* В-хромосомы имели описанную морфологию (В-хромосомы основного морфологического типа) в 90-95% случаев. Однако в кариотипах *L. tauricum* В-хромосомы основного типа были обнаружены только в 67% случаев. Помимо В-хромосом основного типа были выявлены и другие морфологические типы В-хромосом – метацентрики, маленькие акроцентрики и точечные хромосомы.

FISH с пробой теломерного повтора *Arabidopsis* не выявил различий между А- и В-хромосомами. Сайты теломерных повторов локализируются на концах как А-, так и В-хромосом.

Поскольку FISH с пробами генов рибосомных РНК, показал, что в состав В-хромосом льнов входит 45S рДНК, мы провели окрашивание нитратом серебра для выявления транскрипционно активных генов 45S рибосомных РНК. Выявлено, что в клетках корневой меристемы всех исследованных видов нитратом серебра окрашивается лишь спутничная перетяжка одной из хромосом А-набора. В-хромосомы нитратом серебра не окрашиваются, что указывает на то, что 45S рДНК в них функционально неактивна.

Обнаруженные нами у представителей секции *Syllinum* сверхчисленные хромосомы, имеют довольно типичную для В-хромосом морфологию [1-4]. Они являются самыми маленькими хромосомами кариотипов, практически полностью состоят из гетерохроматина, и остаются конденсированными на протяжении всего клеточного цикла.

Внутри- и межиндивидуальные различия по количеству В-хромосом и структурный полиморфизм В-хромосом, выявленный у видов секции *Syllinum*, также не являются уникальными явлениями. Предполагают, что полиморфные варианты В-хромосом возникают вследствие хромосомных aberrаций, а варьирование количества В-хромосом в клетках индивида является результатом нерегулярных расхождений В-хромосом в митозе [1]. Морфологическое сходство В-хромосом у изученных видов льна, входящих в одну секцию, вероятно, является следствием их близкого родства.

Интенсивное окрашивание В-хромосом ГЦ-специфичным флуоресцентным красителем СМА обуславливается, вероятно, наличием в них большого количества генов рРНК. Наличие рибосомных генов в составе В-хромосом довольно распространенное явление. Известно, что у некоторых растений гены рибосомных РНК в В-хромосомах транскрибируются, однако, у большинства видов они функционально неактивны [1,4], как и у исследованных нами видов секции *Syllinum*. Что не вполне обычно для В-хромосом, так это ко-локализация генов 45S и 5S рРНК. Вероятно, совместная локализация генов 5S и 45S рРНК является характерной особенностью видов рода *Linum*. Ранее с помощью FISH метода нами была выявлена ко-локализация генов 5S и 45S рРНК у видов из секций *Dasilinum*, *Adenolinum*, *Stellerolinum* и *Linum*, в том числе и у культурного вида *L. usitatissimum* [5, 7, 8]. Эти результаты хорошо согласуются с данными других авторов, которые с помощью молекулярных методов показали, что у *L. usitatissimum* гены 45S рРНК расположены в единственном хромосомном локусе, где они организованы во множественные короткие блоки тандемов, перемежающиеся с другими последовательностями ДНК [9].

Выводы

1. Обнаруженные нами в кариотипах видов секции *Syllinum* В-хромосомы обладают типичными для В-хромосом свойствами. Они являются самыми маленькими хромосомами кариотипов, гетеропикнотичны, содержат гены 5S и 45S рРНК.
2. Основной хромосомный набор исследованных видов содержит 28 хромосом.

Работа поддержана грантами РФФИ 05-08-33607, 06-04-81007, 07-04-00268, 08-08-00391.

Литература

1. Jones R.N. Tansley Review No. 85. В chromosomes in plants // New Phytol. – 1995. – vol. 131, - P.411-434.
2. Camacho J.P., Sharbel T.F., Beukeboom L.W. Philos В-chromosome Evolution // Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. – 2000. – vol. 355, - P.163-178.
3. Jones N., Houben A. В chromosomes in plants: Escapees from the A chromosome genome? // Trends. Plant Sci. – 2003. – vol.8, - P.417-423.

4. Jones R. N., Viega W., Houben A. A Century of B Chromosomes in Plants: So What? //Annals of Botany – 2007. – P.1–9.
5. Muravenko O. V., Yurkevich O. Yu., Bolsheva N. L., Samatadze T. E., Nosova I. V., Zelenina D. A., Volkov A. A., Popov K. V., Zelenin A. V. Comparison of genomes of eight species of sections *Linum* and *Adenolinum* from the genus *Linum* based on chromosome banding, molecular markers and RAPD analysis // Genetica – 2009. – vol.135, P.245–255.
6. Schweizer D. Reverse fluorescent chromosome banding with chromomycin and DAPI //Chromosoma – 1976. – vol. 58, P.307-324.
7. Nosova I.V., Semenova O.Yu., Samatadze T.E., Amosova A.V., Bolsheva N.L., Zelenin A.V., Muravenko O.V. Investigation of karyotype structure and mapping of ribosomal genes on chromosomes of wild *Linum* species by FISH // Biological Membranes – 2005. – vol.22, - P.244-248.
8. Semenova O.Yu., Samatadze T.E., Zelenin A.V., and Muravenko, O.V. The Comparative Study of the Species of *Adenolinum* and *Stellerolinum* sections by Means of FISH Technique // Biological Membranes – 2006. - vol. 23, № 6, - P.453–460.
9. Agarwal M.L., Aldrich J., Agarwal A., Cullis C.A. The flax ribosomal RNA-encoding genes are arranged in tandem at a single locus interspersed by “non-rDNA” sequences // Gene, - 1992. - vol. 120, № 2, - P.151–156.

Резюме

В кариотипах *Linum flavum*, *L. capitatum*, *L. elegans*, *L.campanulatum*, *L. thracicum*, *L. tauricum* и *L. czernjajevii* выявлены маленькие, гетеропикнотичные В-хромосомы. Они содержат сайты 5S и 45S рДНК, интенсивно окрашиваются при С- и СМА-окрашивании, но не окрашиваются нитратом серебра. Установлено, что число хромосом у исследованных видов $2n=28A+0-6B$.

B-chromosomes were discovered in the karyotypes of *Linum flavum*, *L. capitatum*, *L. elegans*, *L.campanulatum*, *L. thracicum*, *L. tauricum* and *L. czernjajevii*. These B chromosomes are small and heteropicnotic, contain 5S and 45S rDNA, characterized by intensive C- and CMA staining, but they aren't stain with silver nitrate. It was determined that the chromosome number of these species is $2n=28A+0-6B$.

КАШИН А. С., МИНДУБАЕВА А. Х.

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского,
410012 Саратов, ул. Астраханская, 83, e-mail: kashinas@sgu.ru

ДИАГНОСТИКА СПОСОБНОСТИ К АПОМИКСИСУ У НЕКОТОРЫХ СОРТО- И ВИДООБРАЗЦОВ РОДА *FESTUCA* L.

Исследование биологии злаков, в особенности способа их размножения, имеет большое теоретическое и практическое значение, поскольку к злакам относятся все основные хлебные и многие кормовые растения. Знание закономерностей проявления апомиксиса в этом семействе может оказаться полезным для поисков путей и способов использования различных форм апомиксиса в селекции и семеноводстве [1-3].

Целью настоящего исследования было выявление возможности и динамики выраженности гаметофитного апомиксиса у растений ряда видов овсяниц (*Festuca* L.) семейства Poaceae. Изучение видов этого рода интересно как в прикладном, так и теоретическом аспектах.

В списке С.С. Хохлова с соавт. [4] в качестве апомиксичных указано три вида рода, а именно *F. arundinacea* Schreb., *F. pratensis* Huds. и *F. rubra* L.. Для них указана нерегулярная форма апомиксиса - споровая апомиксисия. Есть указания на то, что склонность к апомиксису проявляют и такие виды рода, как *F. valesiaca* Gaud. s. l. и *F.*

gigantea (L.) Vill. [5, 6]. В списке J. Carman [7, 8] нет ни одного вида данного рода, который бы указывался как апомиктический.

Материал и методика

В качестве материала использовали растения естественных популяций *F. pratensis* (325)¹ и *F. valesiaca* (408) из Краснокутского района (КрК) Саратовской области, *F. pratensis* из Аткарского района (454 Атк) Саратовской области и из Ростовской области (426 РСт), *F. arundinacea* (327), *F. rubra* (330) и *F. valesiaca* (463) из Озинского района (Оз) Саратовской области, *F. polesica* Zapal. из Волгоградской области (427 ВЛГ), *F. regeliana* Pavl. из Ростовской области (424 РСт), *F. altissima* All. из г. Саратова (469 Сар), *F. valesiaca* (413) из Воскресенского района (ВСк), *F. valesiaca* (411) из Пугачевского района (ПГЧ), *F. valesiaca* (457) и *F. rupicola* Neuff. (458) из Александровогайского района (АлГ), *F. rupicola* (474) и *F. rubra ssp. rubra* из Татищевского района (Тат) Саратовской области, а также сортов и популяций *F. rubra*, выращенных на территории ботанического сада СГУ: 1) сортов *ssp. rubra* Areta, Выдубецкая славная, ГБС 202, Salaspils, Tamara, Frida, Свердловская, ГБС-202, Franklin, Jasper, Киевлянка, Vitori II, ГБС- 116, 2) сортопопуляции *ssp. arenaria*, 3) сорта *ssp. commutata* Bargreen. Выбор объектов исследования в полевых условиях производили случайным образом. Число исследованных растений каждой формы в выборке варьировало от 15 до 30. Соцветия фиксировали ацетоалкоголем (1 : 3) в период массового цветения на стадии перед выбрасыванием пыльников. Часть сорто- и видопопуляций исследовали в течение 2 лет.

Для анализа пыльцы использовали методику приготовления временных глицерин–желатиновых препаратов [4], для изучения зародышевых мешков – методику ускоренного приготовления препаратов после мацерации [9] или просветления семязачатков [10]. В общей сложности было выделено и исследовано более 4500 зародышевых мешков.

Результаты и их обсуждение

Ранее (Куприянов, 1989) [11] экспериментально установлено, что пороговым уровнем степени дефектности пыльцы (СДП), косвенно указывающим на возможность у образца апомиксиса, является СДП выше 11,7 %. В пределах исследованных нами 33 сорто- и видообразцов *F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arundinacea*, *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. rupicola* и *F. regeliana* СДП варьировала в широких пределах (3,7 - 69,7 %). При этом СДП, ниже пороговой величины 11,7 %, отмечена у растений популяции *F. rubra* (330 Оз), *F. arundinacea* (327 Оз), *F. pratensis* (454 Атк), *F. rupicola* (458 АлГ) и 6 сорто- и видообразцов *F. rubra*: сорта Salaspils, Выдубецкая славная, Areta, Jasper, Frida и видообразец *ssp. arenaria*. СДП, незначительно превышающая порог 11,7 %, была обнаружена у 3 сортов *F. rubra* - ГБС 116, ГБС 202 и Vitori II - и 6 видообразцов: *F. valesiaca* (411 ПГЧ), *F. pratensis* (426 РСт), *F. polesica* (427 ВЛГ), *F. valesiaca* (457 АлГ), *F. valesiaca* (463 Оз) и *F. rupicola* (474 Тат). Средний уровень СДП (21,9 – 39,2 %) отмечен у растений популяций *F. pratensis* (325 КрК), *F. valesiaca* (413 ВСк), *F. regeliana* (424 РСт) и у 4-х сортов *F. rubra*: Киевлянка, Tamara, Bargreen и Franklin. Наконец, высокая СДП (48,3 – 69,7 %) обнаружена у растений *F. rubra* сортов Ирбитская и Свердловская, а также у видообразца, из Татищевского района.

При сравнительном исследовании СДП в одних и тех же популяциях в течение двух лет выявлено отсутствие достоверных различий в популяциях *F. valesiaca* (413 ВСк) из Воскресенского района (около 40 %) и *F. pratensis* (426 РСт) (около 13 %). В то же время в другой популяции *F. valesiaca* (457) из Александровогайского района СДП в 2008 г. была достоверно ниже, чем в 2007 г. ($7,51 \pm 0,67$ и $14,45 \pm 1,97$ %, соответственно), а в популяции *F. polesica* (427 ВЛГ), напротив, в 2008 году СДП была выше в пять раз по сравнению с 2007 годом ($67,21 \pm 1,90$ и $13,30 \pm 1,29$ %, соответственно).

¹ Здесь и далее при упоминании популяций в скобках даны их условные номера по полевому журналу и сокращение названия района или региона сборов

соответственно). Таким образом, одни популяции, причём как с высоким уровнем СДП (*F. valesiaca* (413 ВСк)), так и с уровнем СДП, близким к пограничной величине (*F. pratensis* (426 РСт)) демонстрировали стабильный уровень дефектности пыльцы, а другие – значительную динамику этого показателя по годам.

Для исследования состояния женской генеративной сферы в 2006 г. были выбраны растения популяций видов *F. pratensis* (325 КрК), *F. arundinacea* (327 Оз), *F. rubra* (Тат) и шести сортообразцов *F. rubra* (Tamara, Salaspils, Areta, Ирбитская, Свердловская, Franklin), в 2007 году – *F. valesiaca* (408 КрК), *F. valesiaca* (413 ВСк), *F. regeliana* (424 РСт), *F. pratensis* (426 РСт), *F. polesica* (427 ВЛГ), *F. valesiaca* (457 АлГ), *F. rupicola* (458 АлГ), *F. altissima* (469 Сап), в 2008 году – *F. pratensis* (426 РСт) и *F. valesiaca* (413 ВСк). Из 4534 выделенных и исследованных зародышевых мешков (ЗМ) примерно 75 % оказались зрелыми, дифференцированными. Но лишь около 1/3 из них имели типичное строение, соответствующее Polygonum-типу.

Отклонения от типичного строения ЗМ были связаны с нарушением их дифференциации, что приводило к отсутствию отдельных элементов ЗМ, ранней дегенерации тех или иных элементов или, наоборот, к наличию дополнительных элементов. Нами были отмечены ЗМ, в которых отсутствовали синергиды, яйцевой аппарат или антиподы, а в некоторых случаях происходила дегенерация яйцеклетки или всего яйцевого аппарата.

Существенную долю у растений *F. rubra* трех сортов (Areta – 62,7 %, Franklin – 63,6 % и Salaspils – 39,2 %) в 2006 – 2007 гг. составили ЗМ с признаками, которые косвенно могут указывать на возможность апомиксиса. В мегagamетофите таких растений отмечались различные отклонения от типичного строения: наличие двух яйцеклеток, двудерной яйцеклетки, яйцеклетки и полярных ядер с двумя и более ядрышками в ядре или нарушение поляризации ЗМ на ранних стадиях развития. Средний процент подобных ЗМ выявлен у растений *F. rubra* остальных трех исследованных сортообразцов (Tamara – 22,9 %, Ирбитская – 26,9 %, Свердловская – 23,8 %), а также видообразцов *F. valesiaca* (408 КрК) (33,1 %), *F. pratensis* (426 РСт) (33,0 %), *F. polesica* (427 ВЛГ) (20,8 %), *F. valesiaca* (457 АлГ) (36,1 %), *F. rupicola* (458 АлГ) (27,4 %), *F. altissima* (469 Сап) (27,7 %) и *F. rubra* (Тат) (20,9 %). Более низкий процент таких ЗМ отмечен у видообразцов *F. pratensis* (325 КрК) (9,2 %), *F. valesiaca* (413 ВСк) (13,4 %) и *F. regeliana* (424 РСт) (4,9 %). У растений двух исследованных в 2008 году видообразцов этот показатель несколько изменился по отношению к результатам исследования в 2007 г., так, у *F. valesiaca* (413 ВСк) он снизился до 1,5 %, а у *F. pratensis* (426 РСт) - до 0,7 %.

Кроме признаков, косвенно указывающих на возможность гаметофитного апомиксиса, у растений исследованных сорто и видообразцов обнаружены цитозембриологические признаки, однозначно говорящие в пользу способности этих форм к апомиктичному воспроизводству. Так развитие проэмбрио без оплодотворения (преждевременная эмбриония) с частотой встречаемости от 2,4 до 11,3 % было отмечено у растений шести видообразцов, - *F. valesiaca* (408 КрК), *F. valesiaca* (413 ВСк), *F. pratensis* (426 РСт), *F. polesica* (427 ВЛГ.), *F. valesiaca* (457 АлГ), *F. altissima* (469 Сап), - а также у растений *F. rubra* трёх сортообразцов (Tamara, Salaspils, Areta). Развитие эндосперма без оплодотворения отмечено у растений *F. rubra* сорта Salaspils (1,6 %). Развитие без оплодотворения одновременно и проэмбрио, и эндосперма отмечено у растений *F. rubra* сортов Tamara (3,2 %) и Areta (0,8 %), а также у растений сортообразцов *F. valesiaca* (413 ВСк) (2,9 %) и *F. altissima* (469 Сап) (20,7 %).

В 2008 году доля мегagamетофитов с развитием проэмбрио или эндосперма у растений *F. pratensis* (426 РСт) несколько увеличилась с 9,5 % до 13,5 %. В то же время у растений видообразца *F. valesiaca* (413 ВСк) случаев развития мегagamет без оплодотворения в этот год наблюдений не было обнаружено, а в 2007 г. доля зародышевых мешков с преждевременной эмбрионией составила 5,1 %.

Ещё одним признаком, прямо указывающим на способность растений к апомиктичному воспроизводству, является наличие в семязачатке дополнительных ЗМ разных стадий развития или апоспорических инициальных клеток.

Семязачатки с развитием апоспорических инициалей или дополнительных ЗМ отмечены у растений практически всех исследованных в 2006 – 2007 гг. сорто- и видов образцов, за исключением *F. rubra* сортов Tamara, Salaspils и Areta. При этом наблюдали: а) одновременное развитие двух ЗМ, один из которых имел эуспорическую, а второй - апоспорическую природу - у *F. rubra* сортов Ирбитская (3,8 %), Свердловская (1,1 %), Franklin (3,9 %), *F. valesiaca* (408 КрК) (4,7 %), *F. valesiaca* (413 ВСк) (8,6 %), *F. regeliana* (424 РСт) (10,4 %), *F. pratensis* (426 РСт) (9,7 %), *F. polesica* (427 ВЛГ) (11,8 %), *F. valesiaca* (457 АлГ) (8,3 %), *F. rupicola* (458 АлГ) (9,7 %), *F. altissima* (469 Сар) (1,9 %); б) наличие одной апоспорической инициальной клетки в присутствии материнской клетки мегаспор (МКМ) или тетрады мегаспор - у *F. pratensis* (325 КрК) (2,7 %), *F. arundinacea* (327 Оз) (0,6 %), *F. rupicola* (458 АлГ) (1,1 %), *F. rubra* сортов Ирбитская (8,1 %) и Свердловская (1,1 %); в) наличие апоспорических инициальных клеток в присутствии одно-, дву- или четырёхядерного ЗМ эуспорической природы - у *F. regeliana* (424 РСт) (7,7 %); г) наличие апоспорических инициальных клеток в присутствии зрелых, дифференцированных ЗМ - у *F. valesiaca* (408 КрК) (3,1 %), *F. pratensis* (426 РСт) (7,1 %), *F. polesica* (427 ВЛГ) (3,2 %), *F. valesiaca* (457 АлГ) (4,7 %), *F. rupicola* (458 АлГ) (4,1 %), *F. rubra* у видов образца из Татищевского района (3,8 %) и сортов Ирбитская (1,9 %), Свердловская (1,1 %), Franklin (4,2 %).

В 2008 году у растений двух видов *F. valesiaca* (413 ВСк) и *F. pratensis* (426 РСт) отмечено увеличение в 1,5 – 3 раза доли растений с развитием в семязачатках апоспорических инициалей и ЗМ. Например, у видов образца *F. valesiaca* (413 ВСк) доля таких семязачатков в 2007 г. составила 9,3 %, а в 2008 г. - 32,5 %. В некоторых случаях наблюдали наличие четырех, пяти и даже шести ЗМ в одной семязачатке.

По результатам исследования нет оснований говорить о том, что СДП или доля отклонений в строении мегагаметофита могут указывать на склонность формы к гаметофитному апомиксису, так как в целом: а) между показателями СДП и цитозембриологическими признаками апомиксиса, напротив, имеется хоть и слабая, но обратная корреляция ($r = -0,207$); б) между долей мегагаметофитов нетипичного строения у растений сорто- или видов образца и цитозембриологическими признаками апомиксиса, также имеется слабая обратная корреляция ($r = -0,296$).

Полученные данные в значительной степени совпадают с известными в литературе сведениями о внутривидовой изменчивости генеративных признаков *F. rubra* L. и однозначно указывают на склонность растений данного и других исследованных видов рода *Festuca* к апомиктичному размножению. При этом для *F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima* способность к гаметофитному апомиксису отмечена впервые.

Обращает на себя внимание существенная изменчивость состояния как микро- так и мегагаметофита у растений исследованных сорто- и видов образцов *Festuca*, причём как на межвидовом, так и на внутривидовом уровнях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 08-00-00319).

Литература

1. Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. Вып. 1. - М., 1967. - С. 43-105.
2. Vielle Calzada J.-Ph., Crane Ch.F., Stelly D.M. Apomixis: the asexual revolution // Science. - 1996. - Vol. 274, N 5291. - P. 1322-1323.

3. *Savidan Y.H.* Transfer of apomixis through wide crosses // *The Flowering of Apomixis: From Mechanisms to Genetic Engineering.* - Mexico: CIMMYT, IRS, Eur. Comm., 2001. - P. 153-167.
4. *Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г.* Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. - 224 с.
5. *Шишкинская Н.А., Юдакова О.И.* Репродуктивная биология дикорастущих злаков // *Известия Саратов. ун-та. Сер. Биол.* - Саратов, 2001. - С. 166 – 176.
6. *Кашин А.С., Юдакова О.И., Кочанова И.С., Полянская М.В., Миндубаева А.Х.* Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Poaceae (на примере видов флоры Саратовской области) // *Ботан. журн.* - 2009. - Т. 94, № 5. - С. 120-132.
7. *Carman J.G.* Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter.* - 1995. - № 8. - P. 39-53.
8. *Carman J.G.* Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.* - 1997. - Vol. 61. - P. 51-94.
9. *Куприянов П.Г.* Способ приготовления препаратов зародышевых мешков. А.с. № 919636 // *Бюл. изобр.* - 1982. - № 7. - С. 14.
10. *Herr J.M.* A new clearing-squash technique for the study of ovule development in angiosperms // *Amer. J. Bot.* - 1971. - Vol. 58. - P. 785-790.
11. *Куприянов П.Г.* Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989. - 160 с.

Резюме

При исследовании 33 сорто- и видообразцов рода *Festuca* L. (*F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arundinacea*, *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. rupicola*, *F. regeliana* и *F. altissima*) показано, что наибольшую склонность к гаметофитному апомиксису проявляют растения видов *F. pratensis*, *F. valesiaca*, *F. altissima*. Для *F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima* способность к гаметофитному апомиксису отмечена впервые.

Peculiarities of 33 variety and species accessions of the genus *Festuca* L. (*F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arundinacea*, *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. rupicola*, *F. regeliana* и *F. altissima*). It has been shown that the largest inclination to gametophytic apomixis manifest the plants of the species *F. pratensis*, *F. valesiaca*, *F. altissima*. For such species as *F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima* ability for gametophytic apomixis has been revealed for the first time.

При дослідженні 33-х сортових та видових зразків роду *Festuca* L. (*F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arundinacea*, *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. rupicola*, *F. regeliana* и *F. altissima*) було встановлено, що найбільшу схильність до гаметофітного апоміксису виявляють рослини видів *F. pratensis*, *F. valesiaca*, *F. altissima*. Для *F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima* схильність до гаметофітного апоміксису було виявлено вперше.

КРАВЕЦ Е.А., ЗЕЛЕНАЯ Л.Б., ЗАБАРА Е.П., НЕЧИСТИК В.В.

*Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАНУ,
Украина, 03680, Киев, ГСП-22, ул. акад.Заболотного, 148, e-mail: elkrav@online.ua*

ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРЕКРЕСТНОЙ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К УЛЬТРАФИОЛЕТУ ПУТЕМ ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН

Закаливание растений определяется как приобретение неспецифичной стойкости к неблагоприятным факторам среды. Одним из способов повышения устойчивости к

ультрафиолету является предпосевное закаливание семян путем повышения засухо- или жароустойчивости (Генкель, 1967). Для растений, выращенных из закаленных семян, характерны морфо-физиологические признаки ксероморфности, коррелирующие с их большей засухоустойчивостью и стойкостью к ультрафиолету. Полагают, что в процессе адаптации к засухе у растений модифицируется эпигенетическая программа развития. При этом, реорганизация генома, повышение нормы его изменчивости могут составлять главный механизм адаптации растений к стрессу (Кунах, 2005; и др.) Планировалось, что через выбор соответствующего способа закаливания можно внести изменения в эпигенетическую программу, обнаружить эти изменения на морфологическом, физиологическом и молекулярно-генетическом уровнях и определить корреляцию между изменениями и приобретенной стойкостью.

Материал и методы

Объект исследования – ячмень двухрядный (*Hordeum distihum* L., $2n=14$), сорта Ксанату и Джерджей. Испробовано несколько способов закаливания семян с целью индуцирования перекрестной адаптации к УФ: замачивание-подсушивание, прогревание семян, облучение УФ-В и УФ-С проростков. Последующее тестирование проростков на адаптированность проводили облучением УФ-С. После закаливания и тестирования проростки высаживали в открытый грунт, где оценивали их выживаемость, темпы развития, отбирали пробы для анатомических исследований, ПЦР-анализа, определяли уровень стерильности пыльцы. Устойчивость статолитного крахмала корневого чехлика определяли на проростках зерновок следующего поколения.

Ядерную ДНК из листьев и пыльников выделяли согласно методике, предложенной в работе (Doyle and Doyle, 1990). Состав реакционной смеси и условия проведения ПЦР соответствовали приведенным в работе (Tsumura et al., 1996). Всего в работе было использовано 7 праймеров к микросателлитным последовательностям.

Для проведения ПЦР-ПДРФ продукты амплификации подвергали обработке рестрикционными ферментами *HpaII* и *MspI*. Продукты амплификации идентифицировали в 1,7% агарозном геле с последующей окраской бромистым этидием и визуализацией в УФ свете. Статистическую обработку полученных результатов осуществляли с помощью программы “PopGen32” (Yeh and Boyle, 1997).

Результаты исследования и их обсуждение

По комплексу физиологических и морфологических признаков адаптивный ответ у обоих сортов формировался в двух вариантах обработки - при УФ-В облучении (более четкий) и после термообработки семян. Так, показано повышение устойчивости к ультрафиолету по параметрам прироста фитомассы проростков и по выживаемости растений в условиях открытого грунта. Обработка кофеином снимала эффект адаптации, очевидно, за счет блокирования репарации ДНК.

По физиологическим параметрам оба сорта характеризовались как средне-слабоустойчивые к засухе. Комплекс статолитного крахмала в корешках проростков обоих сортов оказывался более устойчивым к УФ-облучению после предоблучения и прогревания, а у с. Джерджей – и после замачивания-просушивания семян.

По совокупности анатомических характеристик листа у обработанных ультрафиолетом растений увеличивались размеры эпидермальных клеток, клетки эпидермы и паренхимы уплотнялись, размеры устьичных камер сокращались (Рис. 1). С увеличением дозы ультрафиолета (вар. УФ-В+УФ-С) возрастало число и уменьшались размеры устьиц, расположение их становилось менее упорядоченным (рис. 2).

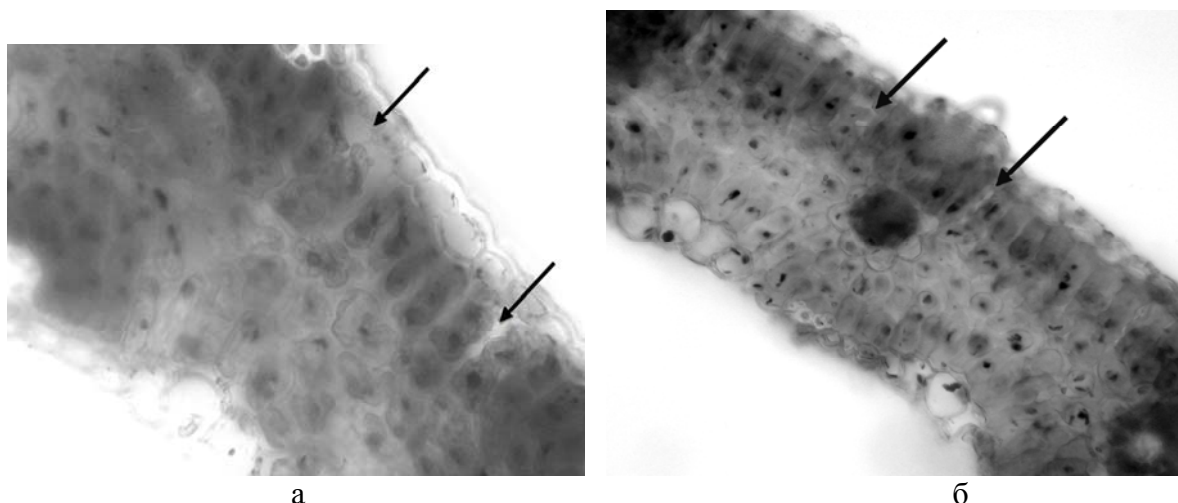


Рис.1. Сорт Ксанату. а. Контроль (Стрелками указаны подустичные камеры); б. Вариант УФ-Б – облучения (Стрелками указано сужение подустичных камер).

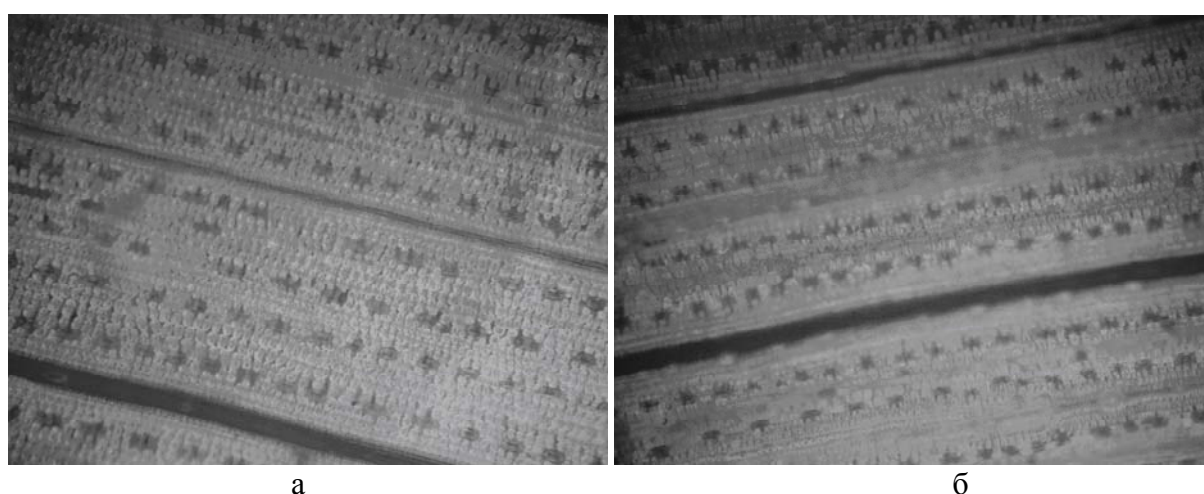


Рис.2 а. Сорт Ксанату. Топография устьиц на эпидермисе с адаксиальной стороны листа. а. Контроль; б. Варьирование размеров и плотности размещения устьиц на эпидермисе листа в варианте УФ-Б+УФ-С.

Стерильность пыльцы у сорта Ксанату в большинстве вариантов обработки семян незначительно превышала контрольные значения. Возрастание стерильности вдвое (от 3,5 до 7%) отмечено лишь в варианте с прогреванием. У сорта Джерджей стерильность пыльцы во всех вариантах возросла более существенно - вдвое, а после прогревания - втрое. УФ-С-облучение, вероятно, обнаруживало скрытые, сформированные при прогревании, повреждения в меристеме зародыша.

Одним из механизмов адаптации растений может быть реорганизация генома. С целью исследования возможных перестроек генома ячменя под влиянием УФ-облучения и термообработки семян в работе был осуществлен анализ изменчивости с помощью ДНК-маркеров к микросателлитным повторам (ISSR-PCR).

Анализ продуктов ПЦР, полученных при амплификации с 7 праймерами к микросателлитным последовательностям, показал, что общий спектр насчитывал 24 фрагмента для образцов ДНК, выделенной из вегетативной массы (листья), и 29 – выделенной из пыльников. Количество ампликонов варьировало от 2 до 9, а их размер от 200 до 1500 п.н. в зависимости от праймера.

Анализ продуктов амплификации с ДНК, выделенной из листьев. Из 7 проанализированных праймеров только с использованием 2 были получены полиморфные фрагменты. Процент полиморфизма составил для первого праймера в общем 86%, внутри каждой группы образцов этот показатель был равен значению

контрольных растений – 43%, в группе растений, подвергшихся УФ-В облучению и УФ-В+УФ-С - 57%, а для растений, семена которых прогревали, полиморфных полос выявлено не было (рис. 3 а). Сравнительный анализ фрагментов ПЦР со вторым праймером показал, что уровень полиморфизма был равен 20%, а продукт, размером 1000 п.н., отсутствовал только в спектре образцов растений, семена которых прогревали.

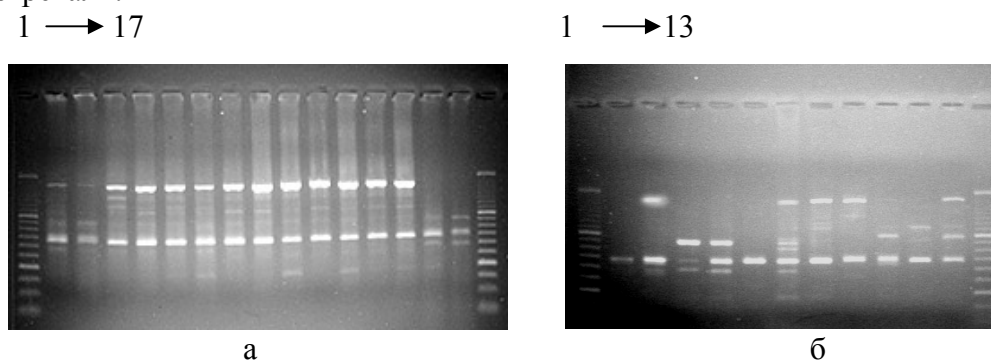


Рис. 3. Электрофореграмма продуктов амплификации с праймером 5'-GGA GAG GAG AGG AGA-3' и ДНК, выделенной из листьев (а) и пыльцы (б). А: 1, 17 – маркер молекулярных мас Gene Ruler 50 bp DNA ladder; 2 – 6 – контроль; 7 – 10 – УФ-В; 11 – 14 – УФ-В+УФ-С; 15, 16 – прогревание семян. Б: 1, 13 – маркер молекулярных мас Gene Ruler 50 bp DNA ladder; 2 – 6 – контроль; 7 – 10 – УФ-В; 11, 12 – УФ-В+УФ-С.

Поскольку 5 из 7 праймеров оказались мономорфными, был проведен ПЦР-ПДРФ анализ. С этой целью продукты амплификации были обработаны рестрикционными ферментами *HpaII* и *MspI*, что позволило обнаружить отличия в наборе фрагментов рестрикции между образцами. Так, в результате обработки продуктов амплификации с праймером 5'-(GA)₈C-3' рестриктазами были получены два спектра фрагментов, один из которых характеризовал ДНК, контрольных и подвергшихся УФ-В облучению растений, а второй - УФ-В+УФ-С и тепловой обработке. Следует отметить, что отличий между спектрами, полученными при расщеплении *HpaII* и *MspI*, не выявлено, что предполагает отсутствие отличий в уровне метилирования между проанализированными образцами.

Анализ продуктов амплификации с ДНК, выделенной из пыльцы. При использовании 2 из 7 праймеров к микросателлитным последовательностям были обнаружены отличия в спектрах продуктов ПЦР между разными образцами. Процент полиморфных фрагментов составил 86% при амплификации с праймером 5'-GGA GAG GAG AGG AGA-3' и 33% - с праймером 5'-(GA)₈TC-3'. В пределах каждой группы величина этого показателя была равной для контрольных образцов – 83% и 50%, для растений подвергнутых УФ-В – 86% и 44%, для растений УФ-В+УФ-С – 75% и 25% при использовании первого и второго праймера, соответственно (рис. 3 б). В результате проведенного ПЦР-ПДРФ анализа отличий между образцами не обнаружено.

Изменение уровня полиморфизма в группах растений, подвергшихся УФ-облучению, указывает на вероятное участие микросателлитной ДНК в механизмах адаптации ячменя к стрессовым факторам. При этом, возрастание уровня полиморфизма отмечено для ДНК, выделенной из вегетативных частей растений, а уменьшение величины этого показателя - для ДНК, выделенной из репродуктивных органов. В варианте с термообработкой семян формирование перекрестной устойчивости к ультрафиолету может быть обусловлено иными механизмами, в частности повышением нестабильности генома, связанным с формированием потенциально летальных повреждений ДНК, которые реализуются при тест-облучении.

На основании полученных результатов ПЦР-анализа были построены дендрограммы, согласно которым проанализированные образцы формируют две

группы: 1) прогревание семян; 2) контроль, УФ-В, УФ-В+УФ-С (рис. 4). Объединение в один кластер контрольных растений и растений, облученных в ультрафиолете (УФ-В+УФ-С) может свидетельствовать о приобретенной устойчивости растений, обусловленной предварительным облучением УФ-В.

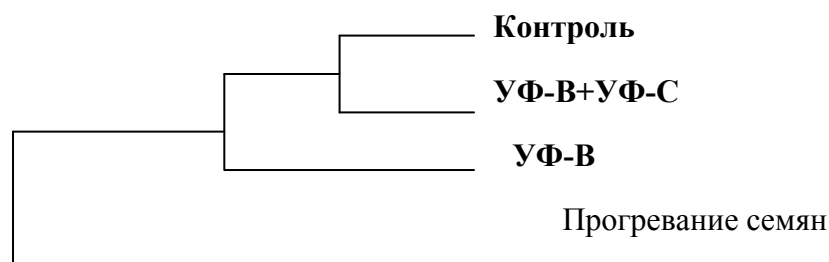


Рис. 4. Кластеризация групп растений ячменя, рассчитанная на основании результатов ПЦР-анализа.

Выводы

1. Опробованы разные способы закалки семян двух сортов ячменя с целью индуцирования перекрестной адаптации к ультрафиолету. По комплексу физиологических и морфологических признаков адаптивный ответ у обоих сортов формировался в двух вариантах обработки - при УФ-В облучения и после прогревания семян.
2. Результаты ПЦР с ISSR-маркерами указывают на изменение уровня полиморфизма ДНК в группах растений, подвергшихся УФ-облучению и вероятное участие микросателлитной ДНК в адаптации ячменя к стрессовым факторам и формировании адаптации. Возрастание уровня полиморфизма отмечено для ДНК, выделенной из листьев, а уменьшение - для ДНК, выделенной из пыльников.
3. Дендрограммы, построенные по результатам ПЦР-анализа, указывают на формирование двух групп: одной - с термообработкой семян и второй, охватывающей контроль и варианты УФ-В, УФ-В+УФ-С. Объединение последних в один кластер может свидетельствовать о приобретенной устойчивости растений, обусловленной предварительным облучением УФ-В.

Литература

1. Генкель П. А. Физиология устойчивости растительных организмов. В кн. Физиология сельскохозяйственных растений. – М.:Наука. -1967. т. 3.
2. Кунах В.А. Біотехнологія лікарських рослин. Генетичні та фізіолого-біохімічні основи. –Київ: Логос.- 2005.-723с.
3. Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // BRL Focus.-1990.-Vol. 12.-P. 13-15.
4. Tsumura Y., Ohba K., Strauss S.H. Diversity and inheritance of inter-simple sequence repeat polymorphisms in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and sugi (*Cryptomeria japonica*) // TAG.-1996.-Vol.92.-P.40-45.
5. Yeh F.C., Boyle T.J.B. Population genetic analysis of codominant and dominant markers and quantitative traits // Belg.J.Bot.-1997.-Vol.129.-P.157.

Резюме

По комплексу физиологических и морфологических признаков адаптивный ответ у исследованных сортов ячменя формировался при предоблучении ультрафиолетом и после термообработки семян. Результаты ПЦР с ISSR-маркерами указывают на вероятное участие микросателлитной ДНК в формировании адаптации ячменя к стрессовым факторам.

За комплексом фізіологічних та морфологічних ознак адаптивна відповідь у досліджених сортів ячменя формувалась за умов опромінення ультрафіолетом і після термообробки насіння. Результати ПЦР з ISSR-маркерами вказують на вірогідну участь мікросателітної ДНК у формуванні адаптації ячменя до стресових чинників.

The adaptive response of barley varieties are formed in conditions of effected of UV-B –irradiation and high temperature by the set of physiological and morphological figures. Results PCR with ISSR-markers pointed on participation of microsatellite DNA in adaptation of barley varieties to stresses.

ЛЕВИТЕС Е.В.

Институт цитологии и генетики СО РАН

Россия, 630090, Новосибирск, пр-кт Лаврентьева, 10, e-mail: levites@bionet.nsc.ru

МНОГОМЕРНОСТЬ КОДИРОВАНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ КАК ФАКТОР ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОЛОВЫХ ПОТОМСТВАХ РАСТЕНИЙ

Обнаружение у сахарной свеклы полиморфизма и специфических соотношений фенотипических классов в агамоспермных потомствах, которые согласно существующим представлениям должны быть мономорфны, позволило выдвинуть гипотезу о многомерности кодирования наследственной информации у растений. В предложенной гипотетической модели кодирование наследственной информации, записанное последовательностью нуклеотидов, рассматривается как кодирование в первом измерении (1D), а кодирование путем дифференциальной эндоредупликации отдельных районов хромосом - как кодирование во втором измерении (2D) [1, 2]. В основу модели положено следующее.

1. Известные факты неравной степени эндоредупликации различных районов одной и той же хромосомы и отсутствие тесного сцепления эндоредуплицированных участков хроматид у растений [3, 4].

2. Предположение о наличии комбинаторного процесса, заключающегося в попарной комбинации гомологичных участков хроматид, принадлежащих гомологичным хромосомам [1, 2].

3. Предположение о контакте с ядерной мембраной или ядерным матриксом сформировавшейся пары участков гомологичных хроматид; благодаря этому контакту данная пара сохраняется при последующих делениях вступающей в эмбриогенез клетки (зиготы или апозиготы) и определяет генотип зародыша по содержащимся в данной паре генам [1, 2].

Утверждение об участии какого-либо механизма в генетическом кодировании требует доказательств того, что этот механизм функционирует при образовании гамет. Существуют прямые доказательства наличия эндоредупликации в женских гаметах у растений. Известно, что в ядре яйцеклетки у *Pinus sibirica* Du Taur содержание ДНК в 16 раз превышает таковое в обычной диплоидной клетке и составляет 32С [5], а у *Ornithogalum caudatum* и *Haemantus albiflos* содержание ДНК в яйцеклетке составляет, соответственно, 4С and 3-4С [6]. Было показано, что эндоредупликационный мейоз наблюдается в женских гаметах с частотой 80 % и значительно реже (3,9 %) в мужских гаметах *Allium tuberosum* [7].

Косвенным доказательством эндоредупликации хромосом в ядре яйцеклетки служит, например, высокое содержание ДНК в зиготах у ячменя, снижающееся постепенно в ходе первых делений зиготы и достигающее диплоидного уровня на более поздних стадиях эмбриогенеза [8]. На возможность эндоредупликации

хромосом в яйцеклетках указывают косвенные данные, полученные на других клетках зародышевого мешка (синергидах, антиподах) у многих видов растений. Так, например, политенные хромосомы выявлены в синергидах у лука медвежьего (*Allium ursinum* L.) [9] и в антиподах у *Scilla bifolia* L. [10].

Это хорошо согласуется с данными, полученными и на животных. Так, например, количество ДНК в сперматозоидах у *Mesocyclops edax* в два раза больше, чем это можно было бы ожидать на основании содержания ДНК в соматических клетках диплоидных индивидуумов [11]. Диминуция (потеря) ДНК в ходе первых делений эмбриогенеза у Ciliata – довольно хорошо известный факт [12].

Опираясь на приведенные факты эндоредупликации хромосом в половых клетках эукариот, можно предположить, что при детерминации генотипа полового потомства, происходит выброс, диминуция излишних копий хроматид из зиготы, вступающей на путь эмбриогенеза. При диминуции потеря излишних копий участков хроматид идет случайным образом, в результате чего остающаяся в делящейся зиготе пара хроматид и, соответственно, набор содержащихся в них аллелей маркерных генов, подчиняется закономерностям комбинаторного процесса. Существует определенная вероятность того, что аллель, привнесенный в зиготу значительно меньшим по сравнению с противоположным аллелем числом хроматид, может чаще теряться в ходе комбинаторного процесса. В пользу такого предположения говорят полученные нами ранее факты отсутствия экспрессии либо отцовского, либо материнского аллеля маркерного ферментного локуса в половом (гамоспермном) потомстве (табл. 1). Эти результаты получены были при анализе семенного потомства растения (Т1), имевшего генотип *Mel-F/Mel-F* по маркерному ферментному локусу и использованного как в качестве материнского при его свободном опылении в популяции Межотненская 070, так и в качестве отцовского в скрещиваниях КНВС2-3А-24(FC) x Т-1(FF), КНВС2-3А-36(FC) x Т-1(FF), КНВС2-3А-37(FC) x Т-1(FF) (табл. 1). Маркерный локус *Mel*, контролирующий малик-фермент, имеет аллели *F*, *S* and *C*, каждый из которых с определенной частотой присутствует в сорте Межотненская 070. Соотношение фенотипических классов в семенах, завязавшихся на растении Т-1 при свободном опылении внутри сорта, дано в табл. 1. Наличие в данном потомстве семян с фенотипом *СС* указывает на отсутствие в этих семенах экспрессии материнского аллеля *Mel-F*. Это можно объяснить либо замолканием материнского аллеля, либо тем, что он был привнесен в зиготу меньшим числом хроматид. При комбинаторном процессе, сопровождающем потерю излишних хроматид, материнский аллель *Mel-F* мог быть потерян. Аналогичным образом можно объяснить отсутствие отцовского аллеля в гибридном потомстве, полученном при использовании растения Т1 в качестве опылителя. Появление среди семян, собранных с гомозиготного растения Т1(FF), семени с фенотипом *CS* говорит о том, что материнский аллель может не замолкать, а замещаться и изменяться.

Рассматриваемая здесь гипотеза позволяет предположить, что отсутствие экспрессии одного из родительских аллелей можно во многих случаях относить не к его замолканию, а к его отсутствию, возникшему в результате комбинаторного процесса. Предложенный механизм показывает путь нарушения менделевского закона единообразия гибридов первого поколения, полученных от скрещивания двух константных гомозиготных форм.

Таблица 1

Фенотипы малик-фермента в гибридных потомствах растения сахарной свеклы генотипа *Mel-F/Mel-F (FF)* [13, 14]

Анализируемые формы	Фенотипы малик-фермента (ME1)				
	CC	FC	FF	FS	CS
♀Т-1(FF) (свободное опыление)	4	5	15	14	1

♀КНВС2-3А-24(FC) x ♂T-1(FF)	1	12	17	-	-
♀КНВС2-3А-36(FC) x ♂T-1(FF)	2	22	17	-	-
♀КНВС2-3А-37(FC) x ♂T-1(FF)	2	16	15	-	-

В клетках женской и мужской генеративной сферы частота эндоредупликации – разная [7]. Такие различия могут иметь самое непосредственное отношение к проявлению родительского импринтинга и прародительского импринтинга, имеющего место при агамоспермии [15].

Геномный шок, о котором говорила Барбара МакКлинтон [16], возникающий при отдаленной гибридизации и сопровождаемый хромосомными перестройками и активацией мобильных генетических элементов, может представлять собой результат взаимного приспособления различающихся геномов к пространственной укладке в пределах одного клеточного ядра. Необходимость взаимного приспособления геномов может быть вызвана разной степенью эндоредупликации хромосом, принадлежащих разным геномам. В этом случае перемещение мобильных элементов можно рассматривать как компенсаторный процесс, благодаря которому перемещение мелких элементов позволяет сохранить расположение и нормальное функционирование крупных важных участков генома.

Многие изменения, рассматриваемые в настоящее время как эпигенетические, могут оказаться при ближайшем рассмотрении следствием изменения генетической информации в 2D и, соответственно, в 3D измерениях.

Модель многомерного кодирования наследственной информации может помочь преодолеть препятствия на пути понимания механизмов наследования приобретенных признаков. Ранее было показано, что специфические соотношения компонентов минерального питания растений льна [17] или обработка прорастающих семян пшеницы никотиновой кислотой [18] могут вызывать увеличение содержания ДНК в ядре клетки и стойкие изменения морфологических признаков растений, сохраняющиеся в течение многих поколений.

Учитывая влияние колхицина на соотношение фенотипов в агамоспермном потомстве [19] и учитывая зависимость этих соотношений от происхождения аллелей маркерного гена [15], учитывая также увеличение содержания ДНК при возникновении под действием внешних факторов стойких наследуемых изменений признаков [17, 18], а также тот факт, что репликация в целом зависит от питания и, в частности, от такого процесса как потребление сахара [20], можно говорить о том, что дифференциальную эндоредупликацию хромосом можно рассматривать как способ записи наследственной информации о приобретенных признаках.

Литература

1. Levites E.V. Sugarbeet plants produced by agamospermy as a model for studying genome structure and function in higher plants // Sugar Tech. - 2005. - vol. 7, № 2/3. - P. 67–70.
2. Levites E.V. Marker enzyme phenotype ratios in agamospermous sugarbeet progenies as a demonstration of multidimensional encoding of inherited information in plants // on-line 2007: <http://arxiv.org/abs/q-bio/0701027>
3. Cionini P.G., Cavallini A., Corsi R., Fogli M. Comparison of homologous polytene chromosome in *Phaseolus cocineus* embryo suspensor cells: morphological, autoradiographic and cytophotometric analyses // Chromosoma. - 1982. - vol. 86. - P. 383–396.
4. Carvalho G. Plant polytene chromosomes // Genet. Mol. Biol. - 2000. – vol. 23. № 4. - P. 1043-1050.

5. Ермаков И.П., Баранцева Л.М., Матвеева Н.П. Цитохимическое изучение ДНК в процессе созревания яйцеклетки и в раннем эмбриогенезе у *Pinus sibirica* Du Tour // Онтогенез. - 1981. - т. 12, № 4. - С. 339–345.
6. Морозова Е.М. Дополнительная ядерная ДНК в клетках зародышевых мешков *Haemanthus albiflos* и *Ornithogalum caudatum*. Известия АН. Серия биологическая. - 2002. - № 2. - С. 238–242.
7. Kojima A., Nagato Y. Diplosporous embryo-sac formation and the degree of diplospory in *Allium tuberosum* // Biomedical and Life Sciences. - 1992. - v. 5, № 1. - P. 72–78.
8. Mericle L.W., Mericle R.P. Nuclear DNA complement in young proembryos of barley // Mutat. Res. - 1970. - vol. 10, № 10. - P. 508–518.
9. Hasitchka-Jenschke G. Die Entwicklung der Samenanlage von *Allium ursinum* mit besonderer Berücksichtigung der endopolyploiden Kerne in Synergiden und Antipoden // Oesterr. Bot. Z. - 1957. - V. 104, № 1/2. - P. 1–24.
10. Nagl W. The polytenic antipodal cells of *Scilla bifolia*; DNA replication pattern and possibility of nuclear DNA amplification // Cytobiol. - 1976. - v. 14, № 1. - P. 165–170.
11. Rasch E.M., Wyngaard, G.A. Analysis of DNA levels during gonemery in early cleavage divisions of the freshwater copepod *Mesocyclops edax*. // Microsc. Microanal. - 1997. - v. 3. - P. 191-192.
12. Гришанин А.К., Акифьев А.П. Межпопуляционная дифференциация внутри *C.kolensis* and *C. strenuus strenuus* (Crustacea: Copepoda): доказательство на основе цитогенетических методов // Гидробиология. - 1999. - т. 417. - С. 37–42.
13. Levites E.V. Redetermination: an interesting epigenetic phenomenon associated with mitotic agamospermy in sugar beet // Sugar Tech. - 2002. - v. 4, № 3/4. - P. 137–141.
14. Levites E.V., Kirikovich S.S. Epigenetic variability of unlinked enzyme genes in agamospermous progeny of sugarbeet // Sugar Tech. - 2003. - v. 5, № 1/2. - P. 57–59.
15. Levites E.V., Kirikovich S.S., Denisova F.Sh. Expression of enzyme genes in agamospermous progenies of reciprocal hybrids of sugar beet // Sugar Tech. - 2001. - vol. 3, № 4. - P. 160–165.
16. McClintock B. The Significance of Responses of the genome to challenge // Science. - 1984. - v. 226. - P. 792–801.
17. Durrent A., Timmis J.N. Genetic control of environmentally induced changes in *Linum* // Heredity. - 1973. - v. 30, № 3. - P. 369–379.
18. Богданова Е.Д. Эпигенетическая изменчивость, индуцированная никотиновой кислотой у *Triticum aestivum* L. // Генетика. - 2003. - т. 39, № 9. - С. 1221–1227.
19. Levites E.V., Denisova F.Sh., Kirikovich S.S., Judanova S.S. (*Maletskaya S.S.*) Ratios of phenotypes at the *Adh1* locus in the apozygotic offspring in sugarbeet (C_1 generation) // Sugar Tech. - 2000. - vol. 2, № 4. - P. 26-30.
20. Riou-Khamlichi C., Menges M., Healy J.M.S., Murray J.A.H. Sugar control of the plant cell cycle: differential regulation of *Arabidopsis* D-type cyclin gene expression // Molec. Cell. Biol. - 2000. - v. 20, № 13. - P. 4513-4521.

Резюме

На основании собственных и имеющихся в литературе данных обсуждаются соотношения фенотипических классов маркерного фермента в гамоспермных (половых) потомствах сахарной свеклы и гипотеза о многомерности кодирования наследственной информации у растений.

On the base of previously published and literature data it has been discussed marker enzyme phenotype ratios in gamospermous (sexual) sugar-beet progenies and a concept of multidimensional encoding of inherited information in plants.

Е.И. МАЛЕЦКАЯ, С.С. ЮДАНОВА

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА РАЗДЕЛЬНО-СРОСТНОЦВЕТКОВОСТИ У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS* L.) ПРИ ЭПИМУТАГЕНЕЗЕ

. Признак раздельноцветковости и природа его наследования в семенных поколениях у сахарной свеклы до последнего времени остается все еще недостаточно изученным. Впервые задача по созданию одностростковых сортов в СССР была поставлена и решена в 30-х годах XX в. в связи с необходимостью снижения затрат ручного труда при возделывании фабричных посевов свеклы. В популяциях многостростковой свеклы были найдены раздельноцветковые растения (РЦ), которые послужили исходным материалом для селекции одностростковых сортов. При первом генетическом изучении РЦ признака было установлено, что этот признак наследуется в поколении F_2 по рецессивному типу [1, 2]. Однако в последующее время как в селекционных, так и в генетических экспериментах было показано, что признак – число цветков в соцветиях – характеризуется фенотипической нестабильностью и зачастую не подчиняется правилам менделеевского моногенного наследования. Некоторые исследователи в конце 1960-х годов полагали, что применение инбридинга позволит выделить из сортов популяций гомозиготные генотипы с константным РЦ признаком. Однако частота возникновения стростноцветковых (СЦ) растений в отдельных РЦ потомствах была столь высока, что говорить об их мутационном происхождении было невозможно. Далее оказалось, что нестабильность экспрессии РЦ признака присуща не только сортам-популяциям, но и инбредным линиям сахарной свеклы, а также и растениям, репродуцируемым клонально [3,4]. Рассматривая эту проблему с точки зрения сегодняшнего понимания теории наследственности, можно сделать вывод об эпигенетической природе наследования РЦ-СЦ признака у свеклы [5].

Целью данной работы было – изучение признака РЦ-СЦ у линии мсСОАН-5, обработанной 5-azaC в ряду апозиготических поколений. Под апозиготией понимается развитие эмбриона из генеративных или соматических клеток семязпочки без участия генетического материала пыльцевого родителя [8].

Материал и методы

В опыт была взята пыльцестерильная СЦ линия мсСОАН-5 селекции лаборатории популяционной генетики СО РАН, склонная к партеногенетическому (апозиготическому) способу репродукции семян. Многолетние наблюдения (с 1969 года) за этой линией не зафиксировали ни одного случая появления в ее потомствах растений РЦ фенотипа. В нашей работе для получения апозиготических семян был использован стерильный аналог линии мсСОАН-5 (ЦМС), растения которого выращивали на изолированном участке в беспыльцовом режиме. Линия мсСОАН-5, использованная в опытах для получения эпимутантов, в последние 4 поколения размножалась апозиготическим способом.

В качестве эпимутагена использовали раствор 5-азациитидина (5-azaC), ингибирующий процесс метилирования ДНК клеточными метилазами. Перед посевом семена линии мсСОАН-5 промывали в течение двух суток в проточной воде, далее их помещали в термостат и проращивали при температуре +28°C. Затем наклонувшиеся семена помещали в 0,5 мМ раствор 5-azaC на 24 часа, а контрольные семена оставляли в воде. Штеклинги выращивали в теплице, и до весны (три месяца) оставляли на яровизацию при температуре 0,+3°C, после чего высаживали в поле.

Во время цветения дважды описывали изменчивость цветоносных побегов по числу цветков в частных соцветиях – в начале периода цветения и в конце. Отмечали изменения в структуре цветочных метамеров на побегах первого и второго порядков. Число цветков в соцветиях всегда больше на ветвях первого порядка и уменьшается на

побегах второго и третьего порядков. Для описания растений по РЦ-СЦ признаку использовали следующие обозначения: если на ветвях первого порядка преобладает фракция метамеров с двумя цветками, но одновременно встречаются и одиночные цветки на побеге, то запись будет – 2₁; на этом же растении на побегах второго порядка доминируют простые метамеры с одиночными цветками, но в небольшом количестве встречаются и двуцветковые соцветия, то запись будет – 1₂. В итоге фенотип описываемого растения определяется как 2₁ - 1₂. На основе изложенного принципа классификации цветоносных побегов производится идентификация цветковых метамеров на ветвях первого и второго порядка по всей выборочной совокупности по РЦ-СЦ признаку. Растения, которые имеют цветки 2₁ - 1₂; 1₂ - 1₂; 1₂ - 1₁; 1 - 1 на побегах, относятся к РЦ фенотипам, а растения, у которых на цветоносных побегах встречаются метамеры с числом цветков 2 – 2; 2₁ – 2₁ и более относятся к СЦ фенотипам [3, 4]. Распределение растений по фенотипам описывали с помощью статистического критерия G для многопольных таблиц.

Поколения апозиготической репродукции семян в настоящей статье обозначены буквой «А» с нижнем индексом, который указывает номер поколения репродукции. Обработанные 5-азациитидином материалы обозначаются буквами “Az” с нижним индексом, обозначающим номер поколения репродукции. Так, контрольные растения не обработанные азациитидином, записывали – А₀; опытные растения, семена которых обрабатывали эпимутагеном 5- азациитидином, – А₀Аz₀. А₁- первое апозиготическое поколение контрольных растений; А₁Аz₁ – первое апозиготическое поколение, обработанное эпимутагеном и т. д. Следующие поколения экспериментальных растений репродуцировали апозиготическим способом без дальнейшей обработки 5-azaC.

Результаты и обсуждение

Опыты с 5-azaC показали, что препарат ускоряет вступление растений свеклы в фазу цветения, снижает число цветков в метамерах и повышает долю РЦ растений в СЦ материалах. У возникающих РЦ растений резко увеличивается степень ветвления побегов. У СЦ линии СОАН-5 ранее в соцветиях наблюдали до пяти цветков в клубочке, теперь же после обработки 5-azaC, при репродукции возникают РЦ-формы и число цветков в метамерах существенно снизилось [6, 7].

В таблице 1 показаны результаты идентификации контрольных и опытных растений по типам метамеров побегов и по РЦ-СЦ фенотипам.

Таблица 1.

Морфогенетическое описание цветоносных побегов по РЦ-СЦ признаку в смежных поколениях однородительской репродукции (2005-2008 гг.)

Поколение*	Фенотипы метамеров цветоносных побегов (число растений)									Итого
	СЦ**						РЦ**			
	3 ₄ -3 ₂	3 ₂ -3 ₂	3 ₂ -2 ₃	2 ₃ -2 ₃	2 ₃ -2 ₁	2 ₁ -2 ₁	2 ₁ -1 ₂	1 ₂ -1 ₂	1 ₂ -1	
А ₀	2	8	27	0	16	15	0	0	0	68
А ₁	3	10	23	9	15	19	0	0	0	79
А ₀ Аz ₀	0	2	12	0	10	27	1	3	0	55
А ₁ Аz ₁	0	0	1	0	9	25	10	10	15	70
А ₂ Аz ₂	0	1	1	0	10	17	3	4	2	38
А ₃ Аz ₃	6	0	1	1	5	46	2	1	3	65

* А₀ – исходный материал; А₀Аz₀ – исходные растения, обработанные 5-azaC (опыт); А₁ – первое апозиготическое поколение; А₁Аz₁, А₂Аz₂, А₃Аz₃ – первое, второе и третье поколение (опыт).

** Обозначение: 3₂-2₃ означает, что на центральном побеге преобладает фракция метамеров с 3^{мя} цветками, но встречаются метамеры с 2^{мя} цветками (3₂); на побегах первого порядка доминирует фракция метамеров с 2^{мя} цветками, а в миноре представлена фракция метамеров с 3^{мя} цветками (2₃).

Изучение опытных растений проводили в течении 3 поколений однородительской репродукции. Однократная обработка 5-azaC привела к достоверному повышению уровня раздельноцветковости (табл. 2).

Таблица 2.

Статистические различия по РЦ-СЦ признаку в смежных поколениях однородительской репродукции (критерий G)

Сравниваемые поколения	G _{эсп.}	G _{табл.}	df
A ₀ .и A ₀ Az ₀	21,592	16,8 (P > 0,99)	6
A ₀ Az ₀ и A ₁ Az ₁	174,756	22,5 (P > 0,999)	7
A ₁ .и A ₁ Az ₁	107,898	26,1 (P > 0,999)	8
A ₁ Az ₁ и A ₂ Az ₂	11,3	14.1 (P > 0,95)	7
A ₁ Az ₁ и A ₃ Az ₃	12,2,	15.5 (P > 0,95)	8

В опыте (A₀Az₀) появилось четыре РЦ-растения. Отметим, что за 40-летний период наблюдений за этой СЦ-линией у нее ни разу не было выявлено рц-растений. Для дальнейшего размножения отбирались семена только с рц-растений. Любопытным фактом оказалось то, что после однократного однородительского размножения (A₁Az₁) доля РЦ-растений не только сохранилась, но даже увеличилась (табл. 1). Статистическое сравнение свидетельствует о достоверности различий (табл. 2). Однако при дальнейшей однородительской репродукции доля РЦ-растений падает. После двукратного и трехкратного однородительского размножения в исследуемом материале сохранялись РЦ-формы, хотя доля их постепенно снижается: 23,7% после двукратной и 9,2% после трехкратной апозиготической репродукции (табл. 1). Различия между вариантами опытов статистически достоверны (табл. 2).

Как показывают наши экспериментальные данные, 5-azaC снижает число цветков в метамерах у всех растений, что приводит к появлению в поколении Az₀ растений РЦ-фенотипов (2₁-1₂; и 1₂-1₂; 1₂-1). Спонтанное возникновение РЦ фенотипа возможно и без применения эпимутагенов, но оно реализуется с очень низкой частотой – 5 x 10⁻⁶ [1]. Тенденция снижения числа цветков в соцветиях в поколении A₀Az₀ сохраняется и в последующих поколениях, хотя этот показатель определяется условиями выращивания. Получаемые апозиготическим способом семена имеют относительно высокий уровень однородности и всхожести. Несмотря на то, что многие исследуемые растения квалифицировали как СЦ фенотипы, но завязываемые на растениях плоды по своим технологическим свойствам ближе к однородным, чем к многократным.

Нами проведен подсчет абсолютной массы плодов в потомствах, полученных от одного растения. линии (мсСОАН 5)_{az}-35А фенотипа 2₁ – 2₁, репродуцируемых в течение 4-х лет (2004-2008 гг.). Всего было выращено 67 растений, значительная часть которых имела СЦ фенотип. У каждого из 67 растений была определена абсолютная масса плодов. Как показали подсчеты, значения абсолютной массы варьировали в выборке эпимутантных растений от 6г до 24г, составив в среднем 10,2 ± 0,19 г. Столь невысокое среднее значение абсолютной массы плодов свидетельствует, что эпимутантные растения линии (мсСОАН 5)_{aza}-35А по абсолютной массе плодов ближе к растениям РЦ, чем СЦ фенотипа. С технологической точки зрения многие СЦ растения являются скорее однородными, чем многократными.

Данная работа выполнена при поддержке Интеграционного гранта СО РАН №99 и гранта РФФИ 09-04-00092.

Литература

1. Бордонос М.Г. Характер расщепления и некоторые особенности свекловичных посадок с одноцветковыми семенами. Селекция и семеноводство, -1938.- 6: 24-27.
2. Savitsky V.F. A genetic study of monogerm characters in beet // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol., 1952. Vol.7. P.331-338.

3. *Малецкий С.И., Шавруков Ю.Н., Мелинец А.В.* Наследование признака раздельно-сростноцветковости. В кн.: Одноростковость свеклы. Эмбриология, генетика, селекция. Новосибирск: «Наука» Сибирское отделение, 1988.- С. 79 – 131.
4. *Малецкий С.И., Шавруков Ю.Н.* Генетический контроль раздельно-сростноцветковости. В кн.: Генетический контроль размножения сахарной свёклы. Новосибирск: «Наука» Сибирское отделение, 1991.- С. 50–113
5. *Малецкий С.И.* Эпигенетическая изменчивость признака раздельно-сростноцветковости у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). В кн.: Идентифицированный генофонд растений и селекция, СПб: ВИР, 2005.- С. 179–189.
6. *Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И.* Влияние эпимутагена 5-азациитидина на метамерное строение цветonoсных побегов сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). // Генетика. - 2006.- Т.42, № 7 с.939 –946.
7. *Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И.* Влияние 5-азациитидина на ветвление цветonoсных побегов сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). // Цитология и генетика.- 2006.- Т.40, № 6 с.15–20.
8. *Хохлов С.С.* Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений. В кн.: Успехи современной генетики. М.: «Наука», - 1967.- Т.1. с.43–105

Резюме

Результаты исследования показали, что обработка сростноцветковых форм растений сахарной свеклы эпимутагеном 5-azaC достоверно снижает число цветков в метамерах цветonoсных побегов. Снижение уровня сростноцветковости у исследуемой линии обнаружено нами впервые за более чем 40-летний период наблюдений. На основе линии мсСОАН-5 были получены полностью раздельноцветковые растения. После двукратного и трехкратного однородительского размножения в исследуемом материале сохранялись РЦ-формы, хотя доля их постепенно снижается.

A results of investigation showed, that 5-azaC reduce a flower number in metamere of flower stalk. A decrease of synanthly (polygerm) in this line for the first time was found during the 40 year of observation.

МАЛЕЦКИЙ С.И.

Институт цитологии и генетики СО РАН, Россия, 630090, г. Новосибирск, пр. Лаврентьева, 10, e-mail: stas@bionet.nsc.ru

ГЕНОМНЫЕ СТРЕССЫ И ПРИРОДА НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У ПОЛИПЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ.

Под полиплоидией понимается кратное (эуплоидия) или некратное (анэуплоидия) основному геному изменение числа хромосом в ядрах клеток. Среди цветковых растений полиплоидные виды составляют более 70 %, а во многих систематических группах описаны полиплоидные серии – число хромосом в соматических клетках кратно 2, 3, 4 и большему числу гаплоидных наборов. Столь широкое распространение естественных полиплоидов в природе свидетельствует, что их распространенность в природе обязана универсальному механизму, меняющему структуру геномов («геномный стресс»). Подобное понимание феномена полиплоидии позволяет рассматривать эту проблему за пределы менделеевской парадигмы наследственности. Понятие «стресс», используемое в статье, отлично от определения, введенного в научную лексику физиологом Г. Селье в 1936 г.: «стресс как состояние напряжения, возникающее у человека или животного под влиянием сильных воздействий (общая неспецифическая реакция организмов)». Понятие «стресс» в современной биологии

широко распространено, и различные биологические дисциплины интерпретируют его по-разному (Яблонка, Лэмб, 2008). В молекулярной биологии, например, под стрессом понимают реакцию клеток на тепловое воздействие: «селективное увеличение синтеза белков при тепловом стрессе» (Rieger et al., 1991). В физиологии растений к стрессорным относят воздействия, которые нарушают водный, воздушный или температурный режим роста и развития растений и т.д. В настоящем сообщении под стрессом понимается влияние химических веществ на структуры цитоскелета, ведущие к изменению ploидности геномов.

Цитоскелет и геномный стресс. Удвоение числа хромосом в клетках (или массы ДНК на ядро) может происходить либо спонтанно (например, под действием температурного или раневого стрессов), либо его можно индуцировать экспериментальным воздействием физических (рентгеновское облучение, повышенные или пониженные температуры) или химических (эфир, хлороформ и др.) факторов. В частности, в эксперименте полиплоиды у растений получают воздействиями на клетки цитоскелетных ядов (*колхицин, колцемид, нокодозол, таксол* и др.). Цитоскелет выполняют в клетках каркасную роль, а также участвует в перемещении компонентов внутри клеток. Цитоскелетные яды химически взаимодействуют с гетеродимерами молекул тубулина. «Димер тубулина может существовать в двух ... геометрических конфигурациях, называемых конформациями. В одной из таких конформаций молекулы тубулина располагаются под углом около 30° к оси микротрубочек. Есть основания полагать, что эти две кон-формации соответствуют двум различным состояниям электрической поляризации димера, возникающим вследствие того, что электрон в центре перемычек α -тубу-лин/ β - тубулин занимает в различных конформациях различные положения» (Пенроуз, 2005, с. 221). Цитоскелетные яды химически связываются с гетеродимерами тубулинов, нарушая как конформацию тубулинов, так и процессы самоорганизации микротрубочек (реакции полимеризации и деполимеризации тубулинов). После обработки клеток некоторыми из названных ядов концентрация свободных гетеродимеров тубулина резко падает, вызывая разборку микротрубочек и временную деградацию цитоскелета. При отмывании клеток от яда происходит полное восстановление как гетеродимеров тубулина, так и самого процесса сборки микротрубочек. Повреждения в цитоскелете, вызываемые ядами, затрагивают делящиеся клетки, что приводит впоследствии к наследуемым эпигенетическим изменениям на уровне органов и тканей потомков.

Миксоплоидия. Цитоскелетные яды, взаимодействуя с гетеродимерами тубулинов, не затрагивают наследственный потенциал молекул ДНК. Их воздействия на цитоскелет приводит либо к возникновению эндополиплоидных клеток, либо к многократности хромосом, а потому клеточные популяции меристем у экспериментальных растений будут представлены как диплоидными, так и тетраплоидными клетками (феномен миксоплоидии). Миксоплоидность меристемных, а затем и генеративных клеток, приводит к тому, что в семенных потомствах диплоидов можно встретить семена, клетки которых содержат разное число хромосомных наборов, кратное основному ($2x$, $3x$ и $4x$). Варибельность клеток отдельных растений по числу хромосомных наборов, а также по числу ядер в клетках, обозначают термином «эпигеномная изменчивость». Как отмечено ранее, изменения в цитоскелете клеток – пример актуализации аналоговой формы наследственности, которая, в свою очередь, относится к одному из вариантов эпигенетической наследственности у растений (Малецкий, 2008).

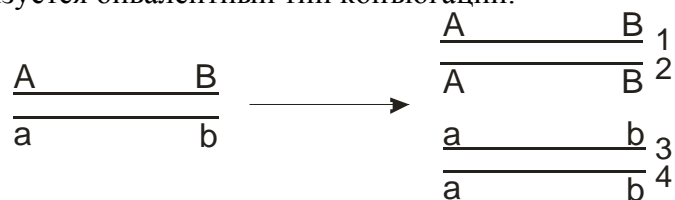
Наследование у полиплоидов. Умножение числа геномов в клетках вызывает множественную изменения на уровне целого растения. Изменчивость, наблюдаемая при автополиплоидии, связана не столько с дозовыми эффектами отдельных генов или генных ансамблей, сколько с варибельностью структур цитоскелета и веретена деления, определяющих сегрегацию хромосом. Кооперативные свойства

микротрубочек и веретена деления оказывают влияние на хромосомы (многонитчатость), не меняя уровня ploидности клеток. Цитоскелет как бы «регулируют» структуру хромосом, десинхронизируя процесс самоудвоения хроматид (формируются двух- или многохроматидные хромосомы).

Автополиплоидам, возникающих в потомствах миксоплоидных растений, имеют измененные дозы геномов и генов, присущ иной тип наследования любых альтернативных признаков (полиплоидные типы сегрегации). Известно, что у полиплоидных растений схемы наследования признаков и свойств отличается от аналогичных схем у диплоидов. Это, прежде всего, связано с множественностью гомологичных хромосом в геноме, определяющих процессы распределения хромосом в мейозе, и ведущие к новым пропорциям гено- и фенотипов потомков, отличных от пропорций этих же фено- и генотипов у диплоидных сородичей.

Как известно, первоначально было отмечено (первая треть XX в.), что у полиплоидов не выполняются менделевские правила сегрегации признаков. В дальнейшем Холдейном (Haldane, 1930) были найдены алгебраические выражения для описания сегрегации признаков при множественности гомологичных хромосом в ядрах клеток. Это теоретическое направление не получило значительного развития в рамках формальной генетики, так как сопряжено с трудностями в интерпретации получаемых в экспериментах результатов. Теоретические трудности связаны не столько с множественностью гомологичных хромосом в мейозе, сколько с нестандартностью феноменов, которые следует учитывать в теоретических моделях, и которые необходимо использовать при описании процессов при мейотических делениях в полиплоидных клетках.

Моделирование мейоза у полиплоидов. При описании мейоза в полиплоидных клетках, прежде всего, обращают внимание на образование мультивалентных ассоциаций в отличие от бивалентных ассоциаций хромосом у диплоидов. Рассмотрим в качестве примера диплоидное ядро с двумя локусами (дуплекс гетерозигота) в одной хромосоме: доминантные и рецессивные аллели этих локусов находятся в фазе притяжения (схема). При удвоении числа хромосом получаем эндотетраплоидное ядро. Перенумеруем хромосомы эндотетраплоида и примем, что в пахитене первого деления мейоза реализуется бивалентный тип конъюгации.



Число различных вариантов спаривания бивалентов в эндотетраплоидном ядре равно 6 (число сочетаний из 4 по 2), из которых в двух случаях спариваются идентичные по составу генов хромосомы. Спаривание генетически идентичных хромосом формирует «нерекомбинантные» типы хроматид, т. е. у двойной дуплекс гетерозиготы эндотетраплоида одна треть хроматид «не претерпевает рекомбинаций». У оставшихся 2/3 хромосом при спаривании в первом делении мейоза возникают как рекомбинантные, так и нерекомбинантные хроматиды. Если обозначить коэффициент рекомбинации между двумя локусами буквой r , то доля нерекомбинантных хромосом (и хроматид) для 2/3 бивалентов запишется как $2/3(1 - r)$, а доля рекомбинантных составит $2/3r$. Общая доля нерекомбинантных хромосом будет равна – $1/3 + 2/3(1 - r) = 1 - 2/3r$ (1).

Из формулы (1) следует, что доля рекомбинантных хроматид у дуплекс-гетерозиготы тетраплоида существенно ниже аналогичного показателя у диплоидов, претерпевших мейотическую рекомбинацию. Найдем ожидаемые частоты генотипов хроматид, приняв во внимание: а) оба локуса локализованы в одной хромосоме в фазе

притяжения; б) коэффициент рекомбинации максимален ($r = 0.5$). 4 хромосомных гомолога при удвоении образуют 8 хроматид (схема). В соответствии с формулой (1), 8 хроматид будут представлены в популяциях микро- и мегаспор в генотипической пропорции – $2.66AB : 1.33Ab : 1.33aB : 2.66ab$, а ожидаемые частоты генотипов хроматид будут соответствовать формуле (2):

$$\sum_{k_i=0}^2 \binom{2.66}{k_1} \binom{1.33}{k_2} \binom{1.33}{k_3} \binom{2.66}{k_4} = \binom{8}{2}, \quad (2)$$

где k_1, k_2, k_3 и k_4 – число хроматид типа генотипов AB, Ab, aB и ab соответственно.

Число хроматид различных генотипов в микро- и мегаспорах может варьировать от 0 до 2. Запишем ожидаемые генотипы рекомбинантных хроматид ($AAbb$ и $aaBB$) и формулу числа сочетаний для этих генотипов (3):

$$\binom{2.66}{0} \binom{2.66}{0} \binom{1.33}{2} \binom{1.33}{0} AAbb \text{ и } \binom{2.66}{0} \binom{2.66}{0} \binom{1.33}{0} \binom{1.33}{2} aaBB \text{ и } \binom{1.33}{2} = \frac{1.33!}{(-0.7)!2!} \quad (3)$$

Рассматривая формулу числа сочетаний (3) для рекомбинантных хроматид находим, что верхний индекс числа сочетаний дробный (1,33), а нижний индекс – превышает верхний ($2 > 1,33$), что требует подсчета факториалов от дробных (1,33!) и отрицательных чисел ($-0,7!$) (Малецкий, 1997). С точки зрения менделевских правил сегрегации генов в мейозе, подобные числа сложно принять в качестве инструмента для описания биологической реальности (частоты хроматид в тетраплоидной клетке). Говоря другими словами, кажется, что этим числам нет места на уровне тех феноменов, которые мы описываем. Однако подобные числа реально возникают при попытке оценить вероятности появления различных генотипов хроматид (и гамет) у полиплоидов.

Фенотипические эффекты полиплоидизации клеток у растений. Кратное увеличение числа хромосом у диплоидов под влиянием эпигеномных стрессов приводят к появлению полиплоидных (тетраплоидных) потомков, у которых изменены многие признаки и свойства. Прежде всего, измененными оказываются морфологические и физиологические признаки – размеры клеток, отдельных органов (листья, плоды и пр.) и реакция растений на средовые воздействия. Изменениями оказываются затронутыми и многие репродуктивные признаки растений: а) система перекрестного размножения (самонесовместимые растения становятся самосовместимыми); б) пол цветков (совершенные цветки заменяются однополыми); г) зиготический способ репродукции семян заменяется на апозиготический (связь полиплоидии и агамоспермии); в) меняется тип развития растений (однолетность сменяется на многолетность) и др. (Stebbins, 1950; Лутков, 1966 и др.). Все указанные преобразования у полиплоидов меняют способы репродукции и наследования различных признаков, и их относят к категории эпигенетической наследственности.

Детали кооперативного взаимодействия между ядром и цитоскелетом на сегодня далеки от полной ясности. Между тем наблюдения за распределением продуктов мейоза позволяет косвенно судить о строении хромосом в материнских клетках микро- и мегаспор. В норме интерфазные хромосомы состоят из одной хроматиды, но известно примеры, когда хромосомы в клетках двух- или многохроматидные (политенные хромосомы). Например, у многих видов встречаются 2 и 4- хроматидные хромосомы (дупло–и квадруплохромосомы).

Существование многохроматидных хромосом имеет биологический смысл, так как позволяет реализовываться мейозу у гаплоидов, хотя считается, что мейоз у таких растений невозможен (это верно для клеток с монохроматидными хромосомами). Иная

ситуация складывается для гаплоидных ядер с многохроматидными хромосомами. Например, гаплоидные ядра с дупло- и квадруплохромосомами могут претерпевать одно или два мейотических деления. Это можно наблюдать по частоте встречаемости диад, триад и тетрад микроспор у гаплоидов. Созревание в цветках гаплоидов некоторого количества пыльцевых зерен и зародышевых мешков открывает возможность их семенной репродукции (Юданова, Малецкая, 2008).

Литература.

1. Лутков А.Н. Полиплоидия в эволюции и селекции растений // Экспериментальная полиплоидия в селекции растений. Наука. Новосибирск, 1966. С. 7–34.
2. Малецкий С.И. Сцепленное и несцепленное наследование генов в партеногенетических потомствах растений // Генетика. 1997. Т. 33, № 10. С. 1333–1340.
3. Малецкий С.И. Полиплоидия и аналоговая форма наследственности у растений. Збірник наукових праць. Логос, Киев, 2008. Т. 4. С. 19–24.
4. Юданова С.С., Малецкая Е.И. Особенности цветения и микроспорогенеза гаплоидных растений у сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.). // «Факторы экспериментальной эволюции организмов» Том 5. Київ: «ЛОГОС», 2008, с. 240-244.
5. Яблонка Е., Лэмб М. Эпигеном в эволюции: за пределами современного синтеза // Вісник Україн. Товар. Генетиків і Селекціонерів. 2008. Т.6. №2. С. 337-355.
6. Haldane J. Theoretical genetics of autopolyploids // J. Genet. 1930. V.32. P.359–372.
7. Rieger R., Michaelis A., Green M.M. Glossary of Genetics. Classical and Molecular. Berlin et al.: Springer Verlag, 1991. 553 p.
8. Stebbins G.L. Variation and evolution in Plants. Columbia Univ. Press, N.Y., 1950. 480 p.

The significance of genome stress and influence of cytoskeletons toxin substance on cells and formation in polyploidy plants was observed. The variability in the polyploidy plants are of the variants of epigenetic heredity.

МИХЕЕВ А.Н.

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Украина, 03143, г. Киев, ул. акад. Заболотного, 148, E-mail: mikhalex7@yahoo.com

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС

Первым прямым экспериментальным доказательством генетической детерминации радиорезистентности (ГДР) стало получение мутаций *E. coli*, приводящих к изменению радиоустойчивости. Из УФ-облученной взвеси клеток была выделена мутантная форма В/г, которая по уровню радиорезистентности (РР) значительно превосходила исходный штамм. Для эукариотов в настоящее время известно несколько десятков генов, влияющих на РР, многие из них картированы. При этом показано, что по геному они расположены случайно, не образуя кластеров, т.е. для них характерна нелокализованность. Кроме этого, система ГДР обладает рядом других свойств: полигенность, рецессивность (преимущественно), неспецифичность.

Нас, прежде всего, интересует филогенетический аспект РР, поэтому крайне важно проведение исследований по сравнительной РР биологических объектов, стоящих на разных ступенях филогенетического развития и различающихся по

структурно-функциональной организации. Такого рода исследования имеют достаточно богатую историю и их результаты выразились в ряде попыток создания концепции радиотаксонов.

Диапазон варьирования РР, определяемый, например, по ЛД₅₀ достаточно широк - от нескольких Гр (млекопитающие) до нескольких тысяч Гр (бактерии, вирусы, лишайники), т.е. в пределах четырех порядков. В 1961 г. М. Терзи (по Окада, 1974) впервые попытался установить зависимость между РР и структурной организацией генома 32 видов организмов, используя эффективность инактивации генома в качестве показателя РР:

$$E = 3,7 * 10^{11} D/N,$$

где: E - эффективность инактивации;

D - доза облучения, Р;

N - молекулярная масса генома, дальтон.

В результате анализа было выделено 4 группы организмов существенно различающихся по e: 1) ($E_{cp} = 0,64$) одноцепочечные РНК- и ДНК-содержащие вирусы; 2) ($E_{cp} = 0,62 * 10^{-1}$) двуцепочечные вирусы; 3) ($E_{cp} = 1,23 * 10^{-2}$) бактерии (за исключением *Haemophilus influenzae*, попавшей во вторую группу) и гаплоидные дрожжи; 4) ($E_{cp} = 0,69 * 10^{-3}$) клетки млекопитающих, а также ди- и полиплоидные дрожжи. По мнению М. Терзи различие в эффективности инактивации выделенных групп организмов могли быть обусловлены различиями в структурной организации их генетических систем.

Дальнейшее развитие данное направление получило в работе Г. Каплана и Л. Мозеса (1964) (обративших внимание на значимую корреляцию между РР и содержанием нуклеиновых кислот, и особенно в работах А. Sparrow с соавт. (Sparrow et al., 1967). Исследуя зависимость РР (определяемую по D₀) от объема интерфазного ядра, А. Спэрроу разделил выборку из 79 организмов на восемь групп, названных им радиотаксонами, в пределах которых корреляция между D₀ и объемом интерфазного ядра составляла 0,85-0,99. Однако при этом в один и тот же радиотаксон попадали организмы, принципиально различающиеся по структурной организации генома. Например, одни вирусы, бактерии и дрожжи попали в радиотаксон 4, а другие бактерии, дрожжи и клетки млекопитающих - в радиотаксон 5. Напротив, сходные по генетической организации формы зачастую оказывались в разных радиотаксонах. Так, разные штаммы бактерии *E. coli* попали одновременно в четыре радиотаксона - с 4-го по 7-й включительно. На основании полученных результатов А. Спэрроу был вынужден прийти к заключению, что радиационная таксономия не имеет никакого отношения к биологической классификации видов и не отражает их филогенетических связей.

Разумеется, при всей очевидности связи РР с таксономическим положением организма, исследователям трудно было согласиться со столь категоричным выводом А. Спэрроу и исследования продолжались в направлении поиска более адекватных критериев оценки устойчивости организмов.

Шальнов М.И. (1977) выделил шесть радиотаксонов (по корреляции D₀ с размером генома), каждому из которых соответствовала своя регрессионная кривая с соответствующим коэффициентом K_i , имеющим размерность радиационно-химического выхода. Шальнов М.И. также обратил внимание на тот факт, что вместе с усложнением структуры генома в процессе прогрессивного филогенетического развития уменьшается радиационно-химический выход реакций, приводящих к репродуктивной гибели клетки, т.е. увеличивается надежность генетических систем. Увеличение РР при переходе от таксона к таксону вследствие усовершенствования механизмов репарации ДНК можно было охарактеризовать безразмерным множителем f_i при соответствующих каждому радиотаксону радиационно-химических выходах G_i , определяемых структурно-функциональной организацией генома. В соответствии с

этим коэффициенты K_i шести регрессионных прямых, полученные в результате произведения множителей f_i и G_i , образуют по мнению М.И. Шальнова ступени адаптивной изменчивости генома в направлении увеличения радиорезистентности. Предложенный М.И. Шальновым подход позволил ему оценить вклад, который вносят в общую резистентность генома изменение его структурно-функциональной организации совершенствование процессов ферментативной репарации. Так, по мнению М.И. Шальнова, в ходе филогенеза РР генома вследствие изменения структурно-функциональной организации выросла в 100 раз и в результате совершенствования систем ферментативной репарации - также в 100 раз (и того – в 10^4 раз).

Развивая идеи М.И. Шальнова, В.И. Корогодина (1982) ввел понятие “надежность генома” и проанализировал с точки зрения надежности геномов распределение организмов по радиотаксонам. В качестве меры надежности генома В.И. Корогодина предложил использовать величину, равную количеству энергии излучения, поглощение которой в ДНК необходимо и достаточно для появления одного элементарного повреждения. В качестве оценки надежности генома было использовано произведение D_0C , где D_0 - доза облучения при которой в каждой клетке в среднем возникает по одному летальному повреждению, а C - количество ДНК в геноме. Если D_0 выразить в Грехах, а C - в нуклеотидах, то надежность генома (K) равняется:

$$K = 3,31 \cdot 10^{-6} D_0 C \text{ (эВ)}.$$

Введение этого соотношения позволило В.И. Корогодину ответить на вопрос о связи надежности генома и его размера. Если бы K оставалась постоянной в течение всего времени филогенетических процессов, то за увеличение размера генома, который колеблется в пределах 8 порядков (от $1,3 \cdot 10^3$ пар нуклеотидов у вируса сателлита некроза табака до $2,3 \cdot 10^{11}$ п.н. у *Tradescantia virginiana*) живые организмы должны были бы “расплачиваться” пропорциональным увеличением радиочувствительности (РЧ). Однако данные радиобиологических экспериментов свидетельствуют о том, что различия в РЧ биообъектов значительно меньше, чем это можно было бы ожидать, и составляют меньше пяти порядков.

В.И. Корогодина выделил не шесть, а четыре радиотаксона, объединив 4-й и 5-й в один и отбросил 6-й из-за нерепрезентативности информации. Распределение биологических объектов по радиотаксонам хорошо соответствовало их распределению по уровням структурной организации генетических систем. Совокупность организмов, имеющих одинаковый уровень структурной организации генома В.И. Корогодина предложил назвать кариотаксоном. По мнению В.И. Корогодина надежность генома организмов первых трех кариотаксонов обусловлена в основном физико-химическими факторами - переходом от однополого строения нуклеиновых кислот (кариотаксон 1) к двуполому (кариотаксон 2), а затем к ДНК-белковому комплексу гаплоидного генома (кариотаксон 3). Резкое повышение надежности генома организмов 4-го кариотаксона обусловлено появлением механизма “диплоид-специфической” репарации. Однако, как считают Б.И. Сарапульцев и С.А. Гераськин (1993) данные о надежности полихромосомных геномов эукариот не требуют для своей интерпретации привлечения дополнительных гипотез о существовании у эукариот каких-либо особых способов повышения надежности элементарного генома. В частности, число репарируемых двойных разрывов на хромосому эукариотической клетки не превышает их количества, успешно репарируемого прокариотическими геномами. Упомянутые авторы считают, что филогенетическое развитие систем надежности элементарного генома, вероятно, полностью завершилось в рамках прокариотического генома, а высокая надежность генома эукариотических клеток обусловлена главным образом переходом к полихромосомной организации хранения генетической информации и эффектом полиплоидной защиты.

Иерархия радиотаксонов непосредственно отражает основные этапы структурной реорганизации генома в ходе прогрессивного филогенетического процесса от “голых” одно- и двуцепочечных молекул нуклеиновых кислот вирусного типа до организованных в нуклеоид и истинное ядро геномных молекул про- и эукариот. Последнее обстоятельство однозначно свидетельствует об общебиологической значимости радиотаксономии и позволяет поставить вопрос о биологическом смысле феномена радиационной устойчивости организмов.

Таким образом, радиотаксономические исследования, оставаясь в рамках радиобиологических, были достаточно плодотворными и привели к установлению связи между либо таксономическим положением и радиорезистентностью (РР), либо между физическим размером интерфазного ядра и РР (кариотаксоны). Некоторое время казалось, что эти исследования и соответствующие результаты имеют значение лишь для радиобиологии. Однако, определенная парадоксальность этих результатов, а именно факт низкой РР эукариотических организмов по сравнению с РР прокариотических организмов вынуждал радиобиологов искать решения этой проблемы, применяя молекулярно-генетические и филогенетические и методы подходы.

Фактически, радиобиологи столкнулись со вторым по степени важности радиобиологическим парадоксом, разрешение которого может иметь не только общерадиобиологическое, но и общебиологическое значение.

В связи с необходимостью разрешения указанного парадокса трудно переоценить исследования М.И.Шальнова, установившего, что параллельно филогенетически обусловленному структурно-функциональному усложнению генома шло уменьшение радиационно-химического выхода повреждений молекул нуклеиновых кислот, приводящих к инактивации облучаемого объекта. Не вдаваясь в суть механизмов, обеспечивающих уменьшение выхода повреждений (рекомбинация, ферментативная репарация, “шуба” из гистоновых белков), следует констатировать повышение надежности генетических систем в процессе прогрессивного филогенетического развития биологических систем.

От мысли об адаптивном значении высокого уровня надежности генома эукариотических организмов по отношению к действию фактора ионизирующей радиации пришлось отказаться, т.к. с момента зарождения жизни радиационный фактор варьировал максимум в пределах трех порядков и не мог обусловить разницу в РР некоторых представителей прокариотических и эукариотических организмов на четыре порядка. Не могла быть РР и следствием выработанной неспецифической устойчивости, поскольку существует также обратная зависимость между филогенетической “продвинутостью” видов и их устойчивостью к действию других экстремальных факторов. Объясняется такая закономерность тем, что прогрессивная направленность развития жизни на Земле, которая до сих пор была преобладающим направлением, приводила, преимущественно, к возникновению приспособлений, способствующих изоляции биологических объектов от действия экстремальных факторов среды (включая биотические факторы) или выработке средств, позволяющих избегать опасных средовых факторов. Иначе говоря, выработка приспособлений шла не по пути приобретения “дубовой” резистентности, а по пути приобретения высокоорганизованных поведенческих реакций (у растений, в частности, - разделение онтогенеза на активно функционирующие и пассивно переживающие неблагоприятные периоды фазы).

Таким образом, остается предположить, что надежность генома, вычисляемая, в общем виде, как произведение D_0 на объем генома (см. выше), выраженный числом нуклеотидов, характеризует, прежде всего, его способность надежно функционировать в нормальных условиях, а не радиорезистентность. Фактор спонтанной дегградации молекул нуклеиновых кислот (следствие термодинамической неустойчивости

молекулы ДНК, а также следствие ошибочности процессов репарации и репликации ДНК), сам по себе, является достаточно значимым, чтобы выступить в роли фактора филогенетической адаптации. Действительно, по надежности генома большинство эукариотических организмов намного превосходит таковую организмов прокариотических. Такое превосходство обеспечивается целой иерархической системой средств обеспечения надежности генома.

Как в процессе прогрессивного филогенетического процесса могла возникнуть целая иерархическая система, обеспечивающая надежность генома (которая, в свою очередь, как раз и обеспечила возможность прогрессивного развития)? И, вообще, что такое прогрессивный филогенетический процесс? И почему в настоящее время в биосфере сосуществуют организмы, столь сильно различающиеся между собой сложностью генетического аппарата и, соответственно, надежностью его функционирования?

Здесь, фактически, имеет место обращение (трансформация) 2-го радиобиологического парадокса. Так, если вначале казалось непонятным существование эукариотических организмов с их сравнительно низкой радиорезистентностью, то теперь неясным становится существование прокариотических организмов с их сравнительно невысоким уровнем надежности генома и его низкой информационной емкостью.

В большинстве случаев прокариотические организмы обладают высокой РР, которая в гораздо большей степени, чем у эукариотических организмов, коррелирует с высокой устойчивостью к действию других внешних экстремальных факторов физической и (или) химической природы. Минимальная способность прокариотических организмов поддерживать постоянство внутренней (внутриклеточной) среды обусловлена сравнительной примитивностью их генетического аппарата, которая, в свою очередь, обуславливает высокую устойчивость к разрушающему действию факторов внешней среды. Своеобразной "платой" за высокую и неспецифическую (универсальную) устойчивость прокариотических организмов является их неспособность поддерживать свою генетическую индивидуальность, свидетельством чего может служить высокий уровень их генетической изменчивости.

Фактически, прокариотические организмы использовали один из двух возможных путей обеспечения приспособленности к внешней среде - путь повышения устойчивости генома за счет уменьшения его физических размеров и, следовательно, уровня организованности (сложности). В противоположность этому, эукариотические организмы в процессе прогрессивного филогенетического развития использовали другую возможность - автономизацию (или избегание) от факторов внешней среды посредством приобретения сложно организованного генетического аппарата (с участием белков, которые не обладали высокой термоустойчивостью), обеспечивающего сложное поведение в разнообразных средах. Поскольку для сложного поведения необходим большой объем памяти, то необходимым условием функционирования геномов эукариотов является их высокая надежность, что достигается благодаря дублированию генетической информации и мозаичности ее расположения по негомологичным хромосомам, а также благодаря существованию систем рекомбинации и репарации. Последние два из перечисленных механизмов "унаследованы" от прокариотических организмов и составляют репарационный "фундамент" всей системы, обеспечивающей надежность функционирования генома (хранение, переработка и передача генетической информации) и на этой основе - фенома.

В конечном итоге, высокая информационная емкость генома эукариот обеспечивает широкую возможность для эпигенетической изменчивости (дифференцировки) клеток, которые, специализируясь, составили, вероятно, основу

для возникновения многоклеточных организмов, а впоследствии - многотканевых организмов. Направление же филогенетического процесса изменения генома обусловлено не только и не столько адаптивной изменчивостью и отбором форм, обладающих неспецифической РР, сколько тенденцией к увеличению информационной емкости генома и связанной с этим процессом необходимостью совершенствования генетических систем надежности для обеспечения устойчивой (точной) работы увеличивающегося в размерах генетического аппарата.

Литература

1. *Корогодин В.И.* Радиотаксоны и надежность генома // Радиобиология, 1982, Т. 22, в. 2, с. 147-154.
2. *Окада Ш.* Радиационная биохимия клетки. – М.: Мир, 1974. – 408 с.
3. *Сарапульцев Б.И., Гераськин С.И.* Генетические основы радиорезистентности и эволюция - М.: Энергоатомиздат, 1993. - 209 с.
4. *Шальнов М.И.* Ферментативная репарация ДНК и эволюция генома // Радиобиология, 1977, Т. 17, в. 5, с. 652-651.
5. *Sparrow A., Underbrink A., Sparrow R.* Chromosomes and cellular radiosensitivity. The relationship of D0 to chromosome volume and complexity in 79 different organisms // Rad. Res., 1967, v. 32, № 2, p. 101-132.

Резюме

Показана связь информационной емкости генома эукариот с потенциалом эпигенетической изменчивости. Прогрессивная эволюция генома обусловлена необходимостью увеличения информационной емкости генома и совершенствования генетических систем надежности для обеспечения устойчивой работы увеличивающегося в размерах генетического аппарата прокариотических организмов.

Показаний зв'язок інформаційної ємності генома еукаріотичних організмів з потенціалом епігенетичної мінливості. Прогресивна еволюція геному обумовлена, насамперед, необхідністю збільшення інформаційної ємності генома та вдосконалення генетичних систем надійності для забезпечення стійкої роботи генетичного апарату прокариотичних організмів, що збільшується у розмірах.

The connection of informative capacity of genome of eucaryots with potential of epigenetic changeability was shown. The progressive evolution of genome is conditioned the necessity of increase of informative capacity of genome and perfection of the genetic systems of reliability for providing of proof work of genetic apparatus of procaryotic organisms, which is increased in sizes.

РАУТИАН М.С., ТИМОФЕЕВА А.С., ВАККЕРОВ-КОУЗОВА Н.Д.

Россия, 198504, С-Петербург, Ораниенбаумское ш., 2. e-mail: mrautian@mail.ru

ВНУТРИЯДЕРНЫЕ БАКТЕРИИ *Holospora*: ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОМА, МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И КОЭВОЛЮЦИЯ С ХОЗЯЕВАМИ.

Инфузории являются хозяевами для многочисленных и разнообразных внутриклеточных бактерий. Эндобионты могут аккупировать различные компартменты клетки – поверхность, субкортикальный слой, цитоплазму, перинуклеарное пространство ядер и сами ядра. Наиболее изучены внутриядерные бактерии парамеций (gen.*Paramecium*,

Ciliophora) из рода *Holospira*. Впервые они были описаны почти 120 лет назад выходцем из Одессы, Владимиром Хавкиным (Hafkin, 1890).

Хавкин не только впервые обнаружил необыкновенные структуры к ядрам парамеций, но и правильно понял, что это бактерии, описал их жизненный цикл и дал название роду и бинарные названия трем видам. Не все его современники были столь дальновидны. Например, в 1903 г. Митрофанов опубликовал статью, где описал «хромосомы» в макронуклеусе парамеции. Сейчас доказано, что в макронуклеусе инфузорий хромосомы отсутствуют, весь геном представлен короткими фрагментами ДНК, не формирующими цитологически выявляемых хромосом (см. Gorovsky, 2004 и др.). Тем не менее, рисунки, представленные Митрофановым в публикации, не оставляют сомнений в том, что он наблюдал в ядрах *Holospira obtusa*. Современный этап в исследовании этих внутриядерных бактерий начался с переоткрытия в 1972г одного из видов: *Holospira undulata* (Осипов, Ивахнюк, 1972). Описание новых видов и детальные ультраструктурные исследования позволили дать современное описание и диагноз этого рода, сохранив за ним название *Holospira* и имя Хавкина, как первооткрывателя (Ossipov, Gromov, 1980).

В настоящее время описано девять видов *Holospira*, специфически заселяющие макро- (МА) или микронуклеусы (МИ) разных видов парамеций. Секвенирование полноразмерного гена 16S рРНК и его фрагмента для *H. obtusa* и *H. elegans* соответственно, показало, что они относятся к подотделу альфа-Протеобактерий (Ammann et al., 1990). Однако в литературе высказывались предположения о искусственном объединении в роде *Holospira* неродственных бактерий (Fokin et al., 1997). **формируя самостоятельную ветвь, рано дивергировавшую от основного ствола Rickettsia (Emelianov, 2003).**

Инфузории обладают уникальным типом организации ядерного аппарата, включающего морфологически и функционально различающиеся ядра: макро- и микронуклеусы. Внутриядерные бактерии являются не только видо-, но и ядерно специфичными: каждый вид *Holospira* обитает в определенном виде парамеций и только в одном из ядер – либо в МА, либо в МИ. Для *Holospira* характерен сложный жизненный цикл, в котором представлены две основные формы: репродуктивные (вегетативные, РФ) и инфекционные (ИФ). Популяция бактерий из зараженного ядра обычно содержит и те и другие, а также переходные формы.

Репродуктивные формы способны к делению, они попадают в дочерние ядра при делении клетки-хозяина, обеспечивая вертикальную передачу симбионта. Репродуктивные формы способны дифференцироваться в неделящиеся инфекционные формы, которые могут выводиться из клетки парамеции и заражать новых хозяев, обеспечивая, таким образом, горизонтальную передачу симбионтов (Осипов, 1981; Goertz, ///). Формирование инфекционных форм сопряжено со сложной цитодифференцировкой, включающей, в частности, значительную гипертрофию периплазматического пространства, которое у зрелой ИФ занимает до половины клетки (Осипов, 1981; Houssmann, Goertz...). После проникновения бактерий в ядро, периплазма вновь сокращается, что свидетельствует об участии II –го секреторного пути в инфекционном процессе.

В нашей лаборатории методом пульсэлектрофореза были исследованы 20 независимых изолятов, представляющие 5 разных видов *Holospira*. Геномы голоспор представлены единственной хромосомой и не содержат естественных плазмид. Размер генома варьирует у разных видов от 1,2 Мб до 2 Мб, что мало для грам-отрицательных бактерий. Показана высокая внутривидовая вариабельность геномов, что можно трактовать как результат внутригеномных рекомбинаций.

Анализ нуклеотидных последовательностей 16S рДНК для нескольких изолятов пяти ранее не исследованных видов *Holospira* показал, что они формируют компактную в эволюционном отношении группу. Полученные данные подтверждают их происхождение

внутри Альфа-Протеобактерий и показывают, что они формируют самостоятельную ветвь, рано дивергировавшую от основного ствола Rickettsia.

При сравнении последовательностей двух изолятов *Holospira undulata* было выявлено отличие по 1 нуклеотиду (из 1492). Различия между разными видами *Holospira* составляет от 3% (48 замен *H. curviuscula* vs *H. undulata*) до 1,6% (*H. undulata* vs *H. obtusa*). Среди исследованных нами видов *Holospira* был представлен один штамм *H. elegans*. Полученная нами последовательность 16S рДНК (1235 п.н.) отличалась на 1 и на 2 нуклеотида (< 0,01% и 0,015% соответственно) от последовательностей двух изолятов *H. undulata*. Сравнение полученной последовательности с небольшим фрагментом (346 п.н.) 16S рДНК *H. elegans* в BLAST показал, что этот фрагмент полностью идентичен соответствующему фрагменту нашей последовательности. Полученные данные показывают, что уровень различий между *Holospira undulata* и *H. elegans* по крайней мере на два порядка меньше уровня межвидовых различий. Это позволяет нам утверждать, что они представляют собой один вид. То, что *Holospira undulata* и *H. elegans* в действительности представляют один вид мы предполагали ранее, т.к. они выделены на основании только морфологических отличий инфекционных форм (ИФ) этих симбионтов: ИФ извитые, тогда как у *H. elegans* они прямые. В нашей коллекции линий симбионтов был представлен клон *Holospira undulata*, популяция симбионтов в котором была представлена смесью прямых и извитых ИФ бактерий. Используя метод предельных разведений, была экспериментально получена клетка *P. caudatum*, инфицированная единственной извитой формой. Процесс инфекции контролировался под микроскопом с интерференционным контрастом Номарского и хорошо документирован. Полученный от этой клетки клон первоначально содержал лишь извитые ИФ, но затем начали появляться и прямые, доля которых постепенно возрастала. Таким образом, прямые ИФ могут образовываться у обычных *H. undulata*, возможно, в результате геномных перестроек.

Построенная филогения показывает, что сестринскими парами являются *H. undulata* - *H. obtusa* и *H. acuminata* – *H. curviuscula*, микро- и макронуклеарный симбионт *P. caudatum* и микро- и макронуклеарный симбионт *P. bursaria* (рис.1). Этот результат показывает, что в исследуемом «кусте» симбиотических систем сначала сформировалась видовая специфичность партнеров, а затем, внутри вида и независимо в каждом виде хозяина дивергировали виды симбионтов, специфичные к разным ядрам – микронуклеусу и макронуклеусу.

РОДИОНОВ А.В., МАЧС Э.М., ТЮПА Н.Б., КИМ Е.С., НОСОВ Н.Н., ПУНИНА Е.О., КОРЧАГИНА Ю.Ю., КРАСИЛЬНИКОВ Е.М., КРЮКОВ А.А., РАЙКО М.П.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, ул. Проф/ Попова 2.

e-mail: avrodionov@mail.ru

ВНУТРИВИДОВАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ITS В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Основными последовательностями ядерного генома, которые используются при сравнительном исследовании ДНК растений, являются внутренние транскрибируемые спейсеры ITS1 и ITS2 генов 45S рРНК (Шнеер, 2008). Достоинства ITS как одного из основных индикаторов степени межвидовой дивергенции геномов растений определяются тем, что ITS1 и ITS2 представляют собой две быстро изменяющиеся в эволюции последовательности ДНК длиной порядка 220 п.н. каждая, окаймленные медленно эволюционирующими генами 18S-, 26S- и 5.8S-рРНК. По числу видов

растений, у которых эти последовательности секвенированы, район ITS1-5.8S-rPHK-ITS2 -наиболее исследованная последовательность эукариотического генома.

Цель нашей работы - изучение уровня и спектра внутривидовой и межвидовой изменчивости района ITS1-5.8S рДНК-ITS2 ядерных генов 45S рPHK в природных популяциях цветковых растений. В частности, мы исследовали внутривидовой и межвидовой полиморфизм ITS представителей родов *Avena*, *Anthoxanthum*, *Zingeria*, *Colpodium sensu lato*, *Poa*, *Glyceria* (Однодольные) и *Euphorbia* subsp. *Esula*, *Quillaja* (Двудольные) и некоторых других видов (Родионов и др., 2005; Носов, Родионов, 2008; Красильников, Родионов, 2008; Пунина и др., 2008 и др.).

В наших исследованиях амплификация проводилась с помощью праймеров ITS1-F, ITS5, ITS1-P и ITS4. Наши расчеты показали, что длина ITS1 у 119 представителей триб *Aveneae* и *Poeae* от мотива «TCGWGRCC» до «WTWTAA(A)TCN» варьирует от 211 (у *Trisetum youngii*) до 221 п.н. (у *Phalaris truncata*) и, в среднем, составляет 217 п.н. Среднее содержание G+C равно 60.9%. Длина ITS2 у 123 представителей триб *Aveneae* и *Poeae* от мотива «HWAAYACGCTY» до «YGYYYHGACS» варьирует от 209 (у *Poa trivialis*) до 221 п.н. (у *Vahlodea atropurpurea*, *Phalaris truncata*, *Helictotrichon asiaticum* и *Hierochloë* spp.) и, в среднем, составляет 212.7 п.н. Среднее содержание G+C равно 63.4%.

Доля GC-пар в последовательностях ITS – важная с биологической точки зрения, но мало изученная характеристика транскрибируемых спейсеров генов 45S рPHK. Важность её связана с тем, что один из механизмов регуляции работы генов эукариот связан с метилированием цитозина в последовательностях CpG и CpNpG (Ванюшин, 2005). Следствием изменения нуклеотидного состава ITS может быть изменение числа потенциально метилируемых динуклеотидов 5'-CpG-3' и 5'-CpNpG-3' в рДНК. По этой причине изменение нуклеотидного состава может влиять на физиологию генетических процессов. Кроме того, увеличение числа dC+dG пар нуклеотидов в рДНК увеличивает стабильность вторичной структуры РНК-транскрипта не только потому, что пара G:C энергетически более стабильна, чем A:U, но и потому, что G образует в РНК пару не только с C, но и с U – так называемую воббл-пару G:U – сравнимую по силе связи с таковой в паре G:C.

Гребенштейн и соавт. (Greibenstein et al., 1998), исследуя ITS-последовательности *Helictotrichon*, обнаружили корреляцию между нуклеотидным составом ITS1 и ITS2 и жизненной формой: у многолетних форм овсецов процент G+C в ITS был выше, чем у однолетних. Наши данные показывают, что, не смотря на то, что по широте вариаций % G+C однолетние и многолетние злаки триб *Aveneae* и *Poeae* не различаются, модальный класс и средний % G+C в ITS1 и ITS2 у многолетних *Aveneae* и *Poeae* действительно выше чем у однолетних. Таким образом, закономерность, обнаруженная впервые Гребенштейн и соавторами, справедлива не только для овсецов, а носит более общий характер. Причины и природа наблюдаемых корреляций между нуклеотидным составом ITS и однолетним и многолетним жизненными циклами пока не понятны, но, возможно, связаны с закономерностями накопления нуклеотидных замен в ДНК, определяемыми такими эпигенетическими механизмами регуляции работы генетического аппарата, как метилирование dC в рДНК (Ванюшин, 2006).

Распределение мутаций вдоль по длине района ITS1-5.8S рДНК-ITS2 неравномерно. Продемонстрируем это на примере мутаций, накопившихся в ходе дивергенции 25 видов рода *Avena*, у которых удается однозначно реконструировать анцестральную последовательность ITS1 и, за исключением одной позиции (149), предковую последовательность ITS2. Исследованные нами диплоидные представители *Avena* по степени сходства их ITS определенно разделились на две группы - группа ((*clauda*, *pilosa*) *ventricosa*) (геном C), ITS которых были видоспецифичны (степень сходства ITS видов этой группы была в пределах 96.5-99.5%), и группу видов с

геномом А, у которых сходство последовательностей ITS достигало 99.7-100%. Некоторые из видов с геномом А, по мнению ряда систематиков, представляют собой "таксономические виды" (фактически, эколого-географические расы), не являясь "биологическими" видами. Различие между ITS геномов А и С достигало 9-10%. У всех полиплоидов кроме *A. macrostachia* при геномном секвенировании выявляется только ITS второго типа.

Тип мутаций в ITS2, закрепившийся у современных представителей рода *Avena*, заметно отличается от мутаций, закрепившихся в ITS1. Отношение частоты транзиций к частоте трансверсий ($\check{R}=P^*/Q^*$, где P^* и Q^* - измеряемые частоты транзиций и трансверсий, соответственно) в ITS1 18:3 ($\check{R}=6$), а в ITS2 - 12:12 ($\check{R}=1$). Теоретически, частота трансверсий при равной вероятности замен и неизменяющемся GC-составе должна быть в два раза выше, чем частота транзиций ($\check{R}=0.5$), однако для многих ядерных генов эта величина находится в интервале 0.5-2 (Ней, Кумар, 2004). Причина заметных различий между ITS1 и ITS2 по индексу \check{R} остается неясной и требует дальнейших исследований.

Для того, чтобы выяснить, влияют ли мутации в ITS1 и ITS2, накопившиеся в ходе дивергенции видов *Avena*, на вторичную структуру пре-рРНК и если влияют, то какого рода изменения вторичной структуры ITS при этом происходят, мы, используя программу RNAstructure, рассчитали вероятные вторичные структуры ITS1 и ITS2 у всех исследованных видов *Avena*. При этом мы наблюдали многообразие форм ITS1 (примерно равных по минимальной свободной энергии) - вторичная структура ITS1, по-видимому, неоднозначна; возможно, она может меняться в ходе процессинга пре-рРНК.

Аналогичные закономерности выявлены нами и при исследовании ITS двудольных (на примере ITS *Euphorbia*). Генетические расстояния между видами внутри подрода *Esula* варьировали от 1 до 30%. В пределах подрода *Esula* ITS1 более изменчив, чем ITS2 (среднее р-расстояние между видами по этим последовательностям в пределах подрода 23 и 17%, соответственно). В пределах отдельных секции межвидовые различия по ITS составляли 5-17%.

Полученные данные показывают, что частота изменений нуклеотидных последовательностей в разных районах ITS различна. При дивергенции видов закрепляются преимущественно такие мутации, которые не меняют вторичной структуры пре-рРНК, то есть, на возможные (совместимые с жизнью) типы мутаций в некоторых позициях ITS наложены ограничения, связанные, по-видимому, с ролью первичной и вторичной структуры ITS в процессинге рРНК. Необходимость сохранения вторичной структуры ITS и ограничения на мутационные изменения первичной последовательности ITS связаны с процессингом пре-рРНК.

Сравнительный анализ ядерных 5.8S рРНК позволил обнаружить две характерные синапоморфии, подтверждающие раннее разделение *Poaceae* на две филогенетических ветви - на группу арундиноидных триб, называемую, обычно, кладой PACCAD (то есть, *Panicoideae-Aristidoideae-Centothecoideae-Chloridoideae-Arundinoideae-Danthonioideae*) и кладу ВЕР (*Bambusoideae-Ehrhartoideae-Pooideae*), что согласуется с представлениями, основанными на анализе хлоропластных генов (Grass Phylogeny Working Group, 2001). Последовательности 5.8S рРНК растений клады ВЕР, также как 5.8S рРНК *Joinvillea plicata* и примитивных, занимающих базальное положение на древе *Poaceae* злаков *Streptochaeta sodiroana* и *Pharus latifolius*, несут G в положении 55 и C в положении 103. У всех арундиноидных злаков в положении 55 стоит A, а в положении 103 - U. То, что две, по-видимому независимые, мутации успели накопиться в очень консервативном районе гена 5.8S рРНК у общего предка всех представителей PACCAD за время, прошедшее после разделения филогенетических ветвей предков ВЕР и PACCAD, но до дивергенции филогенетических ветвей, давших современных *Panicoideae*, *Aristidoideae*,

Centothecoideae, Chloridoideae, Arundinoideae u Danthonioideae может означать, что период существования общего предка РАССАD был очень продолжительным.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант) и Программы «Динамика генофондов».

Литература

Ванюшин Б.Ф. Энзиматическое метилирование ДНК – эпигенетический контроль за генетическими функциями клетки // Биохимия. 2005. Т. 70. № 5. С. 598–611.

Красильников Е.М., Родионов А.В. Филогенетические отношения рода *Quillaja* с другими таксонами порядков *Rosales* и *Fabales* по результатам сравнительного исследования ядерных ITS и районов *trnL-trnF* и *psbA-trnH* генома хлоропластов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Часть 3. Петрозаводск, 2008. С. 42-45.

Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика. Киев: КВІЦ. 2004. 418 с.

Носов Н.Н., Родионов А.В. Молекулярно-филогенетическое изучение взаимоотношений между некоторыми представителями рода *Poa* L. (*Poaceae*) по результатам сравнения последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 И ITS2 ядерных генов 45S Р-РНК // Ботан. Журн. 2008. Т. 93. №12

Родионов А.В., Тюпа Н.Б., Ким Е.С. и др. Геномная конституция автотетраплоидного овса *Avena macrostachya*, выявленная путем сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2: к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсюгов на ранних этапах дивергенции видов рода *Avena* // Генетика. 2005. Т. 41. N. 5. С. 646-656.

Шнеер В.С. О видоспецифичности ДНК: 50 лет спустя// Биохимия. 2007. Т.72. № 12. С. 1690 – 1699.

Grebenstein B., Roser M., Sauer W., Hemleben V. Molecular phylogenetic relationships in *Aveneae* (*Poaceae*) species and other grasses as inferred from ITS1 and ITS2 rDNA sequences // Plant Syst. Evol. 1998. Vol. 213. P. 233--250.

СИВОЛАП Ю.М,

Південний біотехнологічний центр в рослинництві УААН

Україна, 65036, Одеса, Овідіопольська дорога , 3, e-mail: genome2006@mail.ru

МІКРОЕВОЛЮЦІЯ ГЕНОМУ І СЕЛЕКЦІЯ РОСЛИН.

Селекція є могутнім фактором підвищення врожайності сільськогосподарських рослин. Рівень і ефективність селекції залежить від розвитку біологічних наук і, перш за все, генетики - науки про спадковість і її мінливість. Уявлення про мінливість і еволюцію живої природи формувалось впродовж всієї історії розвитку природознавства. Відомі роботи Емпедокла, Арістотеля, Ламарка, але засновником еволюційної теорії в біології вважається Ч. Дарвін. З часу виходу в світ чудової книги «Походження видів шляхом природного відбору» дискусії з питань еволюції набули систематичного характеру і продовжуються у наш час. Розвиток генетики дозволив поглибити розуміння процесів мінливості і доповнити еволюційні уявлення формуванням синтетичної теорії еволюції.

Мікроеволюція, сукупність еволюційних процесів, що протікають в межах окремих або суміжних популяцій виду, що приводять до зміни генетичної структури цих популяцій, виникнення відмінностей між організмами і утворення нового виду. Вважається, що мікроеволюція пов'язана з розповсюдженням на внутрішньовидовому рівні в популяції малих змін в частотах алелів серед декількох поколінь.

Традиційна селекція переважно базується на внутрішньовидовій мінливості, тому пізнання особливостей варіабельності ДНК виду має теоретичне і практичне значення.

Розмір геному. Інтеграційним показником видової мінливості є вміст ДНК в ядрі клітки. Кількість ДНК в хромосомах ядер кліток різних видів рослин варіює 1000 кратно. Вважається, що вміст ДНК в ядрі характеризує вид. В той же час, роботами М.Беннета (1,2), Е.Бойко і др (3) були показані істотні достовірні внутрішньовидові міжсорткові відмінності змісту ДНК в ядрі, які за даними останніх авторів складала для *Zea mays* 7-9%, *Secale cereale* 5-15%, *Triticum aestivum* 2-21%. Виявилось, що геном не є статичним місцем зберігання і реалізації генетичної інформації, а його структура достатньо високо динамічна навіть в межах виду

Внутрішньовидова мінливість геному отримала пояснення після робіт Р.Бріттена по кінетиці реасоціації ДНК, що дозволила виявити окремі фракції генома. В результаті аналізу вторинної структури ДНК геном еукаріот представлений у вигляді трьох фракцій, що розрізняються по кількості копій і функціям виконуваним в генетичній системі клітки. Встановлено, що фракції генома дивергували і еволюціонували з різною швидкістю. Найбільш консервативною виявилася фракція унікальної або малокопійної ДНК, до складу якої входять структурні гени. Найбільш мінливою і специфічною є фракція високих повторів, що містить мікросателіти. Оскільки основний об'єм мінливості генома доводиться на ДНК, що повторюється, Р.Бріттен запропонував розміром генома рахувати вміст ДНК в унікальній фракції. У подальшому цей підхід одержав назву «кінетичний розмір генома». Дослідження розміру генома в 70-х роках минулого століття доповнились аналізом фракцій генома і окремих генів.

Представляє безперечний інтерес виявити зв'язок між мікроеволюцією на геномному рівні і розвитком теорії і практики селекції рослин.

Унікальна (малокопійна) ДНК. Мінливість структурних генів може відбуватися за рахунок мутацій, дуплікацій, рекомбінацій, дрейфу генів і ін. Види сільськогосподарських рослин представлені численними сортами, що розрізняються за багатьма агрономічними показниками. Багато економічно важливих ознак є полігенними, що складаються з окремих структурних генів. Аналіз внутрішньовидової мінливості, мікроеволюції, важливий для розуміння селекційного процесу. Селекція рослин, що базується на мінливості і добору оперує багатьма генами. В даній роботі розглянемо ряд генів, аналіз яких сприяє поліпшенню рослин в Україні.

У ПБЦ досліджені гени, що кодуєть важливі агрономічні ознаки рослин. Так, І.А.Балашовою (4) досліджені гени, **контролюючі тип і темп розвитку *Vrn (5L) - Vrn A1, Vrn B1, VrnD1***. У *Vrn A1*- виявлено три алельні варіанти: **a, b, c**. Поліморфізм детектований в промоторній зоні гена (інсерції). Генотипи моногенно домінують по *Vrn B1* - дворучки. У рецесивного і домінують алелів транскрибуєма зона відрізняється однією нуклеотидною заміною. 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.

Група генів *Vrn-2 (Vrn-A2, VrnD2)* ортологічні генам *Vrn-1*. Локалізовані в хромосомах 4-групи. Мутації в цих генах приводять до зменшення яровізаційної чутливості.

Гени темпу розвитку *PpdA1, PpdB1, Ppd D1*. Генотипи, носії *PpdA1* по фенотипічному прояву ознаки слабо відрізняються від генотипів, рецесивних по *ppd*. ДНК-аналіз за даними локусами не виявив поліморфізму у генотипів, контрастних по алельному стану *PpdA1*. *PpdB1* значно менше поширений ніж *PpdD1a*. Висловлене припущення, що для даного гена можливий множинний алелізм. Виходячи з наявних даних, алель 222 п.н. детектується у ярих *PpdB1*-генотипов, алель 212 п.н. - у озимих *PpdB1*-генотипов, алелі 206, 208 п.н. у носіїв рецесивних алелів *ppd*. Для *Ppd D1* поліморфізм не встановлений, але за даними аналізу поліморфізму ДНК, можна припустити наявність декількох алельних форм даного гена.

Допускається, що *Vrd* гени алельні рецесивним генам *vrn* (Майстренко О.І). *Vrd 1* імовірно локалізується в 4А хромосомі. ДНК-маркер до *Vrd1* (нуль- алель 280-) детектує у лінії Capelle-Desprez/4А Безоста 1 (носії домінантного *Vrd1*). *Vrd 2* локалізується в 5D хромосомі. Як маркер розглядається WMS 292 (5D), який розташований у області локалізації гена *VrnD1* (4 сМ). WMS 292 пропонувався як маркер до *VrnD1* (Snare at al.). Хромосомна локалізація *Vrd 3* чітко не встановлена. Виявлено два QTL (*Eps* гени), що впливають на скоростиглість *per se* і локалізовані в прицентромерних районах *2B, 5DL, 3A,4B, 4D,6B, 6D*. Мікросателітні локуси *Xgwm 512(2AS)* і *Xgwm 429 (2DS)* маркують відповідно, 10.4 % - 8.9% мінливості аналізованої ознаки. Отримані маркери пропонується для добору скоростиглих генотипів на ранніх етапах селекційної роботи.

Проаналізовано молекулярно-генетичний поліморфізм ДНК ярих та озимих генотипів ячменю з праймером *NS-1*, дизайн якого розроблено за даними секвенування фрагменту кДНК, гомологічного ділянці промотору гену *Hva1* холодного стресу, експресія якого індукується білком *Cbf2*. У озимих генотипів ячменю детектується амплікон 480 п. н., відсутній у ярих сортів. Припущено, що ген *Hva1* присутній у ярих та озимих генотипів в альтернативному алельному стані. Поліморфний продукт 480 п. н. може розглядатись як потенційний ДНК-маркер до гена *Hva1*. Детектовано за допомогою ПЛР з праймерами *Cbf2ASA/Cbf2S4A*, дизайн яких розроблено за сіквенсом фрагменту гену *Cbf2* ячменю, поліморфізм між ярими та озимими сортами ячменю і пшениці.

На пивоварні якості ячменю впливає низка ферментів, серед яких найважливішим є **β -амілаза**. Ендоспермальна β -амілаза кодується геном β --*amy1*, який локалізований на довгому плечі хромосоми 4Н. Використання певної ділянки послідовності цього гена як маркера, дозволяє ідентифікувати три різних алеля β -амілази. Алельний склад сортів ячменю досліджений О. Стратула.(5). Алель (516 п.н.) пов'язаний з хорошими солодовими властивостями і характерний для пивоварних сортів. Алель (643 п.н.) пов'язаний з ознакою низької активності β -амілази і означає, що сорт бідний солодовими властивостями. Специфічна ділянка гена β --*amy1*, використана як якісний маркер при ПЛР і може забезпечити цінний механізм відбору сортів, придатних для подальшого використання в селекційних програмах на пивоваренність.

Крохмаль - основний запасний вуглевод зерна пшениці. Ключовим ферментом синтезу амілози в гранулах крохмалю є фермент ***GBSS1 (granule-bound starch synthase =ADP glucose starch glycosyl transferase, EC2.4 1.21=GBSS1)***, який називають *Wx* протеїном. *Wx* протеїни кодуються генами з відповідною назвою *Wx*. Дані гени ідентифіковані і локалізовані у пшениці Nakamura et al [1993] *Wx-A1 (7AS)*, *Wx-B1 (4AL)*, *Wx-D1(7DS)*. Локуси *Wx* протеїнів мають функціональні алелі, що кодують синтез певного *Wx* протеїну, і не функціональні (нуль) алелі, блокуючі даний синтез. *Wx-A1* локус має чотири функціональних алеля і один - нуль алель. Мутація даного локуса виражається в делеції в послідовності 23 п.н. в екзоні 1 з подальшою інверсією фрагмента 4 п.н. *Wx-B1* має п'ять активних і один неактивний алель. *Wx-D1* представлений чотирьма активними і одним нуль алелем. У останнього делетований фрагмент ДНК на 3 кінці. розміром 588 п.н. Зерно *Wx* пшениці (з нульовим вмістом амілози в крохмалі) має значно більший відсоток зруйнованих крохмальних гранул при помелі, на відміну від зерна звичайної пшениці. Створення сортів пшениці з блокованим синтезом амілози має велике значення для отримання біоетанолу, харчових загусників, замороженого тесту і ін. У Південному біотехнологічному центрі І.В.Петровою (6) впроваджена технологія детекції і контролю *Wx-генів* в генотипах озимої м'якої пшениці за допомогою ПЛР-аналізу. Дана технологія використана в генетико-селекційних дослідженнях при селекції форм м'якої пшениці з низьким або нульовим вмістом амілози.

С.В.Чеботар встановлена алельна характеристика пуринодолінових генів *Pina-D1* та *Pinb-D1* для 22 сортів м'якої пшениці. 21 сорт має алелі *Pina-D1a*; *Pinb-D1b*, що характерні для сортів твердозерної хлібопекарської пшениці. Цим же автором виявлений алельний стан генів короткостебловості *Rht8*, *Rht-B1* і *Rht-D1*, оцінені ефекти алелів гена *Rht8* на агрономічні ознаки для низки українських сортів м'якої пшениці. Встановлено, що сорти м'якої пшениці СГІ часто містять комплекс або, так звану, піраміду генів карликовості - *Rht8c*, *Rht-B1b*, *Rht-D1b*.

Серед проміжних за частотою повторюваності ДНК особу увагу привертають рибосомні гени. Рибосомні цистрони були виділені і піддані аналізу раніше багатьох інших генів вищих організмів. Продукти цих генів складають більшість клітинної РНК і були першими типами РНК, які вдалося виділити в кількості достатньому для аналізу. У різних видів рослин кількість рибосомних генів варіює від 570 у *Arabidopsis thaliana* до десятків тисяч у *Triticum aestivum*.

Хромосоми *1B* і *6B* м'якої пшениці містять до 90% генів рРНК. У ячменю варіанти повторюваних одиниць рДНК знаходяться в двох незв'язаних локусах на 6 і 7 хромосомах. Район ядерцевого організатора, який містить гени 18S і 26S рРНК у кукурудзи знаходиться на короткому плечі шостої хромосоми, а у жита - на першій хромосомі. Рибосомним генам властиві два типу мінливості: 1. Варіювання довжини і структури повторюваних елементів 2. Мінливість кількості копій. В межах генотипу (сорти або лінії) кількість генів рРНК генетично контролюється. В той же час, кількість рибосомних генів може змінюватися залежно від рівня метаболічної активності тканини. Розроблена методика прогнозу рівня гомеостатичності сортів ячменю за показниками мінливості рДНК. (7)

До некодуєчої ДНК, варабельність яких уявляє значний інтерес для селекції є ретротранспозони. У кукурудзи ретротранспозони складають 60% геномної ДНК Ретротранспозони не тільки відповідні за мутації в геномах рослин, але і за значне збільшення розміру багатьох геномів рослин. Завдяки впливу ретротранспозонів на гени, структуру і розмір генома вони представляють прекрасний генетичний інструмент для аналізу генома, створення карт зчеплення, дослідження філогенії і вивчення біорізноманітності. У ПБЦ розроблені високоефективні системи **IRAP**, **REMAP** використання ретротранспозонів для визначення генетичної спорідненості і диференціації сортів ячменю.(8).

Гіперваріабельні послідовності мікросателітів зустрічаються в геномах рослин досить часто, в кожному відрізьку в 6 -7 к.о. і складаються з блоків коротких тандемних повторів, основний мотив яких має довжину 2-6 п.н. Швидкості спонтанної мутації мікросателітних локусів складає близько 10^{-2} - 10^{-4} на локус за покоління. Дивергенція по мікросателітним локусам пов'язана з дрейфом і мутаціями. (9) Згідно з останніми даними, SSR трапляються в геномах рослин в кожній послідовності в 6-7 к.о.

Враховуючи високу варіабельність і генотипоспецифічність мікросателітів в ПБЦ розроблена високоефективна система диференціації, ідентифікації і реєстрації за молекулярно-генетичними формулами сортів важливіших сільськогосподарських культур.(10). Генотипування здійснюється за алельним складом мікросателітних локусів. Створений і поповнюється інформаційний банк даних сортів сільськогосподарських культур, що реєстровані в Україні.

За допомогою мікросателітів промарковані гени стійкості соняшника до вовчка (11), кукурудзи до фузаріїв (12), визначені нові гени стійкості пшениці до твердої сажки, що передані від егілопсів та ін. Молекулярно-генетичне дослідження мікроеволюційних процесів стало базою для розробки сучасних біотехнологій поліпшення рослин, зокрема, за допомогою молекулярних маркерів.

Література

1. *Bennet M.D., Gustafson J.p., Smith J.B.* Variation in nuclear DNA in the genus *Secale*.// *Chromosoma*, 1977., vol.61, p.149-176.

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

СТЕЛЬМАХ А.Ф., ФАЙТ В.І.

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

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

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

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

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

Матеріали і методи

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

Результати й обговорення

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Література

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

Резюме

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

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

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

ХОХЛОВ А.М.

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

E-mail: zoovet@zoovet. Kharkov

ВНУТРИВИДОВЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У СВИНЕЙ

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

сбалансированный вид по генотипу и фенотипу. Естественный отбор шел не по какому-то отдельному признаку, а по всей совокупности, по фенотипу.

В эволюции свиньи можно выделить три периода: «доисторический», или преддоместикационный, продолжительностью около 37 млн. лет; «неолитический» или «демestикационный» - 10–12 тыс. лет. и «породообразовательный» - более 350 лет [4].

Материалы и методы

При изучении микроэволюции свиней непосредственным объектом наших исследований был европейский дикий кабан (*Sus scrofa ferus*), биология которого изучена недостаточно.

Для сравнительного изучения темпов микроэволюции кабана была использована крупная белая порода свиней как модель домestикации и породообразовательного процесса в Европе. Кроме того, объектами исследований послужили дикий азиатский, уссурийский кабан и двух- и трехпородные межлинейные гибриды при сочетании крупной белой породы с хряками ландрас, уэльс, пьетрен, эстонская беконная, дюрок, крупная черная, миргородская и другие породы.

При изучении процесса домestикации свиньи провели следующие исследования: археологические (раскопки скелетов диких и одомашненных животных), зоотехнические (промеры, индексы), анатомические (изучение строения черепа, костей, внутренних органов, мышц), иммуногенетические (определение групп крови, полиморфизм белков, фракции белков), биохимические (фагоцитоз, бактерицидность и лизоцимная активность сыворотки крови), гистологические (строение внутренних органов и тканей) и другие.

Результаты и обсуждение

Современная домашняя свинья *Sus domesticus* (тип Chordata, класс Mammalia, отряд Artiodactyla, семейство Suidae) является продуктом многовековой эволюции; в результате естественного отбора, а с неолитического периода в результате процесса домestикации прошла сложный путь генетических и морфологических изменений.

У домашних свиней в соматических клетках 38 хромосом (19 пар), а европейская дикая свинья имеет 36 хромосом. Спаривание домашних свиней с европейским диким кабаном дает гибриды с 37 хромосомами [2]. В результате цитогенетических исследований разных популяций дикого кабана был установлен хромосомный полиморфизм, связанный с транслокацией некоторых акроцентричных пар хромосом [3].

Очевидно, в процессе эволюции свиньи число генов изменялось, изменялись и сами гены. Для изучения домestикации и породообразования использовали метод иммуногенетического анализа эритроцитарных антигенов, основанный на определении молекулярно-генетических маркеров представителей современных пород, исходных пород и далеких диких предковых форм. Такие маркеры надежно прослеживаются в виде антигенов, детерминируемых генетическими аллелями в генотипах разной молекулярно-генетической сложности.

Предком одомашненных свиней Украины можно считать европейского дикого кабана (*Sus scrofa ferus*), который обитает в нижнем олигоцене в юго-восточных областях Европы. Европейские дикие свиньи, были самыми первыми дикими животными из семейства Suidae, подвергшимися домestикации. Для доказательства был изучен антигенный состав эритроцитов А, Е, G, К, L, F – системам (локусам) и полиморфизм сывороточных белков; амилаза (Am), трансферрин (Ff) и церулоплазмин (Cp) у домашних и диких свиней. По результатам исследований, использовали два новых понятия – «аллель дикого типа» и «аллель домestикации». Так, аллель Fb является одной из древних в генотипе европейского и азиатского кабана и равна 1. Аллель Та возникает у переходных и заводских пород как домestикационная. Для доказательства прямого участия европейского дикого кабана в происхождении азиатского кабана и современных заводских пород проанализируем генетическую систему групп крови G. Исследования

показали, что у европейского кабана имеется в локусе лишь одна древняя аллель $Ga=1$, а у азиатского кабана проявляется полиморфизм со следующей концентрацией аллелей $Ga=0,3012$ и $Gb=0,6988$. Подобная закономерность характерна для большинства современных пород свиней Европы и Азии. Аллель Gb – доместикационная, а ее концентрация в генотипе может служить показателем генеалогической и генетической близости отдельных пород свиней в филогенезе.

Для изучения межвидовой и межпородной дивергенции у свиней были вычислены коэффициенты генетических дистанций. Анализ генетических расстояний – это продолжение изучения генетической структуры популяций, выявление особенностей генетической дивергенции и, как результат, приближения к пониманию процессов эволюции вида.

Для анализа генетических расстояний было использовано 9 пород свиней по двум диаллельным F и G и двум полиаллельным K и E – система групп крови. По величине генетического расстояния крупная белая порода была ближе к породам украинская степная белая, ландрас, эстонская беконная, при участии которой они были созданы. Высокая величина дистанции между крупной белой породой и беркшир (0,8800) указывает на отсутствие между ними генетической близости и давней дивергенции этих пород, последняя из которых была создана более 350 лет назад в Англии.

Морфологический и биохимический состав крови есть результат длительной биологической эволюции. Изучение показало, что дикие европейские свиньи в условиях осенне-зимнего обитания в северо-восточной части Украины превосходили свиней крупной белой породы по гемоглобину на 6 г %, по эритроцитам – на 2,42 млн. в 1 мм^3 крови, по лейкоцитам – на 5,3 тыс. шт. в 1 мм^3 крови ($P<0,001$). Нами установлено, что у *Sus scrofa ferus* общая поверхность эритроцитов крови составила 3240 – 4100 м^2 , что выше по сравнению с одомашненными животными крупной белой породы свиней на 1543 м^2 . Это указывает на более высокий уровень окислительных процессов в организме дикого европейского кабана по сравнению с крупной белой породой свиней.

Кость – самый лабильный орган, который в процессе эволюции приобрел способность к быстрой перестройке, участию во всех обменных процессах, выполнению функций электролитического баланса и кроветворения. Все эти функции стимулируются двигательной активностью животного. При испытании на сжатие костей в 12-месячном возрасте животных показало, что все абсолютные показатели прочностей костей у дикого европейского кабана значительно выше, чем у крупной белой породы свиней. Так, плечевая кость выдерживает испытание на сжатие у дикого кабана – $460,1 \pm 6,7 \text{ кг/см}^2$, а у крупной белой породы свиней – $427,2 \pm 6,1 \text{ кг/см}^2$, ($P<0,001$). Прочность ребер: у дикого европейского кабана – $20,96 \pm 0,18 \text{ кг/см}^2$, а у домашних свиней – $19,38 \pm 0,15 \text{ кг/см}^2$ ($P<0,001$). Снижение двигательной активности у домашних свиней привело к уменьшению прочности кости.

Среди факторов доместикации свиней можно определить внутривидовую или породно-линейную гибридизацию, которая проявляется на уровне новой комбинаторики генов, вызывая проявление эффекта гетерозиса. Основные эволюционные значения гибридизации разных генотипов, а это приводит в ряде случаев к резким рекомбинационным изменениям, затрагивающим не только отдельные гены, но и целые коадоптированные генные комплексы.

Одной из особенностей в селекции современных специализированных мясных пород свиней является усиление процессов синтеза мышечных белков, внутримышечного жира, гликогена и одновременное ослабление окислительных процессов в мышцах, что приводит к снижению миоглобина. Диаметр мышечных волокон, интенсивность их окраски, химический состав изучали на образцах мышечной ткани (*longissimus dorsi*) диких животных, чистопородных животных и шести групп трех

породно-линейных гибридов, полученных от сочетания крупной белой породы с мясными породами: ландрас, уэльс, эстонская беконная и пьетрен.

В мышечной ткани дикой европейской свиньи содержание миоглобина было в 2,5 раза выше, чем у домашних животных. У *Sus scrofa ferus* диаметр мышечных волокон составил 69-89 мкм; у свиней крупной белой породы – 51,35 мкм, а у гибридных животных – 33–60 мкм. Содержание эластина в мышечной ткани подсвинков крупной белой породы почти в 3 раза превышало этот показатель у диких свиней.

В процессе domestikации и породообразования у животных сформировались свои наследственные особенности развития мышечной ткани в онтогенезе.

Выводы.

1. На основании селекционно-генетического анализа популяции домашних и диких свиней сформирована парадигма генетико-популяционных процессов, происходящих при одомашнивании свиней. Для вида *Sus scrofa* суть domestikации состояла в изменении количественных и качественных взаимоотношений в росте и развитии, которые в сочетании с последующим направленным отбором способствовали формированию современных пород и гибридов свиней.
2. Сравнительное изучение домашних и диких свиней показало, что у диких особей более активные защитные функции организма, в первую очередь за счет клеточного механизма. Высокий процент миоглобина в мышечной ткани диких свиней является важным генетическим резервом при совершенствовании отечественных пород свиней по качеству мяса.

Литература

1. Банников А.Г., Флинт В.Е. Отряд парнокопытных // Жизнь животных. Т. 7. – М.: Просвещение, 1989. – С. 426-434.
2. Понд У.Дж., Хаупт К.А. Биология свиньи. – М.: Колос, 1983. – С. 8-11.
3. Трошина А.И., Тихонов В.Н. Цитогенетические особенности некоторых диких свиней Европы, Азии, Африки и Америки // Морфология и генетика кабана. – М.: Наука, 1985. – С. 17-28.
4. Хохлов А.М. Генетические механизмы domestikации в процессе эволюции свиньи // Труды по фундаментальной и прикладной генетике (К 100-летию юбилею генетики). – Х.: Штрих, 2001. – С. 241-250.

Резюме

Домestikация животных – уникальная модель формирования вида под влиянием отбора и гибридикации.

Домestikация тварин – унікальна модель формування виду під впливом відбору та гібридикації.

Domestication of animals a unique model of species formation under the influence of selection and hybridization.

ШИЛИНА Ю.В.¹, ГУЩА Н.И.¹, ДЯЧЕНКО А.И.¹, МОЛОЖАВАЯ О.С.², ОВСЯННИКОВА Л.Г.¹, ДМИТРИЕВ А.П.¹

¹Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Украина, 003680, Киев, ул. Заболотного, 148, e-mail: j.shilina@gmail.com

²Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко, Украина, 003022, Киев, пр. Глушкова 2

РОЛЬ SOS-СИСТЕМЫ РЕПАРАЦИИ ДНК В АДАПТАЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ ПАТОГЕННЫХ БАКТЕРИЙ

В настоящее время большое внимание уделяется исследованиям как эпигенетических механизмов регуляции фенотипической пластичности организмов, позволяющих им адаптироваться к изменяющимся условиям среды, так и возможности эпигенетической регуляции генетической изменчивости, имеющей эволюционное значение. Мы полагаем, что одной из таких систем, обеспечивающих изменение как генетических, так и эпигенетических свойств организмов является SOS-система репарации.

Индукция SOS-системы при стрессовых воздействиях. SOS-ответ является интегральным ответом клетки на повреждение ДНК. Сигналы, вызывающие индукцию SOS-системы, могут быть внешними (фрагменты ДНК и отдельные нуклеотиды, высвобождаемые при лизисе клеток) и внутренними (повреждение ДНК с образованием протяженных 1-нитевых и 2-х нитевых разрывов ДНК, протяженных 1-нитевых участков ДНК; нарушение нормального порядка репликации хромосомы и накоплением низкомолекулярных предшественников при блоке синтеза ДНК (нуклеотидов *ade*, *cyt*, *gua*); задержка деления клеток с накоплением регуляторных белков, в частности, *RecA*, амплифицированных плазмид с ослабленным контролем репликации, замедление синтеза белка; изменение проницаемости мембран [1, 2]. Экспрессия *RecA* активируется при изменении температуры (понижении), голодании клеток, возрастании внутриклеточного содержания окислителей, проникновении в клетку одноцепочечной ДНК [2].

В зависимости от дозы стресс-фактора и степени зарепрессированности оперонов происходит дифференциальная экспрессия SOS-генов. В соответствии с этим можно выделить SOS-опероны и SOS-функции I (конститутивный уровень экспрессии *RecA* без участия репрессора *LexA*), II (стимуляция экспрессии *RecA* с расщеплением *LexA* и активацией генов SOS-регулона с различными функциями) и III порядков (синтез больших количеств белка *RecA*, приводящее к значительным перестройкам генома и/или к лизису клеток).

Роль SOS-системы в регуляции экспрессии факторов патогенности бактерий.

Показано, что *RecA*-зависимой SOS-системе принадлежит важная роль в проявлении патогенности у микроорганизмов, что может быть связано как со стимуляцией процессов репарации, так и с регуляцией экспрессии факторов патогенности.

Результаты исследований указывают на то, что репарация ДНК является необходимой для экспрессии вирулентности патогенов и защиты от АФК, образующихся при развитии защитных реакций организма-хозяина и имеет даже более важное значение, чем активность в клетках патогенов антиоксидантных ферментов (каталазы) [3]. Способность к мутагенной репарации у многих патогенных для человека и животных бактерий выражена относительно слабо (дефект по *umuC*), что повышает их чувствительность к нарушению процессов репликации и обуславливает отсутствие генерализованного мутагенеза, позволяя сосредоточить изменчивость в локальных областях хромосомы, хотя индукция SOS-ответа и белка *RecA* у них достаточно эффективна [4]. У фитопатогенных бактерий мутагенная репарация может иметь существенно большее адаптивное значение, на что указывает, например, широкое распространение оперона *gul AB* (гомогичного хромосомному оперону *umu DC* и плазмидному *umc AB*) среди природных штаммов фитопатогенных бактерий *P. syringae*, повышающее их выживаемость в условиях облучения солнечной радиацией и в фазе становления инфекции [1].

SOS-регулон принимает участие в контроле экспрессии ассоциированных с вирулентностью фенотипов грамположительных и грамотрицательных бактерий. Показана связь патогенности с функционированием локуса *recA* у *Vibrio cholerae* (биотипы *classical* и *El Tor*), энтерогеморагенных *E. coli O157:H7*, *Salmonella*, *Porphyromonas gingivalis* [3, 5-7]. Так, вирулентность фитопатогенных бактерий *X.*

campestris pv. *campestris* штаммов NRRL и B1459 по отношению к растениям капусты значительно снижалась у *recA*-мутантов, у которых также ослаблялась способность к гомологичной рекомбинации и репарации ДНК, повышалась чувствительность к действию метилметансульфоната и УФ [8].

Установлено, что у ряда бактерий возможна *RecA*-зависимая стимуляция экспрессии факторов патогенности в ответ на ДНК-повреждающее действие различных стрессоров. Для факторов вирулентности, регулируемых таким способом, характерны неспецифическая цитотоксичность и супрессивное действие на защитные системы хозяина, независимо от его таксономического положения.

Данные ряда исследований свидетельствуют о возможности *RecA*-опосредованной регуляции экспрессии таких факторов патогенности, как пектинлиаза, липополисахарид и пиоцианин. Пектинлиаза – один из основных факторов патогенности фитопатогенных бактерий *Erwinia*, является единственным ферментом, способным гидролизовать без предварительного воздействия других ферментов высокоэтерифицированные растительные пектины и вызывать мацерацию растительных тканей. Установлено, что пектинлиаза образуется при действии на бактериальные клетки ДНК-повреждающих факторов (налидиксовой кислоты, митомицина С, УФ-излучения). Нами показана возможность стимуляции пектинолитической активности *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* при действии ионизирующего излучения и УФ-Б. На формирование способности к сопряженной экспрессии ферментов репарации и пектинолиза у бактерий вероятно оказало влияние присутствие в тканях растений ДНК-повреждающих агентов, которые могут выступать в качестве индукторов пектинлиаз у *Erwinia* [21]. Стимуляция синтеза пектинолитических ферментов в ответ на повреждающее воздействие при контакте с хозяином может иметь важное значение для фитопатогенных бактерий, поскольку установлено, что эти ферменты патогенов препятствуют развитию защитных реакций у растений [9]. Липополисахарид (ЛПС) относится к основным компонентам внешней мембраны клеток грамотрицательных бактерий и является одним из факторов их вирулентности (эндотоксины) с выраженной плеiotропностью действия на организм хозяина. Молекулы ЛПС состоят из трех разных компонентов: липида А, ковалентно соединенного с гетерополисахаридным компонентом, представленным олигосахаридом кора и О-специфическими полисахаридными цепями. На возможность участия SOS-системы в регуляции структуры и функции ЛПС указывают данные о влиянии ее индуктора - налидиксовой кислоты на транскрипцию (репрессию) генов, связанных с регуляцией длины цепей ЛПС у *Salmonella enterica typhimurium* ATCC14028; об участии SOS-системы в регуляции процессов диссоциации (переход от S- к R-форме) у *Pseudomonas tolaasii*; об участии *recA*-зависимых механизмов в обратимой интеграции-эксцизии большой плазмиды вирулентности pINV энтеропатогенных *E. coli* и *S. flexneri*, гены инвазивности *inv* которой у шигелл участвуют в активации ЛПС, проявляющего при этом иммуносупрессивную активность. Пиоцианин (1-гидрокси-5-метилфеназин) является пигментом из группы феназинов, синтезируемых бактериями *Pseudomonas aeruginosa* и другими флуоресцирующими видами *Pseudomonas*. Его относят к факторам вирулентности *P. aeruginosa*. Пиоцианин вызывает разные патологические эффекты у про- и эукариотических организмов (животных, растений). Об участии SOS-системы в регуляции экспрессии пиоцианина свидетельствуют данные о возможности индукции его синтеза налидиксовой кислотой.

Согласно данным J. Mellies et al. возможна SOS-опосредованная активация системы секреции факторов патогенности III типа, опосредованная расщеплением репрессора LexA у энтеропатогенных *E. coli* и ее репрессия у *P. aeruginosa* [10].

Возрастание патогенности может сопровождаться усилением антагонистических свойств микроорганизмов. Установлено участие белка *RecA* в активации синтеза бактериоцинов у *E. coli*, *P. aeruginosa*, ризосферных и клинических штаммов *P. cepacia*,

E. carotovora [11, 12]. Кроме того, бактериоцины могут оказывать неспецифическое повреждающее воздействие на клетки растений и животных.

Таким образом, функционирование глобальной регуляторной системы SOS-ответа обуславливает сопряженность экспрессии компонентов систем защиты (в частности, репарации ДНК) и факторов патогенности. Такое повышение агрессивности патогенных микроорганизмов может иметь значение для их выживаемости при инфицировании хозяев с высокой устойчивостью и организмов-нехозяев. Параллельно с экспрессией факторов защиты и нападения у бактерий в условиях стресса может происходить опосредованное SOS-системой включение механизмов генетического поиска, в результате которого могут появляться новые генетические варианты микроорганизмов.

SOS-система и генетическая изменчивость. SOS-система репарации, в частности ее RecBC-зависимое звено, характеризуется высокой степенью мутагенности. Это связано с экспрессией ДНК-полимераз III и IV, способных вести репликацию через повреждения ДНК и отличающихся от репликативных полимераз пониженной степенью точности. Частота ошибок репликации особенно возрастает в локусах, содержащих повторяющиеся последовательности. Одним из возможных механизмов приобретения вирулентности является делетирование в процессе репликации повторяющихся последовательностей, обнаруженных во внутренних областях многих авт-генов [13].

Повторяющиеся последовательности играют важную роль в различных генетических перестройках внутри бактериальных хромосом, и с участием внехромосомных генетических элементов. Как известно, неблагоприятные воздействия, которые вызывают SOS-ответ, могут стимулировать различные формы генетического обмена (горизонтального переноса генов внутри- и межвидового характера) в естественных условиях (трансформация, трансдукция, конъюгация, трансфекция) с параллельным снижением рестриктирующей активности клеток [14-16]. У бактерий в ДНК обнаружены Chi-сайты, для которых характерна повышенная частота рекомбинации, осуществляемой системой RecA-RecBC, с объединением нуклеотидных последовательностей разных генов [17].

Геномная изменчивость у микроорганизмов, как и у растений [18], может иметь адаптивное значение. В частности, генетическую нестабильность считают основным условием появления многочисленных биотипов, рас и форм патогенных микроорганизмов [19, 20].

Таким образом, SOS-систему можно отнести к эпигенетическим системам регуляции, которые, кроме непосредственной регуляции защитных и адаптационных процессов (репарация ДНК, экспрессия факторов защиты и нападения у патогенов), оказывают влияние на уровень изменчивости ДНК путем ее мутагенной репарации или активизации процессов рекомбинации, что обеспечивает адаптацию клеток бактерий к изменяющимся условиям среды.

Литература

1. Kim J.J., Sundin G.W. Regulation of the *rulAB* mutagenic DNA repair operon of *Pseudomonas syringae* by UV-B (290 to 320 nanometers) radiation and analysis of *rulAB*-mediated mutability in vitro and in planta // J. Bacteriol. – 2000. - 182, № 21. - P. 6137-6144.
2. Беляков В.Д., Голубев Д.Б., Каминский Г.Д., Тец В.В. Саморегуляция паразитарных систем. Молекулярно-генетические механизмы. Л.: Медицина, 1987. - 240 с.
3. Buchmeier N.A., Libby S.J., Xu Y., Loewen P.C., Switala J., Guiney D.G., Fang F.C. DNA repair is more important than catalase for *Salmonella virulence* in mice // J. Clin. Invest. – 1995. - 95, № 3. – P. 1047-1053.

4. Домарадский И.В. Вирулентность бактерий как функция адаптации // Журн. микробиол.- 1997.- № 4. - С. 16-20.
5. Kumar K.K., Srivastava R., Sinha V.B., Michalski J., Kaper J.B., Srivastava B.S. RecA mutations reduce adherence and colonization by classical and El Tor strains of *Vibrio cholerae* // Microbiol. – 1994. - 140, Pt 5. – P. 1217-1222.
6. Fuchs S., Muhldorfer I., Donohue-Rolfe A., Kerenyi M., Emody L., Alexiev R., Nenkov P., Hacker J. Influence of RecA on in vivo virulence and Shiga toxin 2 production in *Escherichia coli* pathogens // Microb. Pathog. – 1999. - 27, № 1. – P. 13-23.
7. Liu Y., Fletcher H.M. The recA gene in *Porphyromonas gingivalis* is expressed during infection of the murine host // Oral Microbiol. Immunol. – 2001. - 16, № 4. – P. 218-223.
8. Martinez S., Martinez-Salazar J., Camas A. Evaluation of the role of recA protein in plant virulence with recA mutants of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* // Mol. Plant-Microbe Interact. – 1997. – 10, № 7. – P. 911-916.
9. Baker C.J., Atkinson M.M., Roy M.A. Inhibition of the hypersensitive response in tobacco by pectate lyase // Physiol. Mol. Plant Pathol. – 1986. – 29. – P. 217-225.
10. Wu W., Jin Sh. PtrB of *Pseudomonas aeruginosa* suppresses the type III secretion system under the stress of DNA damage // J. Bact. – 2005. - 187, N 17. - P. 6058-6068.
11. Matsui H., Sano Y., Ishihara H., Shinomiya T. Regulation of pyocin genes in *Pseudomonas aeruginosa* by positive (prtN) and negative (prtR) regulatory genes // J. Bacteriol. – 1993. - 175, № 5. – P. 1257-1263.
12. McEvoy J.L., Murata H., Chatterjee A.K. Genetic evidence for an activator required for induction of pectin lyase in *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* by DNA-damaging agents // J. Bacteriol. – 1992. – 174, 16. – P. 5471-5474.
13. Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Двавадия В.Г., Багирова С.Ф. Общая и молекулярная фитопатология. – М.: Изд-во общества фитопатологов, 2001. – 302 с.
14. Кордюм В.А. Эволюция вирусов – попытка нелинейного прогноза // Биополимери і клітина. – 2001. – 17, № 6. – С. 467-486.
15. Прозоров А.А. Рекомбиногенные перестройки генома бактерий и адаптация бактерий к среде обитания // Микробиология. -2001.- 70, № 5. - С. 581-594.
16. Завильгельский Г.Б., Манухов И.В., Расторгуев С.М. Ослабление рестрикции I типа у *Escherichia coli*: действие гена *ard* в УФ-облученных клетках // Генетика. - 1996. - Т. 32, № 7. - С. 1013-1016.
17. Kido N., Sugiyama T., Yokochi T., Kobayashi H., Okawa Y. Synthesis of *Escherichia coli* O9a polysaccharide requires the participation of two domains of WbdA, a mannosyltransferase encoded within the *wb** gene cluster // Mol. Microbiol. – 1998. – 27, № 6. - P. 1213-1221.
18. Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 6. Изменчивость и отбор в процессе адаптации к условиям выращивания in vitro // Биополимеры и клетка. – 2000. – 16, № 3. – С. 159-185.
19. Дьяков Ю.Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. - М.: ИД «Муравей», 1998. - 384 с.
20. Хесин Р.Б. Непостоянство генома. - М.: Наука, 1985. - 472 с.
21. Tsubuyama S., Funakubo T., Hori K. et al. Presence of DNA damaging agents in plants as the possible inducers of pectin lyases of soft-rot *Erwinia* // Ann. Phytopathol. Soc. Jap. - Vol. 51, N 3. - P. 294-302.

Резюме

В статье рассматривается значение системы SOS-ответа бактерий как эпигенетической системы, обеспечивающей фенотипическую и генетическую изменчивость клеток, ее роль в процессах адаптации и эволюции бактерий.

У статті розглядається значення системи SOS-відповіді бактерій як епігенетичної системи, яка забезпечує фенотипічну і генетичну мінливість кліток, її роль в процесах адаптації та еволюції бактерій.

In the article the role of the SOS-repair system of bacteria is considered as epigenetic system, which provides phenotypical and genetic changeability of cells. The contribution of this system to adaptation and evolution of bacteria is analysed.

ЮДАНОВА С.С.¹, ПОЗНЯК С.И.^{1,2}, МАЛЕЦКАЯ Е.И.¹

¹*Институт цитологии и генетики СО РАН,*

Россия, 630090, Новосибирск, пр. Лаврентьева, 10, e-mail: sonia@bionet.nsc.ru

²*Новосибирский государственный аграрный институт,*

Россия, 630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ У ДИПЛОИДНОЙ ЛИНИИ СОАН-5 ПРИ АПОЗИГОТИЧЕСКОМ СПОСОБЕ РЕПРОДУКЦИИ

Растения свеклы, формируют на цветоносных побегах гермафродитные цветки, что позволяет им репродуцировать семена как путем перекрестного оплодотворения, так и путем самооплодотворения. Самооплодотворение (однородительская репродукция) в обоеполых цветках свеклы предотвращается системой генов самонесовместимости, поэтому свекла считается типичным перекрестником. Перекрестное оплодотворение внутри популяций относится к двуродительскому (зиготическому) способу семенной репродукции. Мутирование аллелей самонесовместимости (мутация самофертильности) ведет к появлению в популяции самосовместимых растений, которые формируют семена преимущественно за счет самооплодотворения (клетки зигот получают оба генома от одного родителя) [i]. Ряд исследователей показали, что в популяциях свеклы встречаются растения, способные завязывать семена без участия пыльцевого родителя [ii-5]. Такой тип семенной репродукции называют однородительским (агамоспермным или апозиготическим).

В совокупности, перекрестное оплодотворение, самооплодотворение и агамоспермия образуют единую систему репродукции у сахарной свеклы, и не всегда бывает очевидным, каким путем получены семена в ходе репродукции. Склонность растений свеклы к различным способам семенной репродукции может рассматриваться в качестве одного из вариантов внутривидового полиморфизма. В системе воспроизводства семян все три типа репродукции могут быть представлены в популяциях в различных пропорциях. В популяциях у растений достаточно высока частота перекрестного опыления, тогда как частота встречаемости самофертильных растений, напротив, очень низка. Но при изменении температурных условий произрастания (понижение температуры воздуха до 10-13 °С) самостерильные растения становятся самофертильными [iii-7]. Частота же встречаемости агамоспермии в свободно размножаемых популяциях свеклы до сих пор фактически не исследована. Однако чаще всего это явление наблюдается в инбредных материалах. Было показано, что часть семян у изолированных растений возникает апозиготически (без участия пыльцы), что стало возможным после изменения методики репродукции семян. Эту методику можно обозначить как беспыльцевой метод семенной репродукции (саморепродукция пыльцестерильных растений на изолированных участках и под изоляторами). Работы по получению семян в беспыльцевом режиме были выполнены на достаточно обширном материале и в течении многих поколений. Кроме того, было показано также, что для мелкоклеточных материалов (низкий уровень миксоплоидии) завязываемость апозиготических семян повышается с увеличением уровня миксоплоидии

и при повторном однородительском размножении. У крупноклеточных же материалов повышение уровня миксоплоидности и повторная однородительская репродукция не приводила к достоверным изменениям [iv, v].

Чтобы понять факт однородительской репродукции у мужско стерильных (мс) растений, опишем популяцию цветков, которая формируется на каждом растении. Цветки, закладываемые на цветоносных побегах, следует разделить на две группы: большая часть – цветки, семяпочки которых содержат гаплоидные зародышевые мешки; меньшая – цветки, семяпочки которых содержат зародышевые мешки с удвоенным числом хромосом. Наличие диплоидных зародышевых мешков возможно вследствие нарушений процесса мейоза, а также из-за миксоплоидности клеточных популяций растения. У части цветков, имеющих зародышевые мешки с удвоенным числом хромосом, начинает партеногенетически делиться яйцеклетка, формируя дигаплоидный эмбрион. Это событие происходит, по нашим данным, примерно за четверо суток до раскрытия цветков. Описываемая картина характерна для самонесовместимых растений свеклы. В случае же самосовместимости могут возникнуть как зиготические (гамоспермные или гибридные), так и апозиготические (агамоспермные) эмбрионы. Агамоспермия – это одна из форм инбридинга и потому между гамо- и агамоспермными (инбредными) эмбрионами, сформировавшимися на одном растении, возникают конкурентные отношения, приводящие к гибели агамоспермных эмбрионов. Поэтому, как нам представляется, при чужеродном опылении потомство растения получается исключительно за счет перекрестного оплодотворения (гамоспермный способ семенной репродукции).

Материал и методы

В качестве материала использована линия мсСОАН-5 (из коллекции лаб. популяционной генетики растений ИЦиГ СО РАН), обработанная 5-азациитидином, в результате воздействия которого у растений снижается уровень миксоплоидности клеточных популяций и уменьшается средний размер клеток. Исследование проводили в трех последовательных апозиготических поколениях. Растения размножали на изолированных участках в беспыльцовом режиме. Семена убирала индивидуально с каждого растения, взвешивали. Сравнение вариантов опыта проводили с помощью статистического критерия G для многопольных таблиц. Использование этого метода обусловлено методической ограниченностью критерия χ^2 [vi] (Weber, 1986). Проведено также определение всхожести плодов. С этой целью от каждого растения брали 100 плодов, промывали 2 суток в проточной воде и проращивали в течении 10 суток. Сравнение всхожести семян (сравнение выборочных долей), полученных апозиготическим способом, осуществляли с помощью параметрического критерия u , с Φ преобразованием долей – $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{p}$, где p – доля всхожих плодов. Критерий u подсчитывали по формуле

$$u = |\varphi_1 - \varphi_2| \sqrt{\frac{n_1 \cdot n_2}{n_1 + n_2}} \quad [\text{vii}].$$

Результаты и обсуждение

Во всех вариантах опыта наблюдается очень широкая изменчивость по завязываемости семян от 0 до более 300 г на растение (рис. 1, табл. 1). Статистическое сравнение показывает, что с "углублением" однородительской репродукции наблюдается высоко достоверное увеличение завязываемости семян (табл. 1): $G_{I,II,III} = 66,06$ ($P > 0,999$) при сравнении всех трех поколений; $G_{I,II} = 27,92$ ($P > 0,99$) при сравнении первого и второго поколений; $G_{I,III} = 36,88$ ($P > 0,999$) при сравнении второго и третьего поколений.

Таблица 1.

Семенная продуктивность растений в трех поколениях однополой (апозиготической) репродукции

Поколение	масса семян* (г)													Итого
	10	20	30	40	50	60	70	100	125	150	200	300	>300	
I	6	8	6	5	8	3	14	5	6	5	3	2	0	71
II	0	3	7	6	6	5	5	5	6	2	2	4	1	52
III	2	0	1	1	2	4	6	3	2	7	12	12	3	55

* "10 г" – завязываемость от 0 до 10 г; "20 г" – от 10 до 20 г, "30" г – от 20 до 30 г и т.д.

Проращивание плодов показало, что получаемые апозиготическим способом семена имеют довольно высокий уровень всхожести, который в сильной степени зависит от условий года (табл. 2).

Таблица 2

Всхожесть семян (сравнение выборочных долей).

Параметры выборок				u		
год	число растений	всхожесть, %	φ	2004	2005	2006
2004	12	39,2	1.353			
2005	14	71,1	2.006	1,67		
2006	17	41,8	1.406	0.01	1.66	
2008	24	80,5	2.227	2.47*	0.68	2.59**

* – критическое значение $u_{0.05} = 1,96$; ** – критическое значение $u_{0.01} = 2,58$.

Примечание. Исследуемые растения относились ко второму апозиготическому поколению и были получены путем посева на репродукцию в разные годы семян одного и того же исходного материнского растения из первого апозиготического поколения.

Исследуемые растения относились ко второму апозиготическому поколению и были получены путем посева на репродукцию в разные годы (2004 – 2008 гг.) семян от одного и того же исходного материнского растения из первого апозиготического поколения. В данной выборке (67 растений) были представлены как сростноцветковые (СЦ), так и раздельноцветковые (РЦ) фенотипы. У каждого растения была определена абсолютная масса плодов и всхожесть. Показано, что значения абсолютной массы варьировали от 6 до 24 г, составив в среднем $10,2 \pm 0,19$ г. (рис.)



Это свидетельствует о том, что исследованные растения ближе к РЦ-фенотипу, чем к СЦ. С технологической точки зрения многие СЦ-растения являются скорее одностростковыми, чем многостростковыми. Размах по всхожести был также довольно значителен и колебался по годам: 2004 г. – от 5 до 70%; 2005 г. – от 7 до 95%; 2006 г. – от 13 до 92% и 2008 г. – от 62 до 99%. Как показывают наблюдения, очень близкими по уровню всхожести были семена, полученные в 2004 и 2006 гг. и семена, полученные в 2005 и 2008 гг.

Данная работа выполнена при поддержке интеграционного гранта СО РАН №99 и гранта РФФИ 09–04–00092.

Литература

- ⁱ. Owen F.W. Inheritance of cross- and self-sterility and self-fertility in *Beta vulgaris* L. // J. Agric. Res. 1942. Vol. 64. P. 679–698.
- ⁱⁱ. Фаворский Н.В. Материалы по биологии и эмбриологии сахарной свеклы // Доклады ВАСХНИЛ. 1928. № 3. С. 3–11.
- ⁱⁱⁱ. Харечко-Савицкая Е.И. Метод получения семян при самоопылении аутостерильных рас свеклы // Докл. АН СССР. 1938. Т. 18. С. 469–474.
- ^{iv}. Yudanova S.S. Mixoploidy and apozygoty in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // Sugar Tech, 2003, V.5(3). P. 173-178.
- ^v. Юданова С.С., Малецкая Е.И. Связь эпигеномной изменчивости семенной продуктивностью при апозиготическом способе размножения сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Достижения и проблемы генетики, селекции та биотехнологии. Збірник наукових праць. Логос, Киев, 2007. Т. 2. С. 221–225.
- ^{vi}. Weber E. Prüfen von Abhängigkeiten // Grundriss der Biologischen Statistik. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, 1986. P. 200-219.
- ^{vii}. Урбах В.Ю. Параметрические критерии различия // Биометрические методы. М: «Наука», 1964. 415 с.

Резюме

С помощью одностросткового метода семенной репродукции можно получать достаточно большое количество семян с растения. Линия мсСОАН 5 в течение трех поколений одностростковой репродукции значительно увеличила семенную продуктивность. Получаемые семена имеют довольно высокий уровень всхожести, который в сильной степени зависит от условий года.

The good seed productivity can be obtained by uniparental (apozygotic) mode of seed reproduction. A line мсСОАН-5 during 3 generation by uniparental seed reproduction essentially increased a seed productivity. These seeds have an enough high germination level. Although this level depend on weather condition during vegetation.

**АДАМОВСКАЯ В.Г., СИЧКАРЬ В.И., МОЛОДЧЕНКОВА О.О., САГАЙДАК Т.В.,
ЦИСЕЛЬСКАЯ Л.Й., БЕЗКРОВНАЯ Л.Я.**

*Селекционно-генетический институт-Национальный центр семеноведения и
сортотушения УААН Украина, 65036, Одесса, Овидиопольская дорога 3,
e-mail: adam@paco.net*

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛКОВО-ФЕРМЕНТАТИВНОГО КОМПЛЕКСА СЕМЯН СОИ И ГОРОХА

Сравнительные исследования количественного содержания и качественного состава белкового и ферментативного комплекса семян зернобобовых растений представляют не только теоретический, но и практический интерес в связи с дефицитом растительного белка в питании человека, в рационах животных и птиц [1].

В работе представлен анализ семян 20 сортов сои (*Glycine max* L.) и 7 сортов гороха (*Pisum sativum* L.) украинской и зарубежной селекции. Содержание белка, активность ингибитора трипсина, липоксигеназы и лектинов определяли стандартными методами [2,3,4]. Аминокислотный состав проводился на аминокислотном анализаторе фирмы "Hitachi" (Япония) [5]. Фракционное разделение 7S и 11S белков из семян сои было основано на разнице изоэлектрических точек этих белков и тенденции 11S белков осаждаться при низких температурах в нашей модификации [6]. 7S и 11S белки гороха выделяли по методу [7]. Идентификацию 7S и 11S белков и лектинов проводили методом электрофореза с использованием оборудования Hem-Hoff [8].

Показано, что по содержанию белка в нашей зоне изучаемые зернобобовые культуры можно расположить в следующей последовательности: соя (39,2-42,3%, горох (20,7-23,8%). Аналогичная закономерность прослеживается по содержанию таких антипитательных веществ как ингибитор трипсина (ИТ), лектины и липоксигеназа. Так, в семенах гороха активность ИТ в 30 раз меньше, чем в семенах сои. Семена гороха также характеризуются более низкой активностью липоксигеназы и лектинов по сравнению с семенами сои (соя 0,221-0,576, горох – 0,175-0,233 ЕА/мг белка).

Учитывая тот факт, что зернобобовые культуры в основной своей массе являются продовольственными культурами, изучен аминокислотный состав белков семян. Показано, что наиболее сбалансированным по аминокислотному составу является белок сои. Белки гороха содержат незначительное количество серосодержащих аминокислот, а также в 1,5-2 раза меньше, чем у сои таких аминокислот как тирозин, глицин и изолейцин. По другим аминокислотам белки семян гороха можно охарактеризовать позитивно.

Основными белками белкового комплекса семян зернобобовых культур являются глобулины, содержание которых, по нашим данным зависит от сорта, культуры и года выращивания. В семенах сои их содержание колеблется в интервале 67,0-76,6%, а у гороха 55,4-79,9% от суммарного белка.

В настоящее время установлено, что наиболее перспективными белками зернобобовых культур для производства пищевых продуктов являются глобулины, основные фракции которых имеют константы седиментации 7S и 11S. Показано, что эти фракции неодинаково сбалансированы по аминокислотному составу. По нашим данным, 7S белки гороха содержат меньше глутаминовой кислоты и триптофана, а 11S белки обогащены этими аминокислотами, но содержат меньше лизина.

Проведено выделение и изучен компонентный состав 7S и 11S белков гороха и сои. Следует отметить, что содержание этих фракций как в семенах сои, так и в семенах гороха зависит от условий выращивания и сортовой принадлежности. У сои содержание 11S белков в зависимости от сорта находится в интервале 24,9-37,0%, а 7S -32,0-37,9%, у гороха содержание 11 S белков составляет 33,1-40,3%, а 7S -21,8-31,4%.

Компонентный состав этих белков, изученный с помощью электрофореза в 15% ПААГ, содержащем 1% SDS, позволил отметить, что фракция 7S белков гороха содержит в

зависимости от сорта от 11 до 15 белковых компонентов с М.М. от 20,1 до 97,0 кД, а фракция 11 S белков от 10 до 13 белковых компонентов с М.М. от 14,4 до 97 кД. Фракция 7S белков сои содержит от 8 до 11, а фракция 11 S белков от 10 до 12 белковых компонентов с М.М. от 20,1 до 116,7 кД.

Таким образом, имея данные количественного и качественного состава белков сои и гороха, можно с большой долей вероятности вести специальные исследования и отбор линий по созданию сортов продовольственного направления, характеризующихся высоким содержанием белка и сбалансированных по аминокислотному составу.

Литература

1. *Клименко В.Г.* Белки семян бобовых культур. – Кишинев. – 1978. – 248 с.
2. Инструкция к прибору Kjeltec Auto-1030 Analyzer (“Тесатор”, Швеция).
3. *Левицкий А.П.* Биохимические методы исследования селекционного материала. – Одесса. – 1979. – вып. 15. – С. 68.
4. *Борисова И.Г., Чепуренко Н.В., Будницкая Е.В.* Разделение молекулярных форм липоксигеназы семян гороха. – Биохимические методы. – Москва. – 1980. – С.34-39.
5. Инструкция к анализатору аминокислот “Hitachi” (Япония).
6. *Попело И.А., Сучков В.В., Грибнер В.Я., Толстогузов В.З.* Выделение и очистка 11S глобулинов из семян кормовых бобов и гороха// Прикладная биохимия и микробиология. – 1988. – Т. 24, вып. 1. – С. 50-55.
7. *Адамовская В.Г., Молодченкова О.О., Сичкарь В.И., Цисельская Л.И.* Сортвые особенности белково-ферментного комплекса и технологические характеристики сортов сои// Хранение и переработка зерна. – 2003. - № 10(52). – С. 27-32.
8. *Остерман Л.А.* Методы исследования белков и нуклеиновых кислот: Электрофорез и ультрацентрифугирование. – Москва. – 1981. – 288 с.

Резюме

Проанализированы и систематизированы результаты сравнительного изучения белково-ферментного комплекса семян сои и гороха. Изучен компонентный и аминокислотный состав белков семян сои и гороха и их основных фракций, которые имеют константы седиментации 7S и 11S. Показано, что 7S и 11S белки неодинаково сбалансированы по аминокислотному составу, а их соотношение влияет на питательную ценность семян. Полученные результаты позволят селекционерам вести специальные исследования и отбор сортов сои и гороха продовольственного направления.

Проанализовані та систематизовані результати порівняльного вивчення білково-ферментного комплексу насіння сої та гороху. Вивчений компонентний та амінокислотний склад білків насіння сої і гороху та їх основних фракцій, які мають константи седиментації 7S та 11S. Показано, що 7S та 11S білки неоднаково збалансовані за амінокислотним складом, а їх співвідношення впливає на харчову цінність насіння. Отримані результати дозволять селекціонерам вести спеціальні дослідження та відбір сортів сої та гороху продовольчого напрямку.

The results of comparative study of protein-enzyme complex of seed of soya and pea was analyzed and systematized. Component and amino acid composition of proteins of seed of soya and pea and their basic fractions which have constants of sedimentation of 7S and 11S is studied. It is showed that 7S and 11S proteins is differently balanced on amino acid composition, and their correlation influences on the nutritious value of seed. The got results will allow breeders to conduct the special researches and selection of varieties of soya and pea of food direction.

АЛЕКСЕЕВА Е.И.

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Беларусь, 220112, г. Минск, ул. Сурганова, 2 В.

e-mail: helena_aleks@mail.ru

ПЕРСПЕКТИВНОСТЬ ВЫРАЩИВАНИЯ АМАРАНТА В УСЛОВИЯХ БЕЛАРУСИ

Одним из путей улучшения качества растениеводческой отрасли является введение в культуру новых видов растений, ранее не использовавшихся или находивших лишь ограниченное применение. К таким растениям могут быть отнесены и многие виды амаранта.

Амарант - однолетнее растение семейства Амарантовых, рода Амарант (AMARANTHUS), привлекающее внимание в качестве пищевой, кормовой, технической и декоративной культуры. Амаранты хвостатый (AMARANTHUS CANDATUS), печальный (AMARANTUS HYPOCHONDRIUS) и багряный (AMARANTUS CRUENTUS), или (старое название) метельчатый (AMARANTUS PANICULATUS) являются древними культурными зерновыми растениями. На своей родине в Центральной и Южной Америке их разводят ради питательных семян, богатых белками, лизином и липидами. Семена амаранта содержат 18-20% протеина, 8-9% жира, 60-65% крахмала. Семена обладают хорошими мукомольными качествами, имеют вкус ореха и могут использоваться для выпечки хлеба, кондитерских изделий, соусов, майонезов, получения круп. Стебли и листья растения используются для приготовления супов, салатов.

Амарантовые отличает высокая продуктивность, экологическая пластичность и исключительно адаптивный потенциал, обеспечивающий им широкое распространение в самых различных условиях

Растение хорошо приспосабливается к новым условиям среды и может произрастать не только в тропической зоне, но и в умеренной. Производственные испытания амаранта в условиях Беларуси, проводившиеся в последние годы, показали перспективность использования амаранта в сельском хозяйстве. Амарант является экологически чистым продуктом, так как не нуждается в обработке ядохимикатами и выводит из организма радионуклиды.

Но, несмотря на явные достоинства этого растения, оно находится еще на пути своего утверждения в качестве кормового, пищевого и технического продукта. Поэтому исследования амаранта актуальны в настоящее время. Так как растительное сырье, выращиваемое в полевых условиях, индивидуально по своему биохимическому составу, который зависит от определенных климатических и агротехнических условий, необходима его биохимическая оценка в каждом конкретном случае.

Материалы и методы

Целью наших исследований было количественное и качественное исследование белка, количественное определение каротиноидов, β -каротина, липидов и энергетической ценности в надземной части амаранта трех сортов "Рубин" метельчатый, "Янтарь" белосемянный, "Зоренька" хвостатый.

Сорт амаранта «Янтарь» представляет собой синтетическую популяцию, сформированную на основе самоопыленных линий с высокой комбинационной ценностью, выделенных из образца к-61. Vegetационный период нового сорта составляет 105-110 суток. Сорт характеризуется высокой урожайностью зеленой массы, составляющей 483 ц/га, а также более высокими пищевыми и кормовыми достоинствами. В зерне содержится 9,7% жира, при этом содержание сквалена в жире составляет 10%. Сорт амаранта Янтарь является универсальным и может быть использован для возделывания на корм и зерно. Сорт обладает большими адаптационными возможностями.

Сорт амаранта «Рубин» Высота растения 1,8-1,9 м, длина метелки 0,5-0,6 сорт среднеспелый дней. Урожайность семян стандарта не превышает 0,8 т/га. Форма листа продолговато-эллиптическая. Соцветие прямое, средней плотности темно-красного цвета. Семена красновато-коричневые. Vegetационный период составляет 125-130.

Сорт амаранта «Зоренька» Растение высотой 130-140 см, малой кустистости, соцветие - метелка прямостоячая, малиновой окраски. Семена светло-розовые с желтыми вкраплениями. Предполагается для производства семян и как декоративное растение.

Растения выращивали на опытном участке ЦБС НАН Беларуси летом 2006 г. Погодные условия характеризовались малым количеством осадков и дневными температурами до +30°C, что не типично для климатических условий Беларуси. Определение белка, липидов, каротиноидов и энергетической ценности проводили во второй половине июля - начале августа, когда растения достигали стадии бутонизации, так как развитие растений по вариантам шло неравномерно. Вариант "Рубин" метельчатый анализировали в середине июля, "Янтарь" белосемянный - в конце июля, "Зоренька" хвостатый - в начале августа. Некоторые растения амаранта достигали высоты 1,5 м. Поскольку нас интересовала характеристика всей надземной части, мы, определив среднее соотношение веса стебля, листьев и соцветий, при взятии средней пробы учитывали эти показатели. Вес листьев с черенками составлял 40,2%, стебля – 53,3%, соцветий – 6,5% от сырого веса растения.

Для определения содержания белка навеску растительного материала 1 г, состоящую из стебля, листа и соцветия, с учетом соотношения этих органов в целом растении, измельчали в фарфоровой ступке с добавлением песка и 2 мл трис - HCl буфера (pH 7,4) при 4°C. Гомогенат фильтровали через капрон. В фильтрате определяли белок по Лоури в модификации Хартри.

Содержание каротиноидов определяли по методу Шлыка. Содержание β-каротина определяли по ГОСТ 8756.22 - 80.

Для определения общих липидов навеску свежего растительного сырья массой от 5 до

20 г, быстро измельчали ножом и растирали в ступке, затем заливали горячим этанолом, разогретым на водяной бане до состояния кефира и выдерживали на водяной бане 1 мин, охлаждали и центрифугировали. После центрифугирования супернатант сливали в колбу для сбора экстракта. Осадок, оставшийся в центрифужной пробирке, помещали в ступку и заливали 80% ацетоном, затем растирали в течение 15 мин, переносили в центрифужную пробирку и центрифугировали. Сливали супернатант в колбу для сбора экстракта. Перед третьим центрифугированием в центрифужную пробирку приливали смесь хлороформа: этанола, в соотношении 2:1 (V/V) перемешивали палочкой и центрифугировали. Опять сливали супернатант в колбу для сбора и заливали смесью хлороформа и этанола. Центрифугировали и сливали экстракт четвертого центрифугирования. Окончательное удаление нелипидных примесей осуществляли добавлением 0,73% NaCl. Смешивали до помутнения и оставляли для разделения слоев на сутки.

Разделение слоев в разделительной воронке: аккуратно поворачивая кран сливали нижнюю фракцию экстракта в фарфоровую чашку. Фарфоровую чашку ставили в эксикатор и периодически включая вакуумный насос испаряли хлороформ, затем взвешивали чашки.

Результаты и обсуждение

Энергетическую ценность растения определяли по его сухому остатку. Величину, полученную вычитанием из массы сухого остатка величины содержания жира, и представляющую в первом и довольно грубом приближении сумму белков и углеводов, умножают на энергетический коэффициент 4, а величину содержания липидов на 9. Полученные результаты суммируют и получают приближенное значение энергетической ценности растения (таблица 1).

Таблица 1

Содержание белка, каротиноидов, липидов надземной части *Amaranthus* и энергетическая ценность растения

Наименование	Содержание белка (% от сырой массы)	Каротиноиды (мг/г от сырой массы)	β-каротин (мг/г от сырой массы)	Содержание липидов (% от сырой массы)	Энергетическая ценность, ккал

"Рубин" Метельчатый	5,0±0,1	320±8	32±0,5	1,254	297,534
"Янтарь" Белосемянный	4,0±0,1	187±4	49±0,9,	1,260	328,700
"Зоренька" Хвостатый	4,0±0.1	210±6	35±0,5	1,270	337,930

Выводы

На основе проведенных исследований установлено, что наиболее стойкими, всхожими и устойчивыми в природно-климатических условиях Беларуси оказались сорта «Рубин» и «Янтарь». Высокое содержание β-каротина в сорте «Янтарь» делает его перспективным для использования в пищевой промышленности. В исследованных сортах амаранта обнаружено примерно одинаковое и небольшое содержание липидов, по сравнению с традиционными источниками растительного масла. Однако амарантовое масло содержит сквален C₃₀ – терпеновый углеводород, (важный компонент при приготовлении препаратов лекарственного назначения). Исследованные образцы сортов амаранта «Рубин» и «Янтарь», в настоящее время зарегистрированы в Государственном реестре растений и рекомендованы для возделывания на корм и зерно.

Литература

1. Геренко М.М., Бородкин А.С., Коллекция амаранта. Всесоюзного института растениеводства, как исходный материал для селекции // Возделывание и использование амаранта в СССР. – Издательство Казанского университета, 1991.-7-9.
2. Лобан С.Е., Гиль Т.В. Особенности формирования урожая зеленой массы амаранта (*Amarantus paniculatus* L.) при различных площадях посевов. /Весці НАН Беларусі, №, 2008.
3. Методы биохимического исследования растений /Под редакцией А.И.Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. - 430 с.
4. Решетников В.Н., Спиридович Е.В., Ненадович Р.А., Алексеева Е.И., Гончарова Л.В., Малюш М.К., Содержание белка, липидов, каротиноидов и определение энергетической ценности в наземной части *Amarantus*. Материалы конференции «Плодоводство на рубеже XXI века», г. Самохваловичи, 2000 – С.67-69.
4. Чиркова Т.В. Амарант – культура XXI века // СОЖ. –1999.№10.-с.22-27.

Резюме

Изложены результаты исследований трех сортов амаранта «Рубин», «Зоренька», «Янтарь», выращенных на опытном участке ЦБС НАН Беларуси, для последующей регистрации их в Государственном реестре растений Беларуси, возможности дальнейшего использования в пищевой, кормовой отраслях промышленности и декорирования.

The results of the investigation of 3 *Amaranthus* “Rubin”, “Zorenca”, Jantar” grown at the experimental area Of the Central Botanical Gardens of NAS OF Belarus, for feather certification in the State Register of plants of Belarus, aiming following successful application in Food, Feed industries and decoration are presented.

¹ВОГУЛКИН К.Э., ¹ВОГУЛКИНА Н.В., ¹ШАНДРИКОВА Л.Н., ²КОНДРАЦКАЯ И.

УО «Витебский государственный университет им. П.М. Машерова»,
Беларусь, 210038, Витебск, ул. П. Бровки д.9, корп.2, кв.95, e-mail: veer@tut.by
Центральный ботанический сад НАН Беларуси,
Беларусь, 220012, Минск, ул Сурганова, 2в, e-mail: ikondratskaya@mail.ru

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ МОРОШКИ

ПРИЗЕМИСТОЙ (*RUBUS CHAMAEMORUS L.*), ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА СЕВЕРЕ БЕЛАРУСИ

Rubus chamaemorus L. – морошка приземистая гипоарктический вид, северным пределом ее распространения является архипелаг Северная Земля, а южным на Европейском континенте – Смоленская, Московская (Россия) и Витебская области (Беларусь.).

Плоды морошки содержат 0,2% аскорбиновой кислоты, лимонную, яблочную, в большом количестве салициловую кислоту, сахара, дубильные вещества, фитонциды.

Материала и методы

Основные наши исследования были сосредоточены на верховом сфагновом болоте в Краснопольском лесничестве Россонского лесхоза. Верховой торф характеризуется умеренно-кислой реакцией среды (рН 4,5-4,9), средняя зольность – 9,97 мг/%, содержание гумуса в нем до 6,5% подвижных форм фосфора 15,7 мг/кг почвы при влажности 88%.

Содержание растворимых углеводов определяли по Бертрану, количество белка определяли по методу Лоури. Легкорастворимые белки из листьев, корня, цветков морошки экстрагировали трис-аскарбиновым буфером, рН 8,8. Методом одномерного электрофореза в ПААГе проведен анализ компонентного состава легкорастворимых белков (Laemmli, 1970)

Результаты и обсуждение

Наблюдения за фенологией развития морошки в условиях Белорусского Поозерья дают положительный ответ на вопрос о возможности прохождения полного жизненного цикла в нетипичных для нее условиях обитания. Отдельные особи в условиях Беларуси цветут 5-7 дней, а на уровне популяции цветение длится около месяца. Отрастание побегов по календарным срокам совпало с фазой бутонизации и требовало суммы положительных температур 23, 5°C. Фаза роста растянута во времени и продолжалась около 3-х месяцев. Для северных популяций морошки (Карелия) цветение начинается при 5 °С и сумме температур – 108-161 °С (Костицын, 2001). Урожайность ягод в Финляндии достигает до 70 тысяч тонн, в то время как в Беларуси она очень низкая и количество ягод на единицу площади 0,3 шт/м², против 6 штук/м² в Красноярском крае. Продолжительность созревания ягод на уровне популяции в Беларуси 20-25 дней, но у более северных популяций созревание ягод происходит на 5-7 дней быстрее. В ходе наблюдений выяснено, что размножение на южной границе своего ареала у данной культуры происходит в основном вегетативным путем через образование новых подземных побегов. В среднем прирост за год составляет 7-8 см. Наши попытки размножить морошку через генеративные органы не увенчались успехом, т.к. семена не проросли. В данной работе мы решили обобщить уже имеющиеся данные в литературе по морошке и представить свои, которые бы позволили полнее охарактеризовать исчезающую с территории Беларуси столь драгоценную культуру. Уже давно известно, что плоды морошки приземистой используют при отравлении тяжелыми металлами, диарее, респираторных инфекциях, раке кожи, чесотке, внутреннем кровотечении. Сок из ягод морошки будучи даже разведенным водой сохраняет свою бактерицидную силу и после 30-недельного хранения (Минаева, 1991) Общее содержание пектиновых веществ в ягодах – 0,21- 0,34%, дубильных веществ – 0,19 – 0,40%, витамина С – 16,8 – 40мг%, а это в 2,5 раза больше чем у апельсина (Баранова, Минаева, 1991., .По количественному содержанию витамина Е морошка уступает только облепихе (5,0 – 8,0 мг на 100г. свежих ягод). Ягоды морошки имеют следующее содержание макроэлементов (в мг на 100г сырой массы): Р- 46,0 – 113,7, Mg – 20,7 – 38,0, К – 28,1 – 42,0, Na – 21,0, Ca – 15,0 – 36,4, Fe – 0,57 – 4,1; и микроэлементов: Mn – 14,96, Cu – 0,36 – 0,5, Si – 0,413, Al – 0,159, Cz- 0,00065, Ba – 0,0059, I – 1,175, Zn – 5,7 (Косицын, 2001).

У морошки полезны не только ягоды, но и листья: их прикладывают к ранам или используют в виде настойки при простудах, расстройстве желудочно-кишечного тракта и внутренних кровотечениях (Частухина, 1995). Хотя в настоящее время морошка не

используется в отечественной фармакологии в качестве лекарственного сырья, но, тем не менее, она считается перспективным видом для изучения и внедрения в медицинскую практику (Минаева, 1991). Какие-либо биохимические данные по вегетативным и генеративным органам (листья, корневища, семена, ягоды) в литературе вообще отсутствуют.

Таблица 1.

Количество растворимых сахаров и белков (мг/г сырой массы) за июль 2007

Наименование органов	Глюкоза + сахароза	Белок			
		Альбумина + глобулины	Проламины	Глютелины	Σ сумма
Семя	55,6	12,8	7,2	9,62	29,62
Ягода+семя	80,4	23,8	11,48	14,2	49,48
Ягода	24,8	11,0	4,28	4,6	19,88
Лист	29,8	21,45	3,5	8,7	33,65
Корневище	19,88	13,7	1,25	3,75	18,7

Полученные нами данные по растворимым сахарам (глюкоза и сахароза) в различных органах морошки в период плодоношения (июль) указывают (таблица 1) на высокое содержание их в ягодах с семенами до 80 мг/гр. сырой массы. Интересно, что само семя, не глядя на твердосемянность, содержит более чем в 2 раза больше этих моносахаров, чем мякоть ягоды. Вероятно, природа позаботилась о будущем потомстве, и семя содержит свой собственный запас энергетического продукта так необходимого для начального метаболизма при прорастании. По данному показателю на втором месте находится лист, который благодаря фотосинтезу сам продуцирует эти углеводы, и они обеспечивают все органы растения, в том числе оттекают в корневища, где их там самое низкое содержание (до 20 мг/г сырой массы). Отметим, что ведь этот период интенсивного прироста побегов, хотя нами обнаружены моносахара и в корневище, и при переходе к зиме (ноябрь). Вероятно моносахара выполняют роль не только активных метаболитов, но и роль криопротекторов, понижая температуру замерзания и обеспечивая вначале распускание цветков, а затем формирование листьев.

Таблица 2.

Соотношение растворимых углеводов и белков в различных органах морошки

Органы растения	C/N углеводы/ легкорастворимые белки	%, альбумины + глобулины	%, проламины	%, глютелины	C/N углеводы/ Σ белков
Семя	4,34	43,20	24,3	32,47	1,88
Ягода + семя	3,38	48,10	23,2	28,69	1,62
Ягода	2,25	55,30	21,52	23,14	1,25
Лист	1,38	63,74	10,44	25,85	0,89
Корневище	1,45	73,26	6,68	20,1	1,06

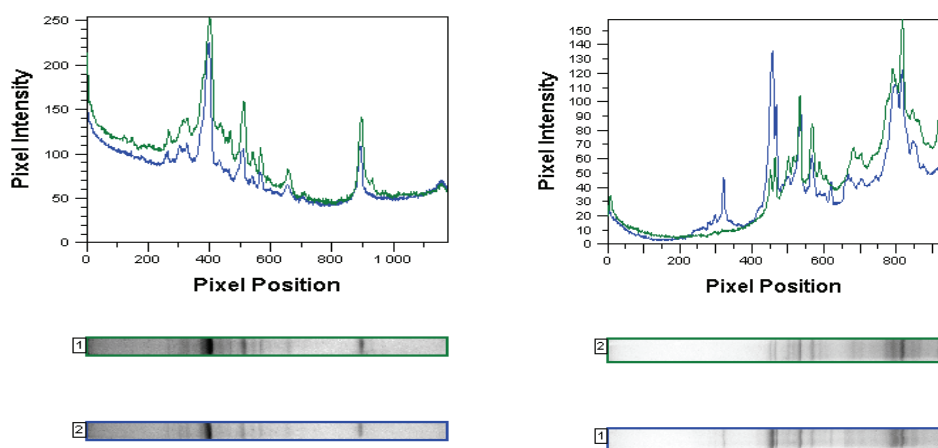
Из таблицы 1 и 2 видно, что содержание суммарного белка и распределение его по фракциям, а также соотношение углеводов (моносахаров) к белку также зависит от органа растения. Так показатель суммарного белка на 1 грамм сырой массы был самый высокий в листе (до 33-35 мг/г) и в семени (до 30 мг/г), а наименьший в корневище. Так как через белки осуществляется реализация морфологических и метаболических признаков, и полученные данные говорят о приоритете в этих частях растения, где происходит (лист) или будут происходить (семя) наиболее активные метаболические процессы, нуждающиеся в участии белков.

Альбумины и глобулины как правило ферментативные белки, в наибольшем количестве содержатся в листьях и корневище (табл.2), что говорит об активности

метаболических процессов в июле в этих частях растения. В подтверждении этому говорит и показатель (C/N), т.е. соотношение углеводов как к суммарному белку, так и к водорастворимому.

Так как белки превосходят все другие категории биологических молекул по значимости в метаболических процессах и в проявлении тех или иных морфологических признаков, то нами был проведен электрофоретический анализ.

Электрофоретическое разделение легкорастворимых белков из разных частей мужского и женского растения морозки выявило их высокую гетерогенность как по составу, так и по интенсивности белковых компонентов. В полипептидных спектрах легкорастворимых белков цветков морозки обнаружено 18 основных белковых компонента, 11 в листьях, 7 в корневище и 5 в стебле (рисунок 1-2).



А

Б

Рисунок 1. Электрофоретическое разделение легкорастворимых белков из листьев (А) и цветков (Б) мужского и женского растения морозки.

Следует отметить, что анализ легкорастворимых белков из листьев мужских и женских растений морозки (рисунок 1 А) показал схожесть в полипептидных спектрах этих растений, отличия наблюдаются только повышенным уровнем экспрессии белковых компонентов в области высокомолекулярных масс у женского растения. В полипептидном спектре цветков женского растений выявлено 18 основных белковых компонента, а у цветков мужского растения - 16.

Анализ стеблей и корневища мужского и женского растений по электрофоретическим спектрам легкорастворимых белков показал идентичность по количественному и качественному составу белковых компонентов (рисунок 2).

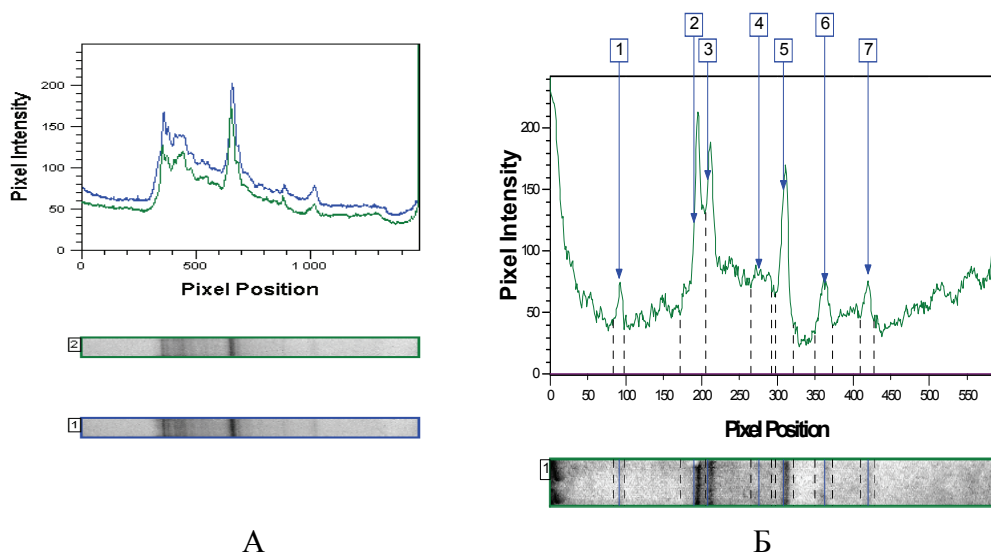


Рисунок 2. Электрофоретическое разделение легкорастворимых белков из стебля (А) и корневища (Б) мужского и женского растения морозки.

Выводы

Полученные нами данные по изучению морфолого-биохимических показателей и электрофоретическому разделению легкорастворимых белков вегетативных и генеративных органов морозки приземистой подтверждают высокую активность метаболических процессов в цветке, несколько ниже в листьях и самую низкую в корневищах и стебле.

Литература

1. Косицын В.Н. Морозка: биология, ресурсный потенциал, введение в культуру. М.: ВНИИЛМ, 2001, -140 с/
2. Баранова И.И., Смирнова Л.М., Ершова Г.Ф. Биологически активные вещества некоторых дикорастущих ягод южной Карелии // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. - Петрозаводск: КФА и СССР, 1982. - С. 129-134.
3. Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. - Новосибирск, 1991 - 432.
4. Кузнецова М.А. Лекарственное растительное сырье и препараты. М., 1987, - 1911 с.
5. Шапиро Д.К. и др. Дикорастущие плоды и ягоды. – 4-е изд., стереотип. - Мн.: Ураджай, 1989. – 128 с.
6. Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. || Nature, - 1970/ - V/ 227. P. 680-685.
7. Конарев В.Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений Санкт-Петербург, 2001, - 417 с.
11. Вогулкин К. Э., Вогулкина Н.В., Шандрикова Л.Н. Особенности половой структуры популяции морозки приземистой (*Rubus chamaemorus*) на южном пределе ареала в Беларуси || Веснік ВДУ, 2007, № 2(44). – с. 133-135
12. Частухина С.А. Лекарственные и пищевые растения Колымы. – Магадан: АО «МАОБТИ», 1995. – 270 с.

Резюме

Представлены результаты морфолого-биохимического и электрофоретического исследования вегетативных и генеративных органов морозки приземистой. Показано, что через белки осуществляется реализация морфологических и метаболических признаков, и полученные данные говорят о приоритете в этих частях растения, где происходит (лист) или будут происходить (семя) наиболее активные метаболические процессы, нуждающиеся в участии белков.

ДЕЛЕГАН І. І.

Національний лісотехнічний університет України, Україна, 79057, Львів, вул. Чупринки, 103, e-mail: delehan@lviv.farlep.net / delehan@gmail.com

АНАЛІЗ І ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНИХ РЕСУРСІВ БУКА ЛІСОВОГО ШЛЯХОМ СТВОРЕННЯ ГЕОГРАФІЧНИХ КУЛЬТУР

Поміж шляхів розв'язання проблеми аналізу і оцінки лісових генетичних ресурсів провідне місце відводиться збереженню популяцій в місцях їх зростання (*in situ*), а також збереженню генофонду шляхом створення клонових архівів, насінневих плантацій та географічних культур (*ex situ*) головних лісоутворюючих порід [1-4]. Одним з головних лісоутворювачів в західній та центральній Європі є бук лісовий (*Fagus sylvatica*) деревостани якого займають близько 12 млн. га.

Об'єкт дослідження – географічні культури бука лісового закладені весною 1995 року, в Страдівському навчально-виробничому лісокомбінаті (географічна широта 49° 55', довгота 23° 42'; висота над рівнем моря 330 м.), в рамках Міжнародної програми ЮФРО “Оцінка генетичних ресурсів бука у Європі”. Мета дослідження – визначити збереженість дерев бука лісового різних екотипів в умовах Львівського Розточчя.

Дослідження проводилися за апробованою методикою кафедри лісівництва НЛТУ України. Збереженість кожного екотипу визначали на підставі переліку живих дерев у відсотках до числа висаджених сіянців [1-4].

Результати дослідження збереженості різних екотипів бука у географічних культурах на Розточчі представлені в таблиці 1 та на рис. 1 і 2.

Таблиця 1. Збереженість дерев бука різних екотипів у географічних культурах на Розточчі

Міжнародний код екотипу	Походження екотипу		Збереженість дерев бука, %		Клас збереженості
	локалітет	країна	2003	2006	
<u>8771</u>	Гласгутте	Німеччина	84	84	3
<u>P2</u>	Грифіно	Польща	80	80	3
<u>8997</u>	Вохенстраус	Німеччина	54	54	4
<u>P7</u>	Суша	Польща	38	38	5
<u>8963</u>	Ділленбург	Німеччина	52	48	5
<u>8966</u>	Шлуктерн	Німеччина	40	40	5
<u>8975</u>	Глоруп	Данія	46	46	5
<u>8999</u>	Цвісель	Німеччина	80	80	3
<u>9018</u>	Вал Десмонс	Франція	40	40	5
<u>8995</u>	Айсенах	Німеччина	26	26	5
<u>8998</u>	Кауфбайрен	Німеччина	42	42	5
<u>9021</u>	Планоісе	Франція	58	58	4
<u>8947</u>	Ледніке Ровне	Словаччина	68	68	4
<u>U1</u>	Уголька	Україна	58	58	4
<u>8957</u>	Тарандт	Німеччина	40	40	5
<u>8968</u>	Сіннтал	Німеччина	64	64	4
<u>U8</u>	Завадів	Україна	38	38	5
<u>9001</u>	Ческі Крумлов	Чехія	30	30	5
<u>8955</u>	Герренберг	Німеччина	42	42	5
<u>U4</u>	Свалява – 1	Україна	68	68	4
<u>P8</u>	Лагов	Польща	64	64	4
<u>U2</u>	Усть-Чорна	Україна	72	72	3
<u>U13</u>	Міжгір'я	Україна	48	48	5
<u>8960</u>	Осбург	Німеччина	66	66	4
<u>8942</u>	Одергаус	Німеччина	94	94	2
<u>P5</u>	Млинари	Польща	46	37	5

Міжнародний код екотипу	Походження екотипу		Збереженість дерев бука, %		Клас збереженості
	локалітет	країна	2003	2006	
<u>9007</u>	Кладска	Чехія	66	66	4
<u>8943</u>	Медзілаборце	Словатчина	68	68	4
<u>8959</u>	Аппенталь	Німеччина	90	90	2
<u>8948</u>	Смоленіце	Словатчина	90	90	2
<u>8946</u>	Замулов	Словатчина	84	84	3
<u>8961</u>	Монтабаур	Німеччина	82	82	3
<u>U7</u>	Свалява – 2	Україна	50	50	4
<u>8996</u>	Ебелебен	Німеччина	34	34	5
<u>U10</u>	Рава-Руська	Україна	34	34	5
<u>M1</u>	Унгени	Молдова	90	90	2
<u>P4</u>	Нарол	Польща	78	78	3
<u>161</u>	Турмова	Польща	82	82	3
<u>U3</u>	Броди	Україна	92	92	2
<u>8962</u>	Дайстер	Німеччина	68	68	4
<u>8945</u>	Тренк	Словатчина	52	52	4
<u>8956</u>	Гайнзебанк	Німеччина	48	48	5
<u>8940</u>	Остенгольц-Шармбек	Німеччина	80	80	3
<u>8984</u>	Ангуяно	Іспанія	82	82	3
<u>9020</u>	Колеттес	Франція	80	80	3
<u>U5</u>	Розточчя	Україна	78	78	3
<u>9049</u>	Валлорх	Італія	46	46	5
<u>U12</u>	Перечин	Україна	16	16	-
<u>8954</u>	Еттенгайм	Німеччина	66	66	4
<u>8970</u>	Будінген – 1	Німеччина	66	66	4
<u>8952</u>	Гермескайл	Німеччина	86	86	2
<u>8938</u>	Бусшевалд	Німеччина	86	86	2
<u>8958</u>	Бовенден	Німеччина	64	64	4
<u>U6</u>	Мукачево	Україна	40	40	5
<u>P6</u>	Сташов	Польща	38	38	5
<u>9054</u>	Криніца	Польща	58	58	4
<u>8786</u>	Зеєлцертурм	Німеччина	74	74	3
<u>U9</u>	Волівець	Україна	62	62	4
<u>8974</u>	Грастен	Данія	32	32	5
<u>9053</u>	Ладек Здрой	Польща	44	44	5
<u>8971</u>	Будінген – 2	Німеччина	36	36	5
<u>8941</u>	Кірхгаймболанден	Німеччина	74	74	3
<u>9051</u>	Свібодзін	Польща	62	62	4
<u>9052</u>	Свіржина	Польща	44	44	5
<u>8964</u>	Гадамар	Німеччина	76	76	3
<u>8994</u>	Бад Сальцунген	Німеччина	62	62	4
<u>8953</u>	Ехінген	Німеччина	68	68	4
<u>8951</u>	Морбах	Німеччина	26	26	5
<u>U11</u>	Кобилецька Поляна	Україна	46	46	5
<u>8939</u>	Гарсефельд	Німеччина	54	54	4

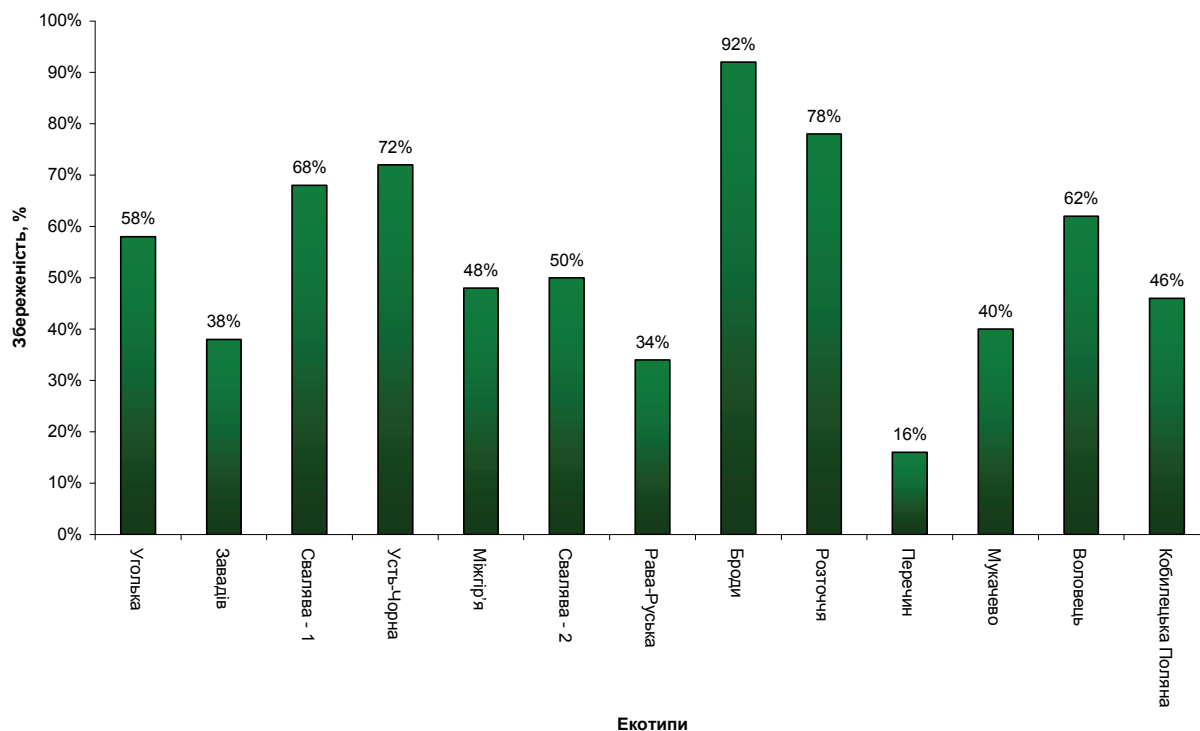


Рис.1. Збереженість дерев бука українських екотипів, 2006 р.

Як видно з таблиці 1 та рис. 1 і 2 збереженість дерев бука різних екотипів коливається в межах від 16 % (min) до 94 % (max). Найнижчі показники збереженості дерев бука виявлено в екотипів: Перечин (Україна) – 16 %; Айсенах (Німеччина) – 26 %; Морбах (Німеччина) – 26 %; Ческі Крумлов (Чехія) – 30 %; Грастен (Данія) – 32 %.

Найвищими значеннями збереженості дерев бука характеризуються екотипи: Одергаус (Німеччина) – 94 %; Броди (Україна) – 92 %; Унгени (Молдова) – 90 %; Смоленіце (Словаччина) – 90 %; Аппенталь (Німеччина) – 90 %.

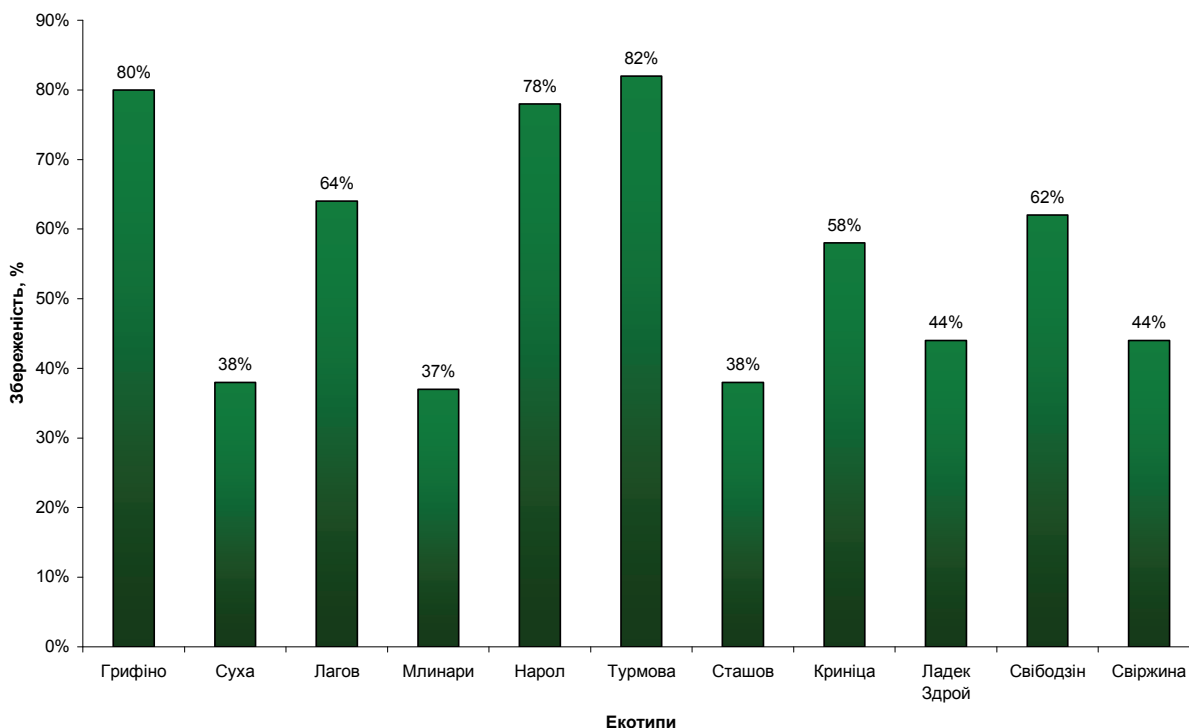


Рис.2. Збереженість дерев бука польських екотипів, 2006 р.

Збереженість дерев бука автохтонного, розточанського екотипу (Україна) становить

78 %. За три останні роки 2003-2006 рр. збереженість дерев бука екотипів представлених в географічних культурах не змінилась, за винятком двох – Ділленбург (Німеччина) та Млинари (Польща), збереженість яких зменшилась на 4 та 9% відповідно (табл. 1). Збереженість екотипів відповідає 2 (7 екотипів), 3 (15 екотипів), 4 (23 екотипи) і 5 (24 екотипів) класам, що свідчить про життєздатність культур, за винятком екотипу Перечин (Україна) збереженість якого складає всього 16 %, а культури з приживлюваністю менше 25% вважаються незадовільними (нежиттєздатними). Місцевий екотип Розточчя належить до 3 класу збереженості.

На загал дослідження свідчать, що збереженість дерев бука лісового різних екотипів в географічних культурах в умовах Розточчя характеризується значною мінливістю.

Збереженість екотипів польського походження коливається від 38 до 82 %. Нижня межа показника збереженості більш ніж вдвічі вища за українську, проте верхня межа є нижчою на 10%. Найвища збереженість в екотипів: Турмова, Грифіно, Нарол. Найнижча – в екотипів: Суха, Сташов, Ладек Здрой, Свіржина.

Збереженість екотипів німецького походження коливається від 26 до 94 %. Нижня межа показника збереженості вища за українську на 10%, верхня межа також є вищою на 2%. Найвища збереженість в екотипів: Одергаус, Аппенталь, Гермескайл, Бухенвальд. Найнижча – в екотипів: Айсенах, Морбах, Ебелебен, Будінген-2.

Збереженість решти екотипів коливається у межах від 32 до 90 %. Нижня межа показника їх збереженості майже вдвічі вища за українські екотипи, проте верхня межа є нижчою на 2%. Найвища збереженість в екотипів: Унгени (Молдова), Смоленіце і Замулов (Словаччина), Ангуано (Іспанія). Найнижча – в екотипів: Ческі Крумлов (Чехія), Грастен і Глоруп (Данія), Вал Десмонс (Франція). Загалом збереженість екотипів за країнами походження коливається від 39 до 90 %. Найвища збереженість дерев бука в географічних культурах на Розточчі притаманна екотипам з Молдови, Іспанії та Словаччини. Найнижча – екотипам з Данії, Італії та Чехії.

Література

1. *Гордієнко М.І., Гузь М.М., Дебринюк Ю.М., Мауер В.М.* Лісові культури. Підручник. – Львів: Камула, 2005. – 608 с.
2. *Горошко М. П., Миклуш С. І., Хомюк П. Г.* Біометрія: Навчальний посібник. – Львів: «Камула», 2004. – 236с.
3. *Криницький Г. Т.* та ін. / Криницький Г. Т., Попадинець І. М., Бондаренко В. Д., Крамарець В. О. Букові ліси Західного Поділля. – Тернопіль, Укрмедкнига, 2004. – 168 с.
4. *Швадчак І., Пауле Л., Вішни Й., Гемері Л.* Генетичний поліморфізм популяцій бука в Україні // Матеріали 46-ї науково-технічної конференції УкрДЛТУ л/г секція , 12-19 квітня 1994 р. / Львів, 1994. – С. 251–253.

Geographical cultures of European beech were planted in spring 1995 in Stradch training-production forest centre of USFWT in the framework of the International Program IUFRO “Evaluation of genetic resources of beech in Europe”. In the Ukrainian part of experiment 13 provenances of beech are represented, 1 population in Moldova and 56 provenances of Central, Western and Southern Europe.

ДУБОВЕЦ Н.И., ДЫМКОВА Г.В., БОНДАРЕВИЧ Е.Б., СОЛОВЕЙ Л.А., ШТЫК Т.И., СЫЧЕВА Е.А.

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,

Беларусь, 220027, Минск, ул. Академическая, 27, e-mail: N.Dubovets@igc.bas-net.by

**ХРОМОСОМНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ В СЕЛЕКЦИИ ТРИТИКАЛЕ
НА ПОВЫШЕНИЕ КАЧЕСТВА ЗЕРНА**

Согласно существующим прогнозам для удовлетворения потребностей растущего населения Земного шара в продовольствии уже к 2020 году необходимо будет увеличить объем его производства почти в два раза. В решении этой проблемы возможны два подхода: значительное увеличение урожайности главных пищевых (в основном, зерновых) культур, либо внедрение новых высокопродуктивных культур, способных занимать специфические сельскохозяйственные ниши. Из культур второй категории наиболее обещающей является созданная человеком зерновая культура тритикале. Ее популярность постоянно растет как вследствие увеличения урожайности и качества зерна, так и признания преимуществ перед другими зерновыми культурами при выращивании в стрессовых условиях, к каковым относятся низко плодородные, засушливые или засоленные почвы, а также среда, инфицированная вредными насекомыми и болезнями.

То обстоятельство, что в Беларуси преобладают почвы с невысоким уровнем плодородия, на которых получать хорошие и стабильные урожаи пшеницы удастся далеко не всегда, в немалой степени способствовало внедрению и быстрому распространению тритикале. В настоящее время по занятым под этой культурой посевным площадям (484 тыс. га) страна занимает третье место в мире. В Госреестр РБ включено 17 сортов, однако, все они зернофуражного использования. Отсутствие сортов тритикале продовольственного назначения связано с низкими хлебопекарными качествами культуры. Этот недостаток можно устранить с помощью методов хромосомной инженерии, позволяющих ввести в кариотип гексаплоидных форм хромосомы D генома пшеницы, несущие глиадинкодирующие локусы высокой селекционной значимости. При этом наиболее желаемым способом такой интрогрессии является замещение хромосомами D генома соответствующих гомеологов A или B геномов пшеницы при сохранении полного набора хромосом ржи [1, 2].

В сообщении обсуждены возможности и перспективы использования хромосомно инженерных методов в селекции тритикале на повышение качества зерна.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили формы гексаплоидных тритикале с D(A)- и D(B)-замещениями хромосом, полученные путем гибридизации различных форм 8х-х 4х-тритикале (таблица).

Гибридный материал был маркирован с использованием молекулярно-цитогенетических маркеров (С-бэндов) [3]. Общее содержание белка определяли методом Кьельдаля [4]. Количество и качество клейковины определяли методом седиментации (набухаемости) муки в уксусной кислоте [5].

Результаты и обсуждение

В ходе наших экспериментов по реконструкции кариотипа гексаплоидных тритикале путем создания D(A)- и D(B)-замещений хромосом было установлено, что при отсутствии искусственного отбора в гибридном материале преобладают формы с множественными (2-4) замещениями хромосом (таблица).

Более того, пробный анализ общего содержания белка продемонстрировал их преимущество перед формами с одиночными замещениями. Это послужило поводом для оценки возможностей практического использования форм тритикале с комбинированным пшеничным компонентом кариотипа. С этой целью был проведен сравнительный анализ цитологической стабильности и экспрессивности ряда хозяйственно-полезных признаков у форм тритикале с разным количеством межгеномных замещений хромосом. Было показано, что формы с реконструированным кариотипом вне зависимости от количества замещенных пар хромосом характеризуются высоким уровнем мейотической стабильности, что обеспечивает сохранение созданных межгеномных замещений в ходе репродукции материала (рисунки 1, 2).

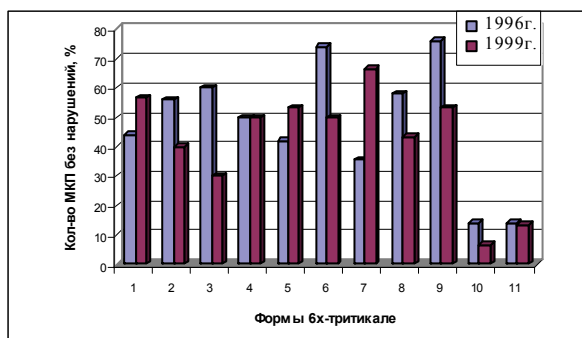


Рисунок 1 - Количество МКП без нарушений на стадии метафазы I замещенных гексаплоидных тритикале

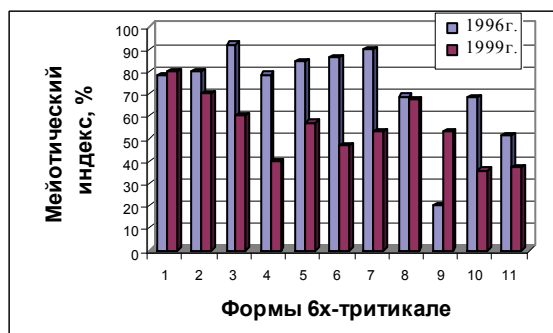


Рисунок 2 - Мейотический индекс у замещенных гексаплоидных тритикале

Примечание: 1, 2, 3, 4, 5 – формы с 3-4 парами хромосом D генома; 6,7, 10, 11 – формы с 1-2 парами хромосом D генома; 8, 9 – формы без замещений.

По содержанию белка в зерне формы с 3-4-мя парами хромосом D генома в среднем на 4% превосходили формы с 1-2-мя парами хромосом (рисунок 3).

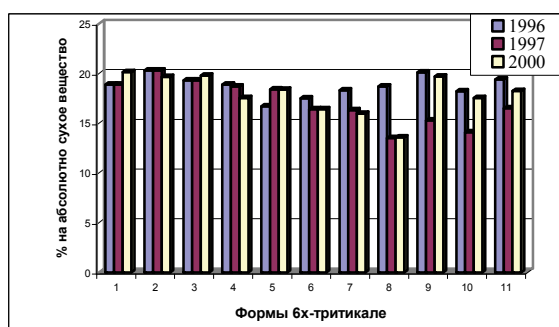


Рисунок 3 - Общее содержание белка в зерне замещенных гексаплоидных тритикале

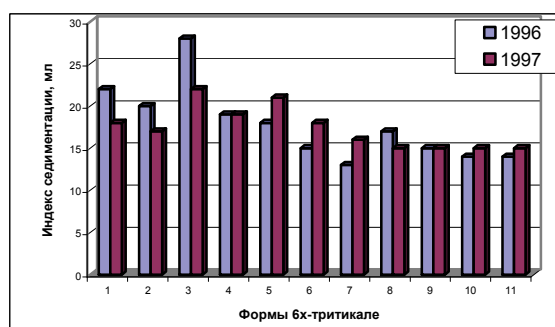


Рисунок 4 - Индекс седиментации у замещенных гексаплоидных тритикале

Таблица - Типы межгеномных замещений хромосом у 6х-тритикале, полученных путем гибридизации 8х- х 4х-тритикале (F₁₃–F₁₄)

Комбинация скрещивания	Типы межгеномных замещений хромосом
25AД20 x ПРАТ21	1D(1A)
	1D(1A), 2D(2B)
	1D(1A), 3D(3A)
	1D(1A), 6D(6B)
	1D(1A), 3D(3A),6D(6B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)
	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A),6D(6B)

25АД20 x ПРАТ72	1D(1A), 6D(6B)
ПРАО1 x ПРАТ16	2D(2A)
	3D(3B)
ПРАО1 x ПРАТ72	1D(1A), 2D(2B)
	1D(1A), 3D(3A)
	1D(1A), 6D(6B)
	2D(2B), 6D(6B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)
	1D(1A), 2D(2B), 4D(4B)
	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)
	1D(1A), 3D(3A), 7D(7A)
	1D(1A), 4D(4B), 7D(7A)
	2D(2A), 3D(3A), 6D(6B)
	1D(1A), 4D(4B), 6D(6B)
	1D(1A), 2D(2B), 4D(4B), 7D(7A)
	1D(1A), 2D(2A), 6D(6B), 7D(7A)
ПРАД20 x ПРАТ12	1D(1A), 2D(2B)
ПРАД20 x ПРАТ21	1D(1A), 2D(2B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)
ПРАД20 x ПРАТ72	1D(1A)
	1D(1A), 2D(2B)
	3D(3B), 4D(4B), 1R(1B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A)
	1D(1A), 2D(2B), 4D(4B)
	1D(1A), 2D(2B), 6D(6B)
	1D(1A), 2D(2B), 3D(3A), 6D(6B)

Существенное преимущество форм с множественными межгеномными замещениями хромосом пшеницы было отмечено и по индексу седиментации (рисунок 4), что, в целом, свидетельствует о перспективности включения таких форм в селекционный процесс с целью создания сортов тритикале продовольственного назначения.

На основании полученных данных было предложено два подхода к созданию сортов тритикале продовольственного назначения:

- синтез замещенных форм тритикале на основе генофонда современных районированных сортов тритикале, ржи и пшеницы, обладающей высокими хлебопекарными качествами;
- использование синтезированных ранее замещенных форм бх-тритикале для интрогрессии хромосом D генома в существующие сорта культуры.

Для оценки эффективности второго из предложенных подходов нами были проведены скрещивания тритикале сорта Kargo с линией, содержащей два типа межгеномных замещений хромосом – 1D(1A) и 2D(2B). Хромосомный анализ гибридного материала, полученного от скрещивания, показал наличие у подавляющего большинства растений (более 90%) либо 1D хромосомы, либо обеих хромосом D генома. При этом хромосомы D генома, как правило, присутствовали в дисомном состоянии, что говорит о

завершенности процесса стабилизации кариотипа гибридных форм. На основании полученных данных можно сделать вывод, что гибридизация замещенных линий с сортами тритикале является высоко результативным способом интрогрессии хромосом D генома пшеницы в кариотип последних.

Что касается первого подхода, то его реализация требует более длительного периода и в настоящее время ведутся работы в этом направлении.

Выводы

Проведенный анализ подтвердил эффективность применения хромосомно инженерных технологий для создания сортов тритикале продовольственного назначения. Показана перспективность включения в селекционный процесс для этих целей рекомбинантных форм тритикале с множественными D(A)-, D(B)-замещениями хромосом. Предложены наиболее эффективные стратегии создания сортов тритикале продовольственного назначения на основе хромосомных технологий и молекулярно-цитогенетического маркирования гибридного материала

Литература

1. *Hohmann U., Kazman M.E.* Molecular, cytogenetical and biochemical characterisation of synthetic hexaploid Triticale involving chromosome 1D // Current topics in plant cytogenetics related to plant improvement, Wien, WUV-Univ.-Verl. - 1998. - P. 364 - 370.

2. *Lafferty J., Lelley T.* Substitution of chromosome 1D into hexaploid Triticale to improve bread-making quality // Current topics in plant cytogenetics related to plant improvement. Wien: WUV-Univ.-Verl. - 1998. - P.376 - 380.

3. Идентификация хромосом А и D геномов пшеницы с использованием замещений и перестроек между гомеологами у пшеницы и тритикале / Н.С. Бадаев [и др.] // Докл. Акад. Наук СССР. - 1983. - Т.273., №4. - С. 994-996.

4. *Шаниро Д.К.* Практикум по биологической химии // Минск.: Высшая школа. 1976. 288 с.

5. Методические рекомендации по оценке качества зерна // М. 1977. 27 с.

Резюме

В статье обсуждаются возможности использования методов хромосомной инженерии в селекции тритикале на повышение качества зерна. Обоснована целесообразность синтеза рекомбинантных форм гексаплоидных тритикале с множественными межгеномными замещениями хромосом пшеницы. Предложены стратегии создания продовольственных сортов тритикале, основанные на применении хромосомных технологий с поэтапным молекулярно-цитогенетическим маркированием гибридного материала.

The article concerns the scope for using chromosome engineering methods in triticale breeding for improvement of the grain quality. Advisability of triticale hexaploid form syntesis with multiple intergenomic substitutions of wheat chromosomes is substantiated. Strategies were proposed for developing cultivars for food purposes based on applying chromosome technologies with staged molecular-cytogenetic marking of hybrid material.

ИЛЬЯСОВ Р.А., ШАРЕЕВА З.В., ПОСКРЯКОВ А.В, НИКОЛАЕНКО А.Г.

*Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН
Россия, 450054, г.Уфа, ул. Пр. Октября, 71. e-mail: apismell@hotmail.com*

ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА БАШКИРСКОЙ ПЧЕЛЫ

Пчела подвида *Apis mellifera mellifera* L. (темная европейская пчела или пчела среднерусской расы) некогда занимала огромную территорию от Британских островов до Урала вдоль северной границы естественного ареала вида. Эволюция этого подвида

проходила в суровых природно-климатических условиях, в результате чего он приобрел свойства, обеспечивающие его преимущество перед другими подвидами пчел в Северной Европе (Шафиков с соавт., 2002). Зональные перемещения пчел, скрещивание разных подвидов в программах улучшения и размножения привели к потере некоторых полезных свойств генофонда. За последние несколько десятков лет во многих регионах России и странах Западной Европы произошла и происходит массовая гибридизация пчел, что привело к необратимым процессам, препятствующим восстановлению исходного генофонда (Черевко, 2005).

Материалы и методы

Нами были исследована локальная популяция башкирской пчелы *Apis mellifera mellifera* северной части ареала с использованием морфометрических и молекулярно-генетических методов. Для генетических исследований были отобраны пчелы с 42 пасек трех северных районов Республики Башкортостан (Бирский, Караидельский, Мишкинский), не менее чем из 25% пчелосемей с пасеки. Для сравнения были взяты популяции пчел Бурзянского и Татышлинского районов, ранее отнесенные к подвиду *A.m.mellifera*, и популяция Иглинского района республики Башкортостан, ранее отнесенные к пчелам гибридного происхождения. С каждой семьи было взято по 5 рабочих особей. Нами был изучен полиморфизм трех вариабельных микросателлитных локусов ar243 (Solignac et al., 2003), 4a110 (Haberl, Tautz, 1999) и A8 (Franck et al., 1998). Как известно, микросателлитные маркеры позволяют выявлять генетическую дифференциацию популяций в тех случаях, когда она не обнаруживается по аллозимным и другим пептидным маркерам, например, среди близкородственных популяций или экологических групп одного вида, а также подвидов (Bernatchez et al., 1998; Brunner et al., 1998, Primmer et al., 1999).

Результаты и обсуждения

Микросателлитный locus ar243 был представлен тремя аллелями 1, 2 и 3. При этом с максимальной частотой 0,80 аллель 1 была представлена в гибридной иглинской выборке, а в остальных колебалась в пределах 0,42 – 0,58, тогда как караидельская выборка имела промежуточное значение 0,70. Напротив, аллель 2 была минимальна в иглинской выборке (0,12), а в остальных варьировала в диапазоне 0,23-0,40. Реже всего встречалась аллель 3, частота которой в изучаемых выборках (за исключением бурзянской) в основном не превышала величины 0,10. В выборке из бурзянской популяции аллель 3 была представлена с частотой 0,35, что можно предположить в качестве маркера южной башкирской популяции. Распределение генотипов данного локуса показало, что наиболее представлен генотип 11 с частотой от 0,29 (бурзянская) до 0,70 (иглинская). Генотип 23 в бирской, караидельской и татышлинской популяциях отсутствовал. Гибридная иглинская популяция явно отличалась от остальных по частотам генотипа 11 – 0,70 и генотипа 22 – 0,03. Среди оставшихся также наблюдалась некоторая подразделенность: бурзянская выборка выделялась по частоте 0,26 генотипа 33, а бирская – мишкинская – караидельская группа – по частоте от 0,26 до 0,38 генотипа 12.

По результатам анализа другого ядерного маркера, микросателлитного локуса 4a110, можно отметить, что аллели 1 и 2 были представлены практически в равных долях, тогда как аллель 3 встречалась очень редко, либо совсем отсутствовала в выборках. Наиболее часто встречались генотипы 11 (0,20-0,60), 22 (0,10-0,28) и 12 (0,30-0,49). Частота встречаемости генотипов 33, 13 и 23 по многим выборкам была низкой (<0,05), а в некоторых составляла 0. Иглинская выборка отличалась от других частотами аллеля 1 (0,75 против 0,45-0,57 у прочих) и аллеля 2 (0,25 против 0,43-0,52), а также частотами генотипа 11 (0,60 против 0,20-0,33) и генотипа 22 (0,10 против 0,20-0,28). Частоты аллелей и генотипов в других выборках были приблизительно равными.

При изучении микросателлитного локуса A8 ядерной ДНК в исследуемых выборках пчел был обнаружен более широкий спектр аллелей, по сравнению с другими локусами, число которых в отдельных выборках достигало 5 (4 и 5 аллели были обнаружены в единичных случаях). Наиболее часто встречались генотипы 11, 13 и 33. Генотипы 12, 14 и

15 встречались редко (<0,05), а генотипы 22, 44, 55, 24, 25, 35 и 45 отсутствовали. Иглинская популяция отличалась от прочих частотами аллеля 1 (0,48 против 0,69-0,96) и аллеля 3 (0,48 против 0,02-0,27). Остальные аллели встречались достаточно редко. Помимо этого иглинская популяция выделялась по частотам генотипа 11 (0,17 против 0,40-0,80) и генотипа 33 (0,20 – против 0,00-0,08). По частоте генотипа 13 караидельская выборка (0,50) приближалась к иглинской (0,57 против 0,04-0,17 у четырёх оставшихся).

Таким образом, нами были получены предварительные результаты по полиморфизму трех микросателлитных локусов ar243, 4a110 и A8 ядерной ДНК в исследуемых и сравниваемых выборках пчел. Результаты показывают, что популяции северной части ареала башкирской пчелы полиморфны по трем микросателлитным локусам, что характеризует их значительную генетическую гетерогенность и высокий уровень биоразнообразия. Полученные результаты будут служить основой для получения основных генетических характеристик популяций пчел северной части ареала республики Башкортостан.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 08-04-97039-р-поволжье-а.

Литература

1. *Черевко Ю.А.* Планы породного районирования и метизация пчел // Пчеловодство. 2005. №5. С.34-35.
2. *Шафигов И.В., Баймуратов А.Г.* Породы пчел // Пчеловодство. - 2002. - №4. - С. 10. *Bernatchez L., Wilson C.C.* Comparison phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // *Mol. Ecol.* 1998. Vol. 7. P. 431-452.
3. *Brunner P.C., Douglas M.R., Bernatchez L.* Microsatellite and mitochondrial DNA assessment of population structure and stocking effects in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Teleostei, Salmonidae) from central Alpine lakes // *Mol. Ecol.* 1998. Vol. 7. P. 209-230.
4. *Franck P., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.-M.* The origin of west European subspecies of honeybees (*Apis mellifera*): new insights from microsatellite and mitochondrial data // *Evolution.* - 1998. - V. 52. - P. 1119–1134.
5. *Haberl M., Tautz D.* Tri- and tetranucleotide microsatellite loci in honey bees (*Apis mellifera*) – a step towards quantitative genotyping // *Molecular Ecology.* - 1999. - V. 8. - P. 1351-1362.
6. *Primmer C.R., Aho T., Piironen J. et. al.* Microsatellite analysis of hatchery stocks and natural populations of arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from the Nordic region: implications for conservation // *Hereditas.* 1999. - Vol. 130. P. 277-289.
7. *Solignac M., Vautrin D., Loiseau A., Mougel F., Baudry E., Estoup A., Garnery L., Haberl M., Cornuet J.-M.* Five hundred and fifty microsatellite markers for the study of the honeybee (*Apis mellifera* L.) genome // *Molecular ecology notes.* 2003. Vol. 3. P. 307-311.

Резюме

Нами были получены предварительные результаты по полиморфизму трех микросателлитных локусов ar243, 4a110 и A8 ядерной ДНК в выборках пчел трех северных районов Республики Башкортостан. Результаты показали, что популяции северной части ареала башкирской пчелы полиморфны по трем микросателлитным локусам, что характеризует их гетерогенность и высокий уровень биоразнообразия.

We got preliminary results on polymorphisms of three microsatellite locuses ar243, 4a110 and A8 of nuclear DNK at bees from three northern regions of the Bashkortostan republic. The results showed that populations of the north part of area of the bashkir bee polymorphic on three microsatellite locuses that characterizes their heterogeneity and high level of biodiversity.

**ИШМУРАТОВА Н.М.¹, САЛИМОВ С.Г.², ГИНИЯТУЛЛИН М.Г.²,
ЯКОВЛЕВА М.П.¹, ИШМУРАТОВ Г.Ю.¹**

¹*Институт органической химии Уфимского научного центра РАН,
Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 71, e-mail: insect@anrb.ru*

²*Башкирский государственный аграрный университет,
Россия, 450001, г. Уфа, ул. 50-летия Октября, 34.*

ВЛИЯНИЕ ПОДКОРМОК С ЙОДПОЛИМЕРАМИ НА СОХРАННОСТЬ ПЧЕЛ

В пчеловодстве остаются актуальными две взаимосвязанные задачи – оптимизация кормления и оздоровление пчелиных семей. В связи с этим определенный интерес проявляется к применению микроэлементов, в частности, йода. К тому же йод является эффективным антисептиком и дезинфектантом, обладая широким спектром бактерицидного, фунгицидного, антигельминтного, антивирусного и противопротозойного действия. В комплексах с некоторыми полимерами йод теряет раздражающие и токсические свойства, но сохраняет отмеченную двойность действия. Представляется, что это повышает привлекательность комплексов при использовании, например, для коррекции йодной недостаточности и стимулирования развития, в том числе в пчеловодстве. Также ценным является то, что некоторые полимеры сами являются лекарственными средствами [3].

При анализе литературы по пчеловодству выявилось отсутствие сведений о садковых экспериментах по оценке влияния йода на жизнедеятельность пчел. В связи с этим нами была поставлена задача: изучить влияние подкормок с препаратами йода на сохранность пчел в садках. Для сравнения были выбраны: йодид калия, раствор йода спиртовой 5%, йодполивинилпирролидон, монклавит-1.

Глубокие и многоплановые исследования по применению йодистого калия в качестве добавки при подкормке пчелиных семей, в ходе которых были получены положительные результаты, проведены В.Г. Голоскоковым [1]. Йодид калия не обладает бактерицидными свойствами, является неустойчивым соединением и относится к группе препаратов средней степени токсичности. Для лечения пчел от аскофероза был предложен раствор йода спиртовой 5% в сахарном сиропе [2], но рекомендуемая доза превышала растворимость кристаллического йода в воде. Монклавит-1 – лекарственное антисептическое и дезинфицирующее средство широкого спектра действия, представляющее собой водно-полимерную систему на основе йода в форме комплекса поли-N-виниламидациклосоульфойодида [4]. Сообщение о применении йодполивинилпирролидона было сделано нами в работе [3].

Материалы и методы

Использовался энтеродез (поливидон, низкомолекулярный поливинилпирролидон), являющийся дезинтоксикационным средством для приема внутрь. Для приготовления комплекса для садкового эксперимента в водный раствор полимера вносилось необходимое количество раствора йода спиртового 5%. В опытах В.Г. Голоскоковым было определено, что доза, равная 4 мг йода (в виде KI) на один литр подкормки (50%-ный сахарный сироп), дает максимальный эффект в условиях Ульяновской области. В целях обеспечения корректности сравнения мы апробировали эту же концентрацию (по суммарному количеству йода) для всех испытуемых препаратов.

Садки были заселены пчелами 1-3-х дневного возраста по 50 шт. и разделены на 5 групп по 3 садка. Пчелы группы №1 являлись контролем и получали 50%-ный сахарный сироп, пчелы опытных групп получали сироп с добавками: №2 – йодид калия, №3 – раствор йода спиртовой 5%, №4 – йодполивинилпирролидон, №5 – монклавит-1. Опыт проводили в комнатных условиях, пчелам давалась также водопроводная вода. Корм и вода добавлялись по мере убывания и заменялись на свежие однократно в конце 11-х суток, с этого же времени проводился учет их расходования. Для оценки каловой нагрузки измерялась масса задней кишки у оставшихся пчел.

Результаты и обсуждение

Данные опыта по сохранности пчел представлены в табл.

Таблица

*Динамика гибели пчел при подкормке препаратами йода, n=3, 2008 г.
(начало опыта-07.09, окончание-27.09)*

Сутки учета	Контроль	Йодид калия	Раствор йода спиртовой 5%	Йодполивинилпирролидон	Монклавит-1
	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m
3	<u>1,7±1,2</u> 3,3	<u>1,3±0,7</u> 2,7	<u>1,7±0,9</u> 3,3	<u>3,7±1,2</u> 7,3	<u>2,7±0,9</u> 5,3
4	<u>3,0±0,6</u> 6,0	<u>4,3±1,2</u> 8,7	<u>6,3±0,7</u> 12,7	<u>6,3±0,9</u> 12,7	<u>6,7±3,0</u> 13,3
5	<u>3,3±0,7</u> 6,7	<u>5,0±1,5</u> 10,0	<u>8,7±1,2</u> 17,3	<u>6,3±0,9</u> 12,7	<u>8,0±3,1</u> 16,0
7	<u>5,0±1,5</u> 10,0	<u>6,0±2,0</u> 12,0	<u>10,0±1,0</u> 20,0	<u>7,0±0,6</u> 14,0	<u>8,7±3,5</u> 17,3
9	<u>8,3±0,9</u> 16,7	<u>10,3±4,4</u> 20,7	<u>12,7±1,2</u> 25,3	<u>8,7±0,7</u> 17,3	<u>11,0±4,0</u> 22,0
11	<u>12,0±1,2</u> 24,0	<u>15,0±4,2</u> 30,0	<u>17,7±0,7</u> 35,3	<u>11,3±0,7</u> 22,7	<u>13,7±3,3</u> 27,3
13	<u>15,7±2,7</u> 31,3	<u>17,7±3,5</u> 35,3	<u>22,0±1,5</u> 44,0	<u>14,7±2,3</u> 29,3	<u>18,0±3,2</u> 36,0
15	<u>18,3±3,2</u> 36,7	<u>18,7±3,8</u> 37,3	<u>25,0±3,1</u> 50,0	<u>15,7±1,9</u> 31,3	<u>19,7±3,3</u> 39,3
17	<u>26,3±1,7</u> 52,7	<u>23,0±5,9</u> 46,0	<u>28,3±2,9</u> 56,7	<u>22,0±3,2</u> 44,0	<u>25,0±4,6</u> 50,0
19	<u>28,7±3,0</u> 57,3	<u>29,3±5,9</u> 58,7	<u>31,3±0,9</u> 62,7	<u>25,0±2,9</u> 50,0	<u>29,0±4,2</u> 58,0
20,5	<u>30,3±2,2</u> 60,7	<u>32,7±4,8</u> 65,3	<u>34,0±1,0</u> 68,0	<u>26,3±3,2</u> 52,7	<u>29,3±4,4</u> 58,7

Примечание: в числителе – абсолютное число погибших пчел (шт.), а в знаменателе – % погибших в сумме с предыдущим показателем.

Неожиданно результаты контрольной группы, занимая среднее положение среди групп эксперимента, оказались лучше, чем по группам №2 и 3. Причем наихудшие результаты получены по группе №3, получавшей раствор йода спиртовой 5%. Результаты групп №4 и 5 оказались выше контроля, и наилучшие результаты по сохранности к окончанию опыта получены в группе, где пчелам давалась подкормка с йодэнтеродезом, но разница с контролем, составляющая 8,0%, не является достоверной.

На графиках, где приводится суммарное количество погибших пчел по группе, наблюдается более интенсивный отход пчел в начальный период, на 3-5-е сутки, особенно по группам № 3-5 (рис.1). Скорее всего, это объясняется влиянием каких-либо иных факторов (например, различное качество пчел и др.), так как в этот промежуток времени воздействие испытываемых препаратов вряд ли могло так отрицательно отразиться на состоянии пчел. По ходу же эксперимента, с течением времени, становится заметной тенденция снижения гибели в садках, где пчелы получали сахарный сироп с йодом в виде комплекса с полимером. Эта тенденция более четко проявляется на рис.2, где представлены графики, из которых исключено количество погибших пчел в течение 5-и суток, отражающееся на последующих результатах как постоянная составляющая. Привлекают внимание изменения в динамике отхода пчел, в частности, некоторое снижение значений по всем группам на 5-7-е и 13-15-е сутки. Пока можно лишь предположить, что эти колебания могут быть связаны с возрастными изменениями в организме пчел.

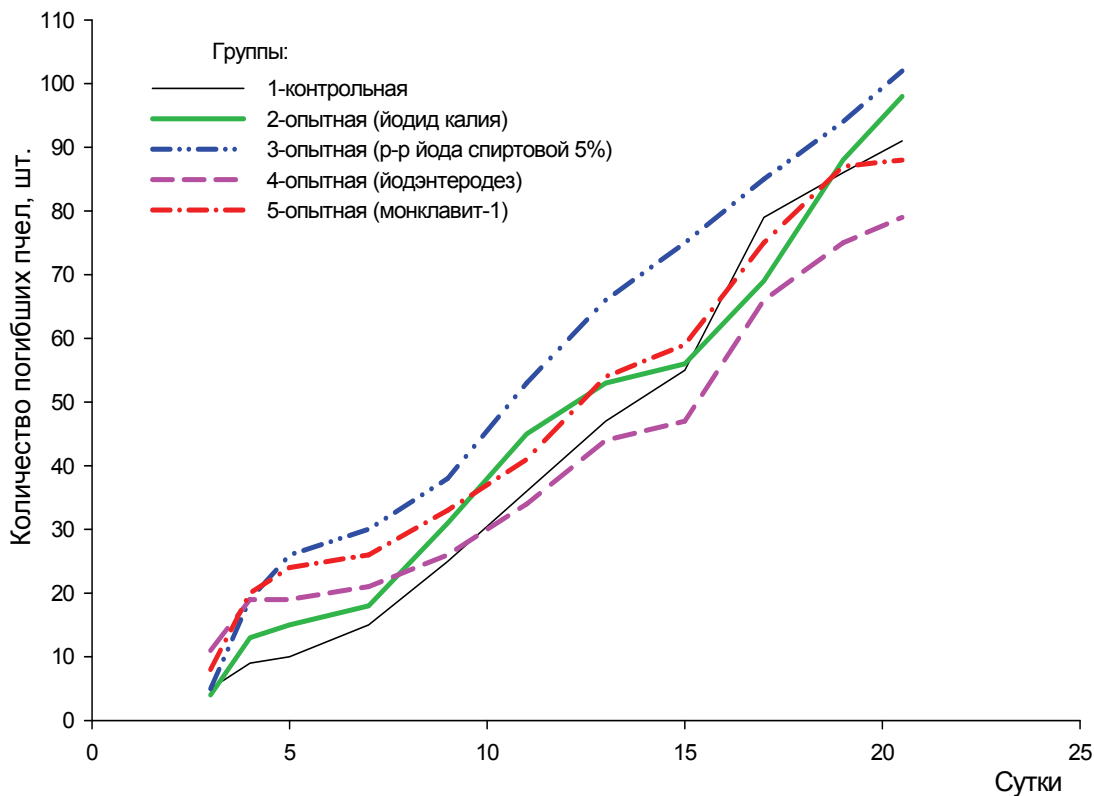


Рис. 1. Динамика гибели пчел, n = 3.

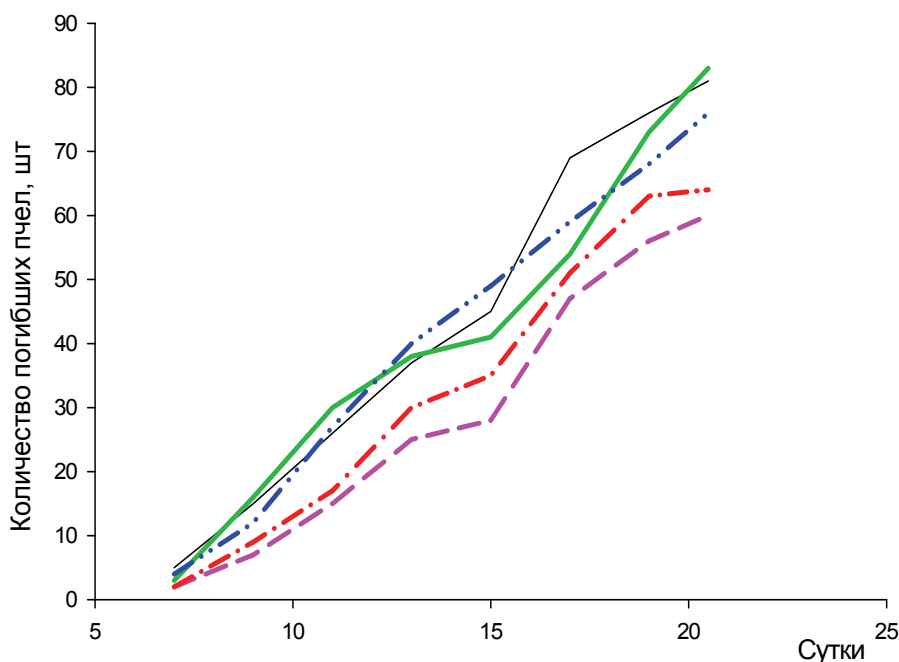
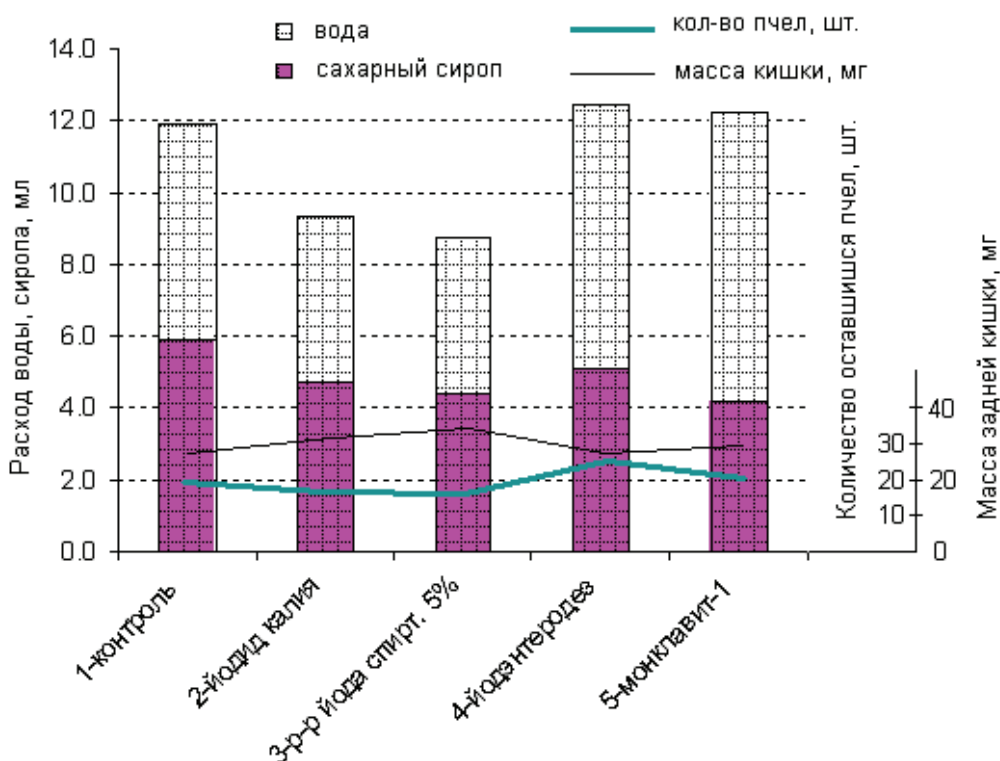


Рис. 2. Динамика гибели пчел после 5-и суток, n = 3.

Обращает на себя внимание и довольно значительное потребление воды (рис.3), даже с учетом возможности испарения. Приблизительно на одинаковом уровне и больше других воду израсходовали пчелы контрольной группы и групп №4,5. Максимальное количество сиропа забрали пчелы контрольной группы, наименьшее – группы №5, получавшие препарат монклавит-1. Наблюдается положительная корреляция количества израсходованного сиропа с количеством оставшихся пчел. При этом необходимо отметить, что в группах №4 и 5 сохранность пчел выше, но корма израсходовано меньше,

чем в контрольной группе. Средние значения массы задней кишки составили по группам: 1-26,6±6,5 мг, 2-33,4±8,7 мг, 3-35,7±6,1 мг, 4-29,0±6,6 мг, 5-30,1±6,0 мг. Измерения каловой нагрузки показали существенный разброс в полученных значениях, что могло быть вызвано тем, что часть пчел успела освободить кишечник. Особенно это касается контрольной группы, пчелы которой имели наименьшую среднюю массу задней кишки, но при этом израсходовали наибольшее количество сиропа. Значения массы задней кишки, вынесенные также на диаграмму (рис.3), показывают определенную обратную корреляцию с



количеством оставшихся в живых пчел.

Рис.3. Расход воды и сиропа с 12-х суток, n=3

Выводы

Таким образом, полученные предварительные результаты позволили выявить положительное влияние подкормок с йодополимерами на жизнедеятельность пчел и необходимость продолжения исследований с изучением совокупности морфофизиологических и биохимических показателей.

Conclusions

Thus, the received preliminary results have allowed to reveal positive influence foraging with iodopolymers on ability to live of bees and necessity of continuation of researches with set studying morphophysiology and biochemical indicators.

Литература

1. *Голоскоков В.Г.* Влияние подкормок с йодистым калием на некоторые морфофизиологические показатели и продуктивность пчел // Ульяновск. – 1977. – С. 41-51.
2. *Зенухина Н.З.* Аскосфероз и меры борьбы с ним // Пчеловодство. – 1995. – № 6. – С. 24-25.
3. *Ишмуратов Г.Ю., Ишмуратова Н.М., Салимов С.Г., Гиниятуллин М.Г.* Йодополимеры в пчеловодстве // Пчеловодство. – 2005. – № 5. – С. 29-30.
4. [http:// monclavit.ru/svedeniya o preparate/svedeniya o preparate.php](http://monclavit.ru/svedeniya_o_preparate/svedeniya_o_preparate.php).

Работа выполнена при поддержке Гранта РФФИ № 08-03-99029-р_офи «Создание препаратов для борьбы с болезнями и вредителями пчел».

КОБИЗЄВА Л.Н., БЕЗУГЛА О.М. ДІДОВИЧ С.В.

Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва УААН, Україна, 61060, Харків, проспект Московський 142, e-mail: ppi@kharkov.ukrtel.net

Південна дослідна станція Інституту сільськогосподарської мікробіології УААН, Україна, 97513, Крим, Сімферопольський р-н, смт. Гвардійське, вул. К.Маркса, 107, e-mail: uosmicrobiology@rambler.ru

СКРИНІНГ КОЛЕКЦІЇ НУТУ ЗА РЕАКЦІЮ НА ПЕРЕДПОСІВНУ ОБРОБКУ НАСІННЯ ШТАМАМИ *MESORHIZOBIUM CICERI*

Нут – цінна продовольча і кормова культура, яка має високу стійкість до посухи, практично не ушкоджується гороховою зернівкою та високотехнологічна при збиранні. У зв'язку зі змінами клімату нут набуває в землеробстві України особливого значення. Стимує процес широкого впровадження сортів нуту в аграрне виробництво недостатнє вивчення біології та генетичного потенціалу цієї культури, відсутність рекомендацій по технологіях вирощування нових сортів. Для підвищення продуктивності бобових рослин, родючості ґрунтів за рахунок симбіотичної фіксації азоту – найбільш дешевого, екологічно чистого джерела цього елемента для землеробства, застосовують передпосівну інокуляцію насіння нуту біопрепаратами на основі селекційних штамів *Mesorhizobium ciceri*. Такий агроприйом традиційно має назву нітрагінізація. На її ефективність впливає багато чинників, серед яких значне місце займає специфічність взаємодії генотипів сортів нуту і штамів ризобій. Пошук джерел з позитивною реакцією на обробку насіння високоефективними штамми ризобій і впровадження їх в селекційний процес важливо для генетичного удосконалення саме макросимбіоту за ефективністю симбіотичної азот-фіксації, що надалі забезпечить ефективне створення нових конкурентоспроможних сортів нуту для активного впровадження у сільськогосподарське виробництво.

Метою досліджень було вивчити реакцію колекційних зразків нуту двох нетаксономічних груп – *kabuli* та *desi* на передпосівну обробку насіння високоефективними штамми *M. ciceri* та оцінити доцільність нітрагінізації сучасних сортів нуту на фоні раніше інтродукованої популяції ризобій нуту.

Матеріали і методи

В дослідах використовували два селекційних штами *M.ciceri* 065 і Н-12; сорок п'ять зразків нуту різного походження із 13-ти країн Європи, Азії і Америки, з яких: тип *kabuli* із світлим насінням - 20 зразків і тип *desi* з темним насінням – 25 зразків. Досліди проводили в лабораторних і польових умовах за загально прийнятими методиками. Польові випробування були проведені на чорноземі звичайному на дослідних полях Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва УААН. Розмір ділянки – 2 м² без повторень, схема посіву - 30x10 см. Ефективність нітрагінізації сортів нуту Ризобіофітом на основі штаму *M. ciceri* 065 досліджували на лучно-чорноземному ґрунті на дослідних ділянках Південної дослідної станції ІСГМ УААН. Облікова площа ділянок складала 4,2 м², повторність дослідів 4-х разова, розміщення варіантів рендомізоване. Перед посівом насіння нуту зволожували (1,5% від маси) водною суспензією семидобової культури кожного штаму *M. ciceri* із розрахунку 10⁶ бактерій на насінину, в контролі - водою. Після дію нітрагінізації насіння семи зразків нуту штамом *M.ciceri* 065 вивчали в порівнянні з українськими селекційними зразками та російським сортом Краснокутський 123. Агротехніка відповідала загально прийнятій при вирощуванні нуту в східній частині Лісостепу та Степу України. Попередником була озима пшениця, протруйники і гербіциди не застосовували, бур'яни

знищували вручну. Урожай збирали снопами. Отриману масу насіння перераховували на 100 % чистоту та 14% вологість. Фенологічні спостереження проводили згідно методичних вказівок ВІР з вивчення зернобобових культур [1]. Для визначення ефективності бобово-ризобіального симбіозу в період найбільшої фізіологічної активності рослин – фазі цвітіння проводили відбір по 5 або 10 рослин у 3-х або 4-х повтореннях кожного варіанту досліду і аналізували за симбіотичними показниками: кількістю, біомасою і нітрогеназною активністю корневих бульбочок. Нітрогеназну активність визначали ацетиленовим методом на газовому хроматографі „Chrom-5” [2].

Опис зразків за господарськими властивостями проводився згідно класифікатору роду *Cicer L.* [3]. Сортозразки нуту на стійкість до фузаріозу і аскохітозу оцінювалися на природному фоні згідно методичних вказівок [4, 5]. Статистичну обробку отриманих результатів проводили методом дисперсійного аналізу [6].

Результати та обговорення

Погодні умови в зоні Лісостепу у роки досліджень сприятливо склалися для розвитку і плодоутворення нуту. Високі температури повітря, починаючи з II декади червня, сягали до 32-37°C і пригнічували розвиток аскохітозу, періодичні помірні дощі в другій половині вегетації нуту сприяли оптимальному наливу, що дозволило рослинам сформувати високий врожай якісного насіння.

В результаті проведених досліджень встановлена висока ефективність передпосівної інокуляції нуту штамом *M. ciceri* 065. Застосування штаму *M. ciceri* Н-12 в умовах Харківської області виявилось менш ефективним, про що свідчить біомаса корневих бульбочок і урожайність насіння. Так, у національного стандарту Краснокутський 123, UD0500101 (Росія) при інокуляції штамом 065 маса бульбочок з рослини перевищувала контроль майже в 17 разів, а урожайність насіння складала 110% до контролю. При інокуляції штамом Н-12 маса бульбочок з рослини перевищувала контроль тільки в 7 разів, а урожайність насіння була на рівні контролю.

Передпосівна обробка насіння штамом *M. ciceri* 065 позитивно впливала на біомасу бульбочок, крупність і урожайність насіння. Суттєвого впливу на схожість, тривалість міжфазних періодів, висоту рослин, прикріплення нижніх бобів не виявлено. Нітрагінізація забезпечила формування біомаси бульбочок в 2-32 рази вище за контроль. Маса 1000 насінин у сорту Тріумф, UD0501163 (Україна) при інокуляції ризобіями в середньому перевищила на 51 г контроль, а урожайність насіння – на 46%. Цей сорт був найбільш чутливим на інокуляцію насіння штамом 065.

За результатами 2006-2008 рр. суттєвої різниці між реакцією світлонасінневих і темнонасінневих зразків нуту на інокуляцію не виявлено. Всього позитивно відізналися на передпосівну обробку насіння ризобіями 34 зразки, у яких урожайність насіння була підвищена на 3 г/м² і більше. У 13 зразків виявлено підвищення урожайності насіння, у порівнянні з контролем, більш ніж на 16 % (табл. 1).

Таблиця 1

Зразки нуту з позитивною реакцією на передпосівну інокуляцію насіння штамом *M. ciceri* 065 (середнє за 2007-2008 рр.)

№ каталогу	Нац. Сортозразок	Країна походження	Маса 1000 насінин		Урожайність	
			г	± до контролю, г	г/м ²	% до контролю
1	2	3	4	5	6	7
Світлонасінневі (тип <i>kabuli</i>)						
UD0501163	Тріумф	Україна	461	+ 51	467	46
UD0500424	Розанна	Україна	312	+ 12	564	28
UD0500689	Скороспелка	Росія	234	+ 14	385	27
UD0500762	Заволжский	Росія	244	+ 18	495	19
UD0501268	Р 6231-1	Індія	218	+ 10	560	40

UD0501024	EC 26425	Індія	212	+ 6	501	22
UD0500879	Champion	Індія	234	0	532	20

Продовження табл.1

1	2	3	4	5	6	7
UD0501192	1439 as-22	Канада	392	+ 8	514	18
UD0501186	Flip 97-101c	Канада	388	+ 5	502	17
Темнонасінневі (тип <i>desi</i>)						
UD0501164	Перас	Україна	289	+ 11	616	24
UD0501285	LR 20-1	Сирія	392	+ 12	404	39
UD0501193	463-2	Канада	316	+21	514	17
UD0501190	418-59	Канада	274	+ 18	622	16

Високу ефективність передпосівної інокуляції насіння штамом *M. ciceri* 065 виявлено на українських сортах, у яких урожайність підвищувалася на 3-46% в порівнянні з контролем; сирійській лінії (+12-39%), зразках походженням з Індії (+5-40%) та канадських селекційних лініях (+12-18%). Зразки походженням з цих країн протягом терміну випробувань стабільно показували позитивну реакцію на інокуляцію штамом 065. Найбільшу прибавку урожайності показали сорти української селекції: Триумф, Розанна; лінії з Індії Р 6231-1 і EC 26425; сирійська лінія LR 20-1 та сорт з Росії Скороспелка. Зразки, походженням із США також були чутливі на інокуляцію, яка забезпечила підвищення урожайності в середньому за два роки на 6-15% в порівнянні з контролем, але ця реакція була нестабільна по рокам. Із зразків, походженням з Росії та Західної Європи, були такі, які показали зменшення урожайності насіння.

Проведена оцінка на ураження рослин нуту фузаріозом показала, що нітрагінізація сприяє покращенню фітосанітарного стану посіву нуту. Ступінь ураження рослин фузаріозом була практично однаковою на всіх варіантах досліду, але шкодочинність була значно меншою у варіантах із застосуванням інокуляції ризобіями.

В результаті вивчення післядії нітрагінізації встановлено, що на польову схожість минулорічна обробка штамом *M. ciceri* 065 не вплинула. Позитивна післядія нітрагінізації спостерігалась за такими ознаками: кількістю азотфіксувальних бульбочок на корінні, яка збільшувалася до 3,5 разів у порівнянні з контролем; масою 1000 насінин, яка більшала на окремих зразках на 6-28 г; урожайністю насіння, яка у сортів української селекції: Триумф - була більше на 29% за контроль, Розанна – на 16%, Колорит – на 7%, Луганець – на 7%. Цей факт доводить доцільність використання нітрагінізації на насінницьких посівах, для підвищення посівних властивостей насіння майбутньої репродукції.

У роки досліджень, проведених в зоні Степу України на лучно-чорноземному ґрунті на фоні інтродукованої раніше популяції ризобій нуту щільністю 10^3 бульбочкоутворювальних одиниць/г ґрунту умови вегетації нуту сприятливими за вологозабезпеченням були в 2006 та 2008 роках, в 2007 році розвиток рослин проходив в екстремальних умовах - підвищена температура і мала кількість опадів.

За результатами трирічних польових досліджень не виявлено суттєвої різниці між варіантами за симбіотичними показниками, проте встановлено, що передпосівна обробка насіння шести сортів нуту Ризобофітом на основі штаму *M. ciceri* 065 на всіх досліджених сортах підвищила урожайність насіння на 0,9-5,3 ц/га (4-24%) (табл. 2).

Таблиця 2

Ефективність застосування Ризобофіту (*M. ciceri* штам 065) на сучасних сортах нуту (середнє за 2006-2008 рр.)

Варіант досліду	Кількість бульбочок, од/рослину	Маса бульбочок, мг/рослину	Нітрогеназна активність, нМоль етилену на рослину за годину	Урожайність насіння, ц/га
1	2	3	4	5

сорт Пам'ять (тип <i>kabuli</i>)				
Без інокуляції	14,7	566	2377	22,9
Ризобіфіт	12,2	624	2256	24,8
1	2	3	4	5
сорт Розанна (тип <i>kabuli</i>)				
Без інокуляції	11,0	514	1920	20,6
Ризобіфіт	15,9	535	1718	22,7
сорт Буджак (тип <i>kabuli</i>)				
Без інокуляції	16,6	578	1528	23,1
Ризобіфіт	18,8	688	1283	25,0
сорт Антей (тип <i>kabuli</i>)				
Без інокуляції	18,4	648	1204	22,4
Ризобіфіт	20,9	738	2038	27,7
сорт Тріумф (тип <i>kabuli</i>)				
Без інокуляції	24,6	902	3393	29,5
Ризобіфіт	24,9	997	4591	31,1
сорт Александрит (тип <i>desi</i>)				
Без інокуляції	21,9	594	1642	22,9
Ризобіфіт	20,3	667	1803	23,8

За результатами досліджень було створено спеціальну колекцію за реакцією зразків нуту на передпосівну інокуляцію насіння штамом *M. ciceri* 065 і подано її на реєстрацію в Національний центр генетичних ресурсів рослин України (Запит № 159 від 5.11.2008 р.), а також виділено сорт-еталон позитивної реакції на інокуляцію бульбочковими бактеріями штаму 065 – Тріумф, UD0501163 (Україна) та нейтральної реакції – NEC 2149, UD0501224 (Іран).

Висновки

Експериментально доведено доцільність застосування передпосівної обробки насіння сучасних сортів нуту селекційним штамом *M. ciceri* 065 для підвищення урожайності насіння при вирощуванні в агроценозах Лісостепу і Степу України навіть на фоні раніше інтродукованої популяції. Встановлено, що передпосівна інокуляція насіння селекційними штамми ризобій позитивно впливає на крупність насіння і фітосанітарний стан посівів нуту. Виділено 13 джерел позитивної реакції нуту на нітрагінізацію, у тому числі з України – Тріумф, UD0501163 і Розанна, UD0500424; з Росії – Скороспелка, UD0500689 і Заволжский, UD0500762. Виявлена позитивна післядія нітрагінізації на крупність насіння нуту та урожайність сортів української селекції: Тріумф, Розанна, Колорит, Луганець. Створено і передано на реєстрацію в Національний центр генетичних ресурсів рослин України спеціальну колекцію за реакцією зразків нуту на передпосівну інокуляцію насіння штамом *M. ciceri* 065, яка включає 43 зразки з 12 країн світу.

Література

1. Методические указания по изучению коллекции зернобобовых культур / [сост. Корсаков Н.И., Адамова О.П., Буданова В.И. и др.; ред. Корсаков Н.И.]. - Л., 1975. - 40 с.
2. Алисова С.М. Методические указания по использованию ацетиленового метода при селекции бобовых культур на повышение симбиотической азотфиксации /С.М.Алисова, А.И.Чундерова. – Л., 1982. – 12 с.
3. Короткий класифікатор роду *Cicer* L. – Харків, 1990. – 5 с.
4. Методические указания по изучению устойчивости зернобобовых культур к болезням / [сост. Голубев А.А., Никитина К.В.; ред. Кривченко В.И.] - Л., 1976. - 126с.

5. Энтомологическая оценка селекционного материала зерновых и зернобобовых культур: методические указания / [под рук. канд. биол. наук А.В. Заговоры] – Харьков, 1980. - 61с.
6. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта /Б.А. Доспехов. – М: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

КОЗУБ Н.А.,^{1,2} СОЗИНОВ И.А.¹, СОЗИНОВ А.А.^{1,2}

¹ Институт защиты растений УААН, Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 33, e-mail: sial@i.com.ua

² ГУ Институт пищевой биотехнологии и геномики НАН Украины, Украина, 04123, г. Киев, ул. Осиповского, 2а

АЛЛЕЛИ ВЫСОКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ СУБЪЕДИНИЦ ГЛЮТЕНИНОВ *Aegilops lorentii*

Aegilops lorentii Hochst. (синонимы *Ae. biuncialis* Vis., *Ae. macrochaeta* Schuttl. et Huet, *T. lorentii* (Hochst), *T. macrochaetum* (Schuttl. et Huet) K. Richt, *T. biunciale* K. Richt) широко распространен в западной и центральной части ареала распространения рода *Aegilops* [1], в частности, в Южной Европе, Турции, западной части «Плодородного Полумесяца», Пред- и Закавказье, встречается в средиземноморских странах Европы, в Северной Африке. В Украине, данный вид распространен в Крыму [1–3].

Ae. lorentii — тетраплоид ($2n=28$) с геномной формулой UUM^bM^b (геном U происходит от вида *Ae. umbellulata*, геном M^b – родственен геному M *Ae. comosa*), цитоплазма происходит от *Ae. umbellulata* [1, 2]. Известно, что дикие виды могут служить источником полезных генов для расширения генофонда культурных пшениц [4]. Новые аллели запасных белков от эгилопсов являются потенциалом для улучшения качества зерна пшеницы. Запасные белки, в частности высокомолекулярные субъединицы глютенинов, непосредственно сопряжены с уровнем хлебопекарного качества [5]. Локусы высокомолекулярных субъединиц глютенинов (*Glu-1*) у мягкой пшеницы и родственных видов находятся на длинных плечах хромосом первой гомеологической группы [6] и кодируют 0–2 субъединицы. Полиморфизм высокомолекулярных субъединиц глютенинов у диплоидных видов *Ae. umbellulata* и *Ae. comosa* был изучен Rodriguez-Quijano et al. [7], тогда как полиморфизм тетраплоида *Ae. lorentii* по этим локусам практически не исследован. Задачей нашего исследования была идентификация аллелей локусов высокомолекулярных субъединиц глютенинов *Glu-U1* и *Glu-M^b1* у образцов *Ae. lorentii*.

Материалы и методы

Материалом исследования служила коллекция образцов *Ae. lorentii*, собранных в разных регионах Крыма (Кара-Даг, мыс Мартъян, Бахчисарайский р-н). Также анализировали образцы *Ae. umbellulata* (IUO15892 и IUO15893) и *Ae. comosa* (IUO15968 и IUO15969), полученные из Национального центра генетических ресурсов растений Украины. На опытном участке проводили скрещивание образцов *Ae. lorentii*, отличающихся по спектрам запасных белков. Анализировали зерна F₂ с гибридных растений F₁ *Ae. lorentii* от четырех комбинаций скрещивания (41, 25, 25 и 75 зерен каждого скрещивания).

Электрофорез высокомолекулярных субъединиц глютенинов проводили по методике Laemmli в 10% разделяющем геле [8]. Электрофоретический спектр сорта озимой мягкой пшеницы Безостая 1 служил в качестве стандарта для сравнения результатов с разных гелей. Для анализа расщеплений использовали критерий χ^2 [9].

Результаты и обсуждение

Для определения геномной принадлежности компонентов спектра высокомолекулярных субъединиц глютенинов тетраплоидного вида *Ae. lorentii* проводили сравнение электрофоретических спектров коллекции образцов *Ae. lorentii* и диплоидных

видов *Ae. umbellulata* и *Ae. comosa* (Рис. 1). Известно, что локусы *Glu-1* содержат два гена, кодирующие х- и у-субъединицы, из которых х-субъединица имеет более низкую подвижность на SDS-электрофореграммах восстановленных белков эндосперма [5]. Как х-субъединицы, так и у-субъединицы имеют более низкую подвижность у образцов *Ae. umbellulata*, чем соответствующие компоненты *Ae. comosa*. Эти данные согласуются с результатами Rodriguez-Quijano et al. [7] по анализу высокомолекулярных субъединиц глютеинов коллекции *Ae. umbellulata* и *Ae. comosa*. Большинство спектров образцов коллекции *Ae. lorentii* имеют четыре компонента (Рис. 1). Сравнение электрофоретических спектров трех видов эгилопсов указывает на то, что у *Ae. lorentii* два верхних компонента являются х-субъединицами, кодируемыми локусами *Glu-U1* и *Glu-M^b1*, соответственно. Два нижних компонента спектра *Ae. lorentii* являются соответствующими у-субъединицами локусов *Glu-U1* и *Glu-M^b1*.

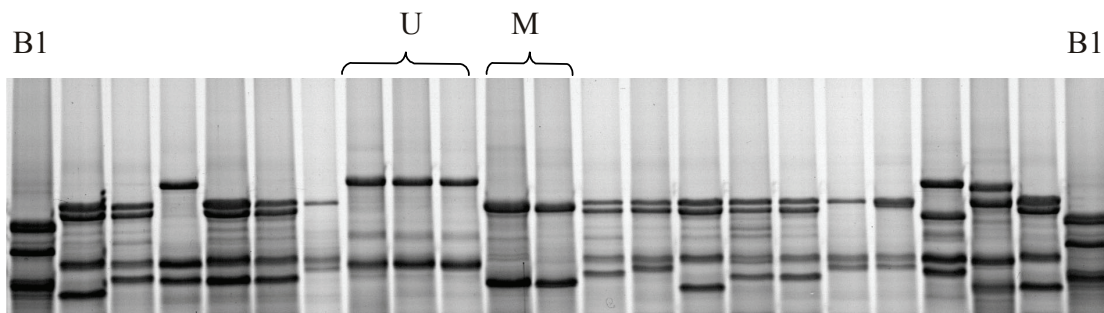


Рис. 1 Электрофоретические спектры высокомолекулярных субъединиц глютеинов образцов *Ae. lorentii*, *Ae. umbellulata* (U) и *Ae. comosa* (M). B1 — спектр сорта мягкой пшеницы Безостая 1.

Однако, как видно из Рис. 1, спектры высокомолекулярных субъединиц глютеинов некоторых образцов *Ae. lorentii* имеют всего три компонента. Кроме того, относительные подвижности высокомолекулярных субъединиц глютеинов *Ae. lorentii*, кодируемых разными локусами (*Glu-U1* и *Glu-M^b1*) могут быть сходными, что также было показано Rodriguez-Quijano et al. [7] для некоторых субъединиц локусов *Glu-U1* *Ae. umbellulata* и *Glu-M1* *Ae. comosa*. Поэтому, для надежной идентификации аллелей высокомолекулярных субъединиц глютеинов *Ae. lorentii* необходимо проводить гибридологический анализ. Для получения гибридного материала были проведены скрещивания между образцами *Ae. lorentii*, различающихся по электрофоретическим спектрам запасных белков. Расщепление по аллелям высокомолекулярных субъединиц глютеинов F₂ зерен от четырех комбинаций скрещивания соответствовало ожидаемому расщеплению (Таблица 1).

Таблица 1
Расщепление по аллелям локусов высокомолекулярных субъединиц глютеинов у гибридных зерен F₂ *Ae. lorentii* от четырех комбинаций скрещивания

Комбинация скрещивания	<i>Glu-U1</i>			<i>Glu-M^b1</i>		
	Наблюдаемое расщепление	Ожидаемое расщепление	χ^2	Наблюдаемое расщепление	Ожидаемое расщепление	χ^2
14-9 × 11-2	—*	—	—	14 : 15 : 12	1 : 2 : 1	3,15
9-1 × 1-1	—	—	—	8 : 16 : 1	1 : 2 : 1	5,88
7-2 × 13-2	7 : 8 : 10	1 : 2 : 1	3,96	19 : 6	3 : 1	0,01
O2 × O10	21:36:17	1 : 2 : 1	0,05	23:28:22	1 : 2 : 1	3,99

* — Родительские формы не различались по данному локусу

Данные по четырем комбинациям скрещивания, а также анализ спектров образцов коллекции позволили идентифицировать ряд аллелей высокомолекулярных субъединиц глютеинов *Ae. lorentii*, кодируемых локусами *Glu-U1* и *Glu-M^b1* и составить каталог этих аллелей. На рис. 2 представлены электрофоретические спектры образцов коллекции *Ae.*

lorentii с разными аллелями по локусам *Glu-U1* и *Glu-M^b1*. Аллели обозначены латинскими буквами. На спектрах соответствующие аллели отмечены стрелками. Каталог аллелей показан на схемах (Рис.2, слева).

Среди изученных образцов *Ae. lorentii* идентифицировано восемь аллелей по локусу *Glu-M^b1* и семь аллелей по локусу *Glu-U1*. Среди аллелей локуса *Glu-M^b1* выявлено два аллеля с только одним компонентом, соответствующим у-субъединице. Для аллеля, обозначенного *Glu-M^b1e*, присутствие только одного компонента было подтверждено

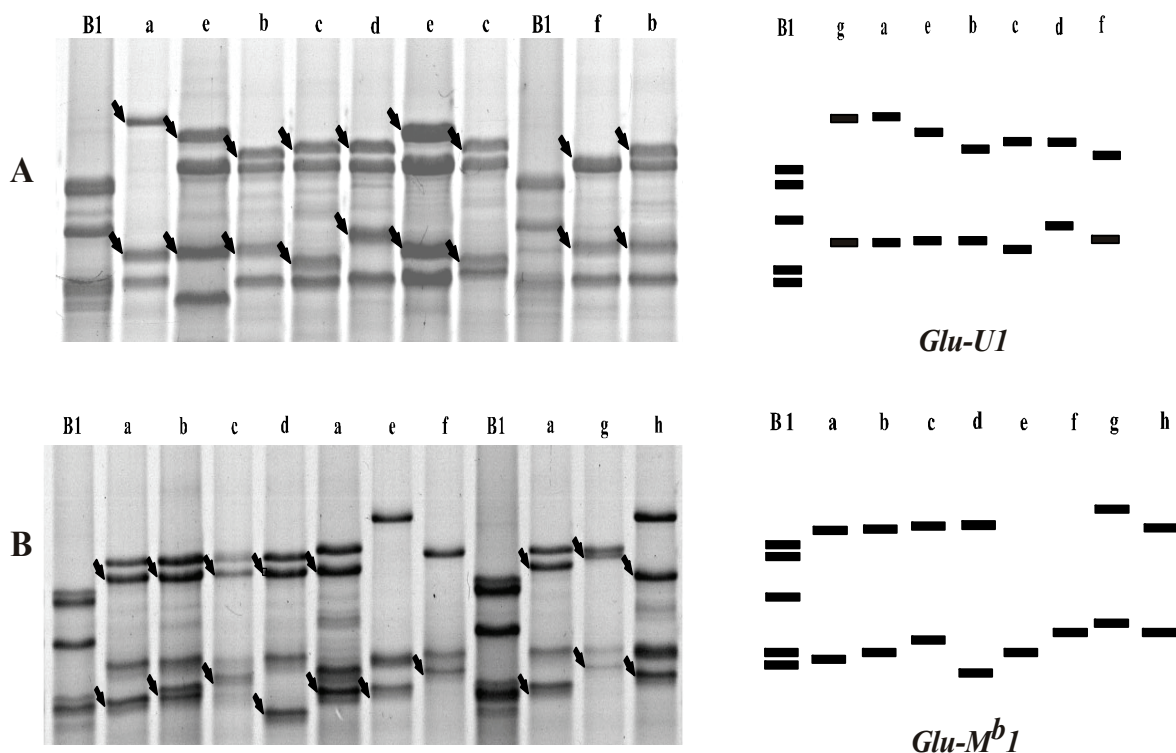


Рис. 2. Электрофоретические спектры высокомолекулярных субъединиц глютеинов образцов *Ae. lorentii* с разными аллелями (обозначены буквами) по локусам *Glu-U1* (A) и *Glu-M^b1* (B) и каталог аллелей (слева). Компоненты аллелей обозначены стрелками. B1 – спектр сорта мягкой пшеницы Безостая 1.

гибридологическим анализом зерен F₂ комбинации скрещивания 7-2 × 13-2 (Таблица 1). Для аллеля, обозначенного *Glu-M^b1f*, отсутствие х-субъединицы должно быть подтверждено с использованием этого метода. Следует отметить, что среди образцов *Ae. comosa*, проанализированных Rodriguez-Quijano et al. [7] отсутствовали образцы, имеющие только у-субъединицу. Следовательно, такие аллели по локусу, родственному *Glu-M1*, были выявлены впервые. Аллели высокомолекулярных субъединиц глютеинов без х-субъединицы были обнаружены у некоторых сортов и местных популяциях мягкой пшеницы по локусу *Glu-B1* (аллели *k*, *r*, *ae*, *aj*, и *am*) и локусу *Glu-D1* (аллели *l*, *m*, и *p*) [10].

Идентификация аллелей высокомолекулярных субъединиц глютеинов позволит изучать популяционно-генетическую структуру вида по этим локусам, регистрировать образцы, а также идентифицировать интрогрессированные аллели при межвидовых скрещиваниях с культурной пшеницей.

Выводы

Идентифицированы аллели высокомолекулярных субъединиц глютеинов у образцов *Ae. lorentii*, собранных в Крыму: восемь аллелей по локусу *Glu-M^b1* и семь аллелей по локусу *Glu-U1*. Среди аллелей локуса *Glu-M^b1* выявлено два аллеля с только одним компонентом, соответствующим у-субъединице. Создан каталог аллелей по локусам *Glu-U1* и *Glu-M^b1*.

Литература

1. Kimber G., Feldman M. Wild wheat. An introduction. Special Report 353 College of Agriculture University of Missouri-Columbia.– 1987.– 146 p.

2. Богуславский Р.Л., Голик О.В. Род *Aegilops* L. как генетический ресурс селекции.– Харьков, 2004.– 236 с.
3. Цвелев Н.Н. Злаки СССР.– Л.: Наука, 1976.– 788 с.
4. Friebe B., Raupp W.J., Gill B.S. Alien genes in wheat improvement// Wheat in a Global Environment, Z. Bedo and L. Lang, eds., Proc. 6th Intern. Wheat Conference, 5–9 June, Budapest, Hungary.– Kluwer Academic Publishers.– 2001.– P. 709–720.
5. Payne P.I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality// Ann. Rev. Plant Physiol.– 1987.– 38.– P. 141–153.
6. Lawrence G.J., Shepherd K.W. Chromosomal locations of genes controlling seed proteins in species related to wheat// Theor. Appl. Genet.– 1981.– 59.– P. 25–31.
7. Rodriguez-Quijano M., Nieto-Taladriz M.T., Carrillo J.M. Polymorphism of high molecular weight glutenin subunits in three species of *Aegilops*// Genet. Resources and Crop Evolution.– 2001.– 48.– P. 599–607.
8. Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4// Nature.– 1970.– 227, N 5259, P. 680–685.
9. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика.– Минск: Высшая школа, 1973.– 320 с.
10. McIntosh R.A., Hart G.E., Devos K.M., Gale M.D., Rogers W.J. Catalogue of gene symbols for wheat// Proc. 9th Intern. Wheat Genetics Symp.– 1998, Saskatoon, Saskatchewan, Canada, vol. 5.– P. 123–145.

Резюме

Изучены аллели локусов высокомолекулярных субъединиц глютелинов *Glu-U1* и *Glu-M^b1* у образцов *Ae. lorentii*, собранных в Крыму. Анализ гибридного материала и образцов коллекции позволил идентифицировать восемь аллелей по локусу *Glu-M^b1* и семь аллелей по локусу *Glu-U1*. Среди аллелей локуса *Glu-M^b1* выявлено два аллеля с только одним компонентом, соответствующим у-субъединице. Составлен каталог аллелей высокомолекулярных субъединиц глютелинов *Ae. lorentii*.

Вивчено алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютелинів *Glu-U1* та *Glu-M^b1* у зразків *Ae. lorentii*, зібраних в Криму. Аналіз гібридного матеріалу і зразків колекції дозволив ідентифікувати вісім алелів за локусом *Glu-M^b1* і сім алелів за локусом *Glu-U1*. Серед алелів локусу *Glu-M^b1* виявлено два алеля з тільки одним компонентом, що відповідає у-субодиниці. Складено каталог алелів високомолекулярних субодиниць глютелинів *Ae. lorentii*.

Alleles at the high-molecular-weight glutenin subunit loci were analysed in samples collected in the Crimea. Analysis of the hybrid material and accessions of the collection of *Ae. lorentii* from the Crimea permitted us to identify eight alleles at the *Glu-M^b1* locus and seven alleles at the *Glu-U1* locus. Among alleles of the *Glu-M^b1* locus of *Ae. lorentii* there were two alleles with only one component (the y-type subunit). A catalogue of HMW glutenin subunit alleles of *Ae. lorentii* was compiled.

КОРШИКОВ И.И.

Донецкий ботанический сад НАН Украины
Украина, 83059 Донецк, пр. Ильича, 110
e-mail: herb@herb.dn.ua

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕРЕВЬЕВ С ВЫСОКОЙ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ ПОЛНЫХ СЕМЯН В ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *PINACEAE* LINDL.

Долговечные высокопродуктивные лесонасаждения, как свидетельствует мировая практика, целесообразно создавать на популяционно-генетической основе с предварительным селекционным отбором лучших фенотипов. Первый этап – это отбор плюсовых деревьев и на их основе формирование клоновых лесосеменных плантаций для получения элитных семян. С помощью этого современного метода в нашей стране заложены небольшие клоновые лесосеменные плантации для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и с. крымской (*P. pallasiana* D. Don). Распространенной практикой по-прежнему является формирование региональных постоянных лесосеменных плантаций в нетронутых рубками, наиболее продуктивных высокоплотных массивах природных популяций и искусственных насаждений лесохозяйственных видов.

Для хвойных, как и для многих видов древесных растений, характерна периодичность и высокая индивидуальная изменчивость семеношения. Формирование семян у хвойных и, соответственно, и их количество в шишках растений зависит от многих факторов, влияющих на опыленность семяпочек. Однако, даже в благоприятные годы при оптимальном пыльцевом режиме в древостоях присутствуют растения с повышенной и пониженной семенной продуктивностью в расчете на одну шишку. Как правило, эти межиндивидуальные отличия сохраняются в разные по урожайности шишек годы. К тому же в урожае отдельных деревьев нередко присутствует значительное количество нормальных по размерам, но пустых семян. Высокая внутривидовая неоднородность растений в семенной продуктивности определяется их генотипическими особенностями – индивидуальной гетерозиготностью [1]. На примере кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) показано, что максимальная продуктивность полных семян характерна для среднететерозиготных деревьев популяции [7]. Генетически обусловленные причины разной индивидуальной семенной продуктивности растений в древостоях лесохозяйственных видов только начали активно изучать [1–7].

Цель работы – анализ отличий в аллозимной изменчивости выборок растений из природных популяций пяти видов семейства *Pinaceae* Lindl., характеризующихся повышенной и пониженной продуктивностью полных семян.

Материалы и методы

Объектом исследований служили 10 природных популяций сосны обыкновенной от Луганской до Львовской областей, три популяции с. крымской в Горном Крыму, популяции с. меловой (*Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom.) в Донецкой области, пять популяций с. горной (*Pinus mugo* Turra) и восемь популяций пихты белой (*Abies alba* Mill.) в Украинских Карпатах. В каждой из этих популяций изучали семенную продуктивность у 20 и более растений в расчете на одну шишку. После этого предварительного анализа были выделены деревья с максимальной и минимальной продуктивностью полных семян, которые у каждого из пяти изученных видов объединялись в общие выборки. Семенная продуктивность этих выделенных групп растений во всех случаях существенно отличалась от среднепопуляционной и между собой. Для всех задействованных в исследованиях растений была установлена индивидуальная гетерозиготность на основе анализа аллозимного полиморфизма по 18–24 локусам. В качестве молекулярно-генетических маркеров использовали изоферменты 9–11 ферментных систем. Экстрагируемые из эндоспермов семян белки разделяли в вертикальных пластинках 7,5 %-ного полиакриламидного геля. Условия экстракции, проведения электрофореза, гистохимического окрашивания, номенклатуры и анализа изменчивости изоформ детально описаны в наших публикациях [2–4]. Для каждой популяции, а также для объединенных выборок деревьев с максимальной и минимальной продуктивностью полных семян рассчитывали основные значения генетического полиморфизма, используя компьютерную программу BIOSYS-1.

Результаты и обсуждение

Группы деревьев с максимальным и минимальным количеством полных семян в шишках у пяти исследуемых видов семейства *Pinaceae* характеризовались меньшей долей

полиморфных локусов и более низким представительством аллелей на локус, чем среднепопуляционные значения этих показателей (табл. 1). Это, вероятно, связано с меньшей численностью изучаемых деревьев в селектируемых группах, чем в более представительных выборках из популяций.

Таблица 1. Значения основных показателей генетического полиморфизма для выборок растений из природных популяций пяти аборигенных видов хвойных с максимальным и минимальным количеством полных семян в шишках

Выборки растений с разным количеством полных семян в шишках	Доля полиморфных локусов, P_{99}	Среднее число аллелей на локус, A_0	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта, F
			ожидаемая, H_e	наблюдаемая, H_o	
Сосна обыкновенная					
Максимальное	0,727	2,227	0,216±0,018	0,221±0,019	- 0,023
Минимальное	0,682	2,273	0,205±0,018	0,200±0,018	0,024
Средне-популяционное	0,767	3,091	0,230±0,009	0,239±0,009	- 0,039
Сосна меловая					
Максимальное	0,700	2,050	0,225±0,021	0,233±0,020	- 0,036
Минимальное	0,650	1,750	0,219±0,026	0,170±0,023	0,224
Средне-популяционное	0,773	2,591	0,233±0,010	0,218±0,010	0,064
Сосна горная					
Максимальное	0,667	2,143	0,263±0,023	0,316±0,024	- 0,202
Минимальное	0,619	1,714	0,200±0,031	0,214±0,019	0,076
Средне-популяционное	0,714	2,476	0,228±0,009	0,215±0,009	0,057
Сосна крымская					
Максимальное	0,650	2,200	0,224±0,017	0,212±0,017	0,054
Минимальное	0,700	2,150	0,194±0,017	0,200±0,017	- 0,031
Средне-популяционное	0,750	3,000	0,223±0,008	0,232±0,018	- 0,055
Пихта белая					
Максимальное	0,542	1,792	0,167±0,018	0,179±0,017	- 0,072
Минимальное	0,583	2,042	0,165±0,015	0,145±0,015	0,121
Средне-популяционное	0,667	3,125	0,167±0,004	0,159±0,004	0,048

Более точный, менее зависимый от объема выборок показатель – средняя гетерозиготность – свидетельствует, что группы деревьев с максимальной

продуктивностью полных семян у четырех из пяти видов, за исключением сосны горной, существенно не отличаются от среднепопуляционных значений. Прослеживается тенденция более низкой гетерозиготности у групп деревьев с минимальной продуктивностью полных семян у всех пяти видов. При этом у сосны меловой и с. горной установлены достоверные отличия в наблюдаемой гетерозиготности у групп деревьев с максимальной и минимальной семенной продуктивностью. Согласно значениям индекса фиксации Райта (F) для групп деревьев с максимальным количеством полных семян в шишках четырех видов характерен избыток (2,3–20,2 %), а для сосны крымской (5,4 %) недостаток гетерозигот. Для групп деревьев с минимальным количеством полных семян свойственна обратная картина: у четырех видов дефицит (2,4–22,4 %), а у сосны крымской (3,1 %) – эксцесс гетерозигот. Следует отметить, что деревья с высокой продуктивностью полных семян в популяциях хвойных, как правило, характеризуются среднепопуляционным уровнем генетической изменчивости. Только у сосны горной в этой группе доминируют высокогетерозиготные деревья. Среди деревьев с минимальной продуктивностью полных семян чаще встречаются растения с более низкой гетерозиготностью у всех пяти исследованных видов, чем их среднепопуляционный уровень.

Генетическая дистанция М. Неи [8] между группами деревьев с высокой и низкой продуктивностью полных семян у всех пяти исследуемых видов соответствует уровню их межпопуляционных отличий. Все это свидетельствует о том, что одной из главных причин отличий в семенной продуктивности растений является их генотипическая неоднородность в природных популяциях. Повышенная и низкая гетерозиготность растений в четырех популяциях из пяти исследуемых видов чаще не способствует высокой продуктивности полных семян. И только у сосны горной высокогетерозиготные деревья, очевидно не отягощенные генетическим грузом, характеризуются повышенной семенной продуктивностью. Наличие в популяциях хвойных деревьев с низкой продуктивностью полных семян свидетельство того, что действие естественного отбора непосредственно не направлено против них, что обеспечивает в популяции поддержание генного разнообразия. В этой группе встречаются деревья, в шишках которых высокое количество полномерных семян, однако многие из них пустые. Это, в значительной мере, менее свойственно деревьям с высокой продуктивностью полных семян. Очевидно, что эти деревья характеризуются меньшим генетическим грузом, т.е. в их гетерозиготных локусах отсутствуют или реже встречаются аллели, которые могут образовывать летальные гомозиготы в семенном потомстве. Высокую пустосемянность, присущую отдельным деревьям, объясняют гибелью в ходе эмбриогенеза эндосперма и зародыша вследствие гомозиготации полулеталей [5] и генетической несовместимостью между развивающимся зародышем и эндоспермом. [6].

По итогам этого анализа можно констатировать, что с целью повышения результативности селекционного семеноводства лесохозяйственных видов хвойных в их популяциях, насаждениях и семенных участках необходимо маркировать деревья с высокой продуктивностью полных семян и в дальнейшем использовать в лесоразведении. При создании клоновых лесосеменных плантаций важно предварительно выяснить генетические особенности плюсовых деревьев и уровень их семенной продуктивности, чтобы избежать меньших потерь генного разнообразия и исключить генотипы с полулетальными генами, характеризующиеся избыточной пустосемянностью. Не менее важен этап научной работы в этом направлении – исследование системы скрещивания в популяциях и лесосеменных плантациях лесохозяйственных видов с целью разработки мер по снижению уровня инбредности семенного потомства. Умеренный направленный отбор по признакам продуктивности с сохранением популяционно-генетического оптимума адаптации обеспечит устойчивое развитие искусственно создаваемых лесов.

Литература

1. Алтухов Ю.П., Гафаров Н.И., Крутовский К.В., Духарев В.А. Аллозимный полиморфизм в природной популяции ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.).

- Сообщение 3. Корреляция между уровнем индивидуальной гетерозиготности и относительным количеством нежизнеспособных семян // Генетика. – 1986. – Т. 22, № 12. – С. 2825–2830.
2. *Коришков И.И., Калафат Л.А.* Генетические особенности растений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с разной семенной продуктивностью // Цитология и генетика – 2004. – № 2. – С.9–13
 3. *Коришков И.И., Мудрик Е.А.* Сравнительный анализ генетической гетерогенности семенного потомства в изолированной популяции *Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. в Донбассе // Цитология и генетика – 2006. – Т. 40, № 3 – С. 17–23.
 4. *Коришков И.И., Пирко Я.В.* Генетические особенности деревьев сосны горной (*Pinus mugo* Turra) со значимыми отличиями в показателях семеношения // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2004. – № 2. – С. 212–220.
 5. *Коски В.* Пустые семена – часть выраженного генетического груза // Половая репродукция хвойных. Матер. I-го Всесоюз. симпоз.: В 2-х ч. – Новосибирск: Наука. Сибир. отд-ние, 1973. – Ч. II. – С. 23–30.
 6. *Кузнецова Н.Ф., Исаков Ю.Н.* Ультраструктурные аспекты физиологической несовместимости у сосны обыкновенной // Лесоведение. – 1987. – № 3. – С. 11–16.
 7. *Малюченко О.П., Алтухов Ю.П.* Влияние индивидуальной гетерозиготности на характеристики плодоношения у кедрового стланика *Pinus pumila* // Докл. РАН. – 2002. – Т. 384, № 3. – С. 418–421.
 8. *Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. – 1972. – Vol. 106. – P. 283–292.

Резюме

Проведен анализ уровня гетерозиготности в выборках растений с максимальной и минимальной продуктивностью полных семян из популяций пяти аборигенных видов семейства *Pinaceae* Lindl. Установлено, что деревья с максимальной продуктивностью полных семян характеризовались среднепопуляционным уровнем гетерозиготности у *Pinus sylvestris* L., *P. pallasiana* D. Don, *P. sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom., *Abies alba* Mill. и более высоким у *P. mugo* Turra.

Проведено аналіз рівня гетерозиготності у вибірках рослин з максимальною та мінімальною продуктивністю повного насіння з п'яти аборигенних видів родини *Pinaceae* Lindl. Встановлено, що дерева з максимальною продуктивністю повного насіння характеризувались середнепопуляційним рівнем гетерозиготності у *Pinus sylvestris* L., *P. pallasiana* D. Don, *P. sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom., *Abies alba* Mill. та більш високим у *P. mugo* Turra.

Heterozygosity level was analyzed in the plant samplings with maximum and minimum full-grained seed productivity of five native *Pinaceae* Lindl. species. It was found out that the trees with maximum full-grained seed productivity were characterized by an average populational level of heterozygosity for *Pinus sylvestris* L., *P. pallasiana* D. Don, *P. sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom., *Abies alba* Mill. and by a higher heterozygosity level for *P. mugo* Turra.

КОСТЕНКО С.О., КОНОВАЛ О.М., СИДОРЕНКО О.В., *СМЕТАНІН В.Т.

Національний університет біоресурсів і природокористування України,
Україна, 03022, Київ, вул. Героїв Оборони, 15, e-mail: Swetakostenko@mail.ru

*Дніпропетровський державний аграрний університет

ПОКАЗНИКИ ЦИТОГЕНЕТИЧНОЇ МІНЛИВОСТІ *SUS SCROFA*

Здійснення цитогенетичного аналізу свині свійської дозволяє виявляти конститутивні порушення каріотипу племінних тварин і таким чином уникати накопичення генетичного вантажу в популяціях та зниження репродуктивної функції тварин. Іншою важливою стороною інтерпретації отриманих даних є оцінка мутагенного впливу навколишнього середовища. Цей аспект особливо актуальний в зв'язку з тим, що вид *Sus scrofa* – близький до *Homo sapiens*. Оскільки зміна поколінь у свиней суттєво швидша, ніж у людини, то моніторинг популяцій тварин, які відтворюються в зонах хронічного впливу іонізуючого опромінення, хімічних та біологічних чинників дозволяє здійснювати екстраполяцію даних на популяції людини і робити прогностичні висновки.

До цього часу залишаються недостатньо вивченими контрольні показники цитогенетичної мінливості у свиней, і фактори, що на них впливають. Для цього ми здійснили цитогенетичний аналіз свиней великої білої породи, яких утримують в різних господарствах Київської і Дніпропетровської областей.

Матеріали і методи

Забір крові свиней породи велика біла проводився у свинокомплексах Черкаської (СВК «Розсішське» с. Розсішки (n=7), ДСПГ «Христинівське» УААН (n=4)) Київської області ВАТ «Антонов» с. Круглик (n=11), ВАТ «Маки» (n=6), с. Яблунівка (м'ясокомбінат) (n=10)) та свиней вітчизняної селекції ДДАУ м'ясного типу великої білої породи ТОВ «Луговське» Дніпропетровської області Солонянського району, с.Александропіль (n=12).

Цитогенетичні препарати готували за стандартною методикою з власними модифікаціями [1, 2]. Венозну кров *Sus scrofa* стерильною голкою брали з синусу ока та вушної вени у стерильну пробірку з антикоагулянтном (0,5 мл 1%-ного розчину гепарину 15-30 мг на 10 мл крові).

Клітинну культуру лімфоцитів крові готували на середовищі 199 або ІГЛА з додаванням 15-20% сироватки крові великої рогатої худоби RPMI 1640. До культури додавали 0,001 мл гентаміцину на 1 мл середовища, а також фітогемаглютинін (ФГА) або конконовалін. Дозування ФГА проводили в залежності від його типу – ФГА типу Р додавали в дозі 0,02 мл, типу М – 0,2 мл на 10 мл культуральної суміші. Суміш культивували в термостатах при +37 °С протягом 48 годин, періодично струшуючи флакони.

Після інкубації культуру струшували, переливали в центрифужні пробірки і центрифугували при 1000 об/хв протягом 15 хвилин. Надосадову рідину зливали, а залишок ресуспендували в 5-10 мл гіпотонічного розчину. Для гіпотонізації використовували свіжоприготовлений 0,55 % розчин хлористого калію. Гіпотонізацію проводили протягом 20 хвилин в термостаті при +37°С.

Після закінчення гіпотонізації культуру центрифугували, надосадову рідину зливали, а до осаду обережно, по стінці пробірки додавали охолоджену до +4°С фіксуєчу рідину, приготувану безпосередньо перед використанням, змішуючи 1 частину льодяної оцтової кислоти з 3 частинами метилового спирту. Закриті пробками пробірки переносили в холодильник, де витримували при +4°С 1 год. Після цього осад ресуспендували і центрифугували, повторюючи цю операцію 2-3 рази, поки фіксатор не стане абсолютно чистим і прозорим. Після останнього центрифугування до осаду додавали 0,5 мл чистого фіксатора і ресуспендували.

Суспензію клітин пастерівською піпеткою або самплером з висоти 20-30 см наносили на чисті, охолоджені в дистильованій воді предметні скельця, рівномірно розподіляючи її по всій поверхні. Залежно від мети наступних досліджень, препарати підсушували при кімнатній температурі або «випалювали», запалюючи фіксатор на склі від полум'я пальника. Препарати маркірували та забарвлювали за Гімза.

Для аналізу використовували наступні цитогенетичні характеристики: відсоток метафазних пластинок з хромосомними абераціями, анеуплодією, поліплодією, асинхронністю розщеплення центромірних районів хромосом, а також на 1000 клітин - кількість клітин що діляться (МІ), двоядерних клітин(ДЯ) та з мікроядрами (МЯ).

З метою оптимізації методики приготування і аналізу цитогенетичних препаратів свиней, ми здійснили різні її модифікації. Частина клітин відмивалася живильним середовищем RPMI, інша частина – не відмивалася. Клітини розділяли на окремі пули, кожен з яких підлягав різним термінам гіпотонії (0,55% KCl) та фіксації (1:3 льдяної оцтової кислоти та метанолу). Оцінка частоти клітин з мікроядрами на різних цитогенетичних препаратах свідчить про те, що гіпотонізація не впливає на кількість лімфоцитів з мікроядром та двоядерних лімфоцитів, а також на кількісні показники апоптозних клітин. Таким чином, результати аналізу цитогенетичних препаратів, які готувалися з різними термінами гіпотонізації і без гіпотонії дозволяють використовувати цитогенетичні препарати після гіпотонізації і порівнювати їх показники з даними інших досліджень на основі негіпотонізованих клітин.

У тварин забір крові здійснювали як з синуса ока, так із вушної і хвостових вен. Аналіз цитогенетичних препаратів виявив, що більш успішним для культивування лімфоцитів є взяття у свиней крові з синуса ока. Це можна пояснити більшою стерильністю процедури взяття крові з синусу, яка виключає контакт з шкірою тварин. До недоліків цього методу можна віднести необхідність високого рівня професіоналізму ветеринара, який відбирає зразки крові.

Результати і обговорення

Каріотипування досліджених тварин не виявило свиней – носіїв конститутивних цитогенетичних порушень.

Результати цитогенетичного аналізу тварин, які утримуються в різних господарствах Київської та Дніпропетровської областей, представлені в таблиці 1.

Таблиця 1

Цитогенетичні показники *S. scrofa* великої білої породи

Господарство	Кількість клітин на 1000		
	МЯ	ДЯ	МІ
СВК «Розсішське» с. Розсішки (n=7)	1,3±0,3	4,2±0,3	5,1±0,2
ДСПГ «Христинівське» УААН (n=4)	3,2±0,3	4,3±0,4	10,4±0,4
с.Яблунівка (м'ясокомбінат) (n=10)	3,3±0,2	4,1±0,1	8,3±0,5
ВАТ «Антонов», с. Круглик (n=11)	4,2±0,1	3,1±0,5	9,3±0,6
ВАТ «Маки» (n=6)	4,1±0,4	5,2±0,3	8,2±0,1
Всього (n=38)	***3,08±0,18	3,87±0,11	***7,95±0,25
Селекція ДДАУ (м'ясний тип великої білої породи (n=12)	***0,58±0,23	3,33±0,93	***2,08±0,71

*** $p > 0,999$

Слід відмітити те, що мікроядрений аналіз до цього часу мало був використаний при цитогенетичних дослідженнях свиней. Тому невідомі параметри умовного контролю за кількістю клітин з мікроядрами для *Sus scrofa*. Для інших ссавців, зокрема мишоподібних гризунів, цей показник досить широко варіює (2,7-5,6 %) [3].

Головна проблема використання мікроядерного тесту у полягає у відсутності його уніфікації. Наприклад, дослідження популяцій залежності частоти МЯ від віку людини, до цих пір не дозволили отримати однозначні дані [4]. Це зумовило відсутність загальноприйнятого уявлення про межі мінливості спонтанно виникаючих мікроядер в групах людей одного і того ж віку. Так, виявлено, що середня частота епітеліоцитів з МЯ в екологічно умовно чистих районах складала у дошкільнят 3,8%, а у школярів – 6,6%. Спостерігали статистично достовірне збільшення числа клітин з МЯ тільки у дошкільнят в

районах з вищою забрудненістю середовища (повітря, ґрунт). Дівчатка виявилися чутливішими до дії чинників антропогенного забруднення. Частота клітин з МЯ склала у дівчат- 9,2%, а у хлопчиків - 6,8% [5].

Загальне середнє значення частоти мікроядер в клітинах букального епітелію учасників трансатлантичного переходу (Севастопіль – Українська антарктична станція «Академік Вернадській» – Севастопіль) VII Української антарктичної експедиції (VII УАЕ). у досліджуваної групи людей склала 2,20 ‰. Індивідуальні середні значення змінювалися в межах від 1,70 до 2,78 ‰ [6].

За даними досліджень Глазко Т.Т. і Сафонової Н.А. у тварин чорно-рябої породи великої рогатої худоби, які відтворювалися в 10-км зоні Чорнобильської АЕС і хронічно підлягали дії підвищеного рівня іонізуючого опромінення, частота лімфоцитів з мікроядрами зменшувалася від $4,5 \pm 0,4$ в 0 поколінні до $1,5 \pm 0,4$ ‰ в III поколінні [7].

Отримані нами дані свідчать про те, що розмах середніх значень числа лімфоцитів з мікроядрами у свиней, які утримуються в різних господарствах, відповідає показникам умовного контролю.

Порівняння цитогенетичних показників свиней різних господарств (0,58-4,2‰) свідчить про те, що тварини, які відтворюються в с.Александропіль Солонянського району Дніпропетровської області мають вірогідно нижчу (***) $P > 0,999$) кількість клітин з мікроядрами в порівнянні з тваринами, яких утримують в Київській і Черкаській областях. Ці дані можуть свідчити про те, що тварини Дніпропетровської області зазнають нижчого рівня впливу мутагенних факторів, до яких можна віднести як фізичні чинники (хронічне низькодозове іонізуюче опромінення внаслідок аварії на ЧАЕС), так і хімічні (у складі води, кормів, повітря свинокомплексів). Їх вплив на свиней до цього часу залишається недослідженим. Ще одним фактором, який міг вплинути на результати мікроядерного тесту, є особливості генотипів тварин в Дніпропетровській області. М'ясний тип великої білої породи свиней вітчизняної селекції ДДАУ ТОВ «Луговське» Дніпропетровської області Солонянського району, с.Александропіль отриманий шляхом тривалої селекції з використанням тісного інбридингу. Завдяки інбридингу ця популяція є практично вільною від генетичного вантажу. Про це свідчать високі показники плідності тварин, відсутність мертвонароджених поросят та нащадків з вродженими патологіями розвитку. Менша кількість хромосомних аберацій і анеуплоїдій, наслідком яких є мікроядра, може бути особливістю генотипів тварин дослідженої популяції, обумовленою високими антиоксидантними властивостями організмів. Подібні відмінності відомі для інших видів тварин, зокрема лінійно специфічний рівень хромосомних аберацій та мікроядер у *Mus musculus domesticus* [8].

Тварини, які відтворювалися в Дніпропетровській області, характеризуються також зменшеною кількістю клітин, що діляться. Оскільки цитогенетичний аналіз цих тварин здійснювали восени, то можливий вплив сезону відбору крові, адже відомо, що темпи клітинного поділу зменшуються в осінньо-зимовий період. Іншим чинником, який міг вплинути на частоту клітин, що діляться, є також якість мітогену (фетагемоглобін, конконовалін). Не можна виключати впливу в Київській області іонізуючого опромінення, яке збільшує темпи клітинного поділу.

Висновки

Оптимізовано методику приготування цитогенетичних препаратів *Sus scrofa*. Серед досліджених тварин великої білої породи не були виявлені носії конститутивних цитогенетичних аномалій. Знайдено статистично вірогідну різницю між кількістю клітин з мікроядрами та темпами клітинного поділу у тварин, яких утримують в Дніпропетровській і Київських областях.

Література

1. Яковлев А.Ф., Бавин В.Г., Стефанова В.Н., Курчанов Н.А., Терлецкий В.П. Кариологический анализ свиней. Методические рекомендации.- Ленинград. – 1984.– 44с.

2. Методики наукових досліджень із селекції, генетики та біотехнології у тваринництві. – К.: Аграрна наука, 2005 – 248 с.
3. *Cea Guidle F.A., Etcheberey K.F.C., Dulton F.N.* // *Mutat.Res.-1983.-V.119.-N 3.- P. 339-345.*
4. *Paul P.W. van Buul, Tuinenburg-Bolraap A., Searle A.G., Natarajan A.T.* A search for radiosensitive mouse mutants by vise of the micronucleus technique // *Mutat.Res.-1987.-Vol.191.- P.163-169.*
5. *Маймулов В.Г., Китаева Л.В., Верещагина Т.Г., Михеева Е.А., Шеломова Л.Ф.* Цитогенетические нарушения в соматических клетках у детей, проживающих в районах с различной интенсивностью загрязнения // *Цитология.-1998.-Т.4.-№ 7.- С.687-89.*
6. *Афанасьева Е.С., Безруков В.Ф., Шенета Ю.Б., Моисеенко Е.В.* Мінливість і динаміка частоти мікроядер учасників трансатлантичного переходу VII Української антарктичної експедиції.- *Цитология і генетика 2004, том 38, N 4, 37-43.*
7. *Глазко Т.Т., Сафонова Н.А.* Меж- и внутривидовая цитогенетическая нестабильность у крупного рогатого скота "Агроэкология і біотехнологія" Збірник наукових праць Інституту агроекології та біотехнології УААН, Київ, 2000, Випуск 4, с.198-209.
8. *Ковалева О.А. Вагина И.Н. Морозова Л.М. Глазко Т.Т. Глазко В.И* Генетическая нестабильность и предрасположенность к развитию опухолей у лабораторных линий мышей.-Доповіді НАНУ.-2007.-№2.-С.158-162

Резюме

Знайдено статистично вірогідну різницю між свиньями великої білої породи за кількістю клітин з мікроядрами та клітин, що діляться. Тварини Київської і ччеркаської областей мали $3,08 \pm 0,18\%$ клітин з мікроядрами, $3,87 \pm 0,11\%$ двуждерних клітин, $7,95 \pm 0,25\%$ клітин, що діляться. Свині, які відтворюються в Дніпропетровській області несли $0,58 \pm 0,23\%$ клітин з мікроядрами, $3,33 \pm 0,93\%$ двуждерних клітин, $2,08 \pm 0,71\%$ клітин, що діляться.

Найдены статистически достоверные отличия между свиньями большой белой породы по количеству клеток с микроядрами и делящихся клеток. Животные Киевской и Черкасской областей несли $3,08 \pm 0,18\%$ клеток с микроядрами, $3,87 \pm 0,11\%$ двуждерных клеток, $7,95 \pm 0,25\%$ клеток, которые делятся. Свиньи, которые воспроизводятся в Днепропетровской области несли $0,58 \pm 0,23\%$ клеток с микроядрами, $3,33 \pm 0,93\%$ двуждерных клеток, $2,08 \pm 0,71\%$ делящихся клеток.

A reliable difference is found statistically between pigs of large white breed by the amount of cells with micronucleus and divided cells. The animals of the Kiev area had $3,08 \pm 0,18\%$ of cells with micronucleus, $3,87 \pm 0,11\%$ of binuclear cells, $7,95 \pm 0,25\%$ of divided cells. Pigs which are reproduced in the Dnepropetrovsk area carried $0,58 \pm 0,23\%$ of cells with micronucleus, $3,33 \pm 0,93\%$ of binuclear cells, $2,08 \pm 0,71\%$ divided cells.

КУЗЬМИН С.Р., КУЗЬМИНА Н.А.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,

Россия, 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28; e-mail: sergio7@akadem.ru

ДИНАМИКА РОСТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ В СИБИРИ

Исследование динамики роста у сосны разного происхождения в географических культурах в Красноярском Приангарье, представляет интерес, так как позволяет расширить информацию о внутривидовой дифференциации, механизмах адаптации инорайонных

потомств сосны и выявить наиболее перспективные климатипы для выращивания в регионе с интенсивной эксплуатацией сосновых насаждений. Кроме того, исследование динамики роста в высоту и по диаметру позволит выявить различия в реакции климатипов на погодные условия, что позволит прогнозировать их реакцию при изменении климатических факторов.

Материалы и методы

Объектами исследований являются географические культуры сосны обыкновенной, созданные в Богучанском лесхозе Красноярского края в 1977 году по программе и методике ВНИИЛМ (1972). Географические культуры создавались 3-х летними сеянцами на участках с разными почвенными условиями. В данной работе приводятся результаты исследования динамики роста контрастных по месту происхождения климатипов сосны, тестируемых на темно-серой лесной суглинистой почве (северная тайга – пинежский, кандалакшский, туруханский; средняя тайга – плесецкий; южная тайга – богучанский, усть-кутский, вихоревский; лесостепь – чемальский, минусинский, балгазынский, кяхтинский). Посадка культур проводилась под меч Колосова. Густота посадки из расчета 8000 шт./га. Анализ динамики прироста в высоту и по диаметру проводился у климатипов, представляющих разные климатические и лесорастительные зоны. Динамику годовичного прироста в высоту и по диаметру изучали на примере модельных деревьев, высота и диаметр которых соответствовали средним значениям показателей исследуемых климатипов. Ширина годовичных колец измерялась, в соответствии с принятой методикой, на полуавтоматической установке LINTAB V – 3.0. Годичные приросты в высоту у 30-летних деревьев замерялись за 23-летний, а по диаметру за 20-летний периоды.

Результаты и обсуждение

Динамика годовичного прироста в высоту. Характер прироста в высоту изучен на примере модельных деревьях, соответствующих средним деревьям древостоя климатипов. Анализ динамики годовичного прироста с 8 до 30 лет включительно показывает, разный характер роста у деревьев исследуемых климатипов. Группа климатипов, в которую входит и местный (контроль), характеризуется постепенным увеличением приростов, с последующим его замедлением. График прироста в высоту у деревьев местного богучанского и пинежского климатипов достоверно можно аппроксимировать логарифмической функцией ($R^2 = 0,77-0,85$). У деревьев вихоревского, туруханского и плесецкого климатипов график прироста в высоту в большей степени аппроксимируется степенной функцией ($R^2 = 0,63-0,86$). Графики оставшейся группы климатипов (минусинского, чемальского, кяхтинского, усть-кутского), имеют высокие значение коэффициента детерминации ($>0,60$), только при использовании полиномиальных функций. В случае с кяхтинским, балгазынским и усть-кутским климатипами – это полиномы четвертой степени ($R^2 = 0,62-0,76$). На рисунке 1 показаны графики приростов у деревьев богучанского и балгазынского климатипов.

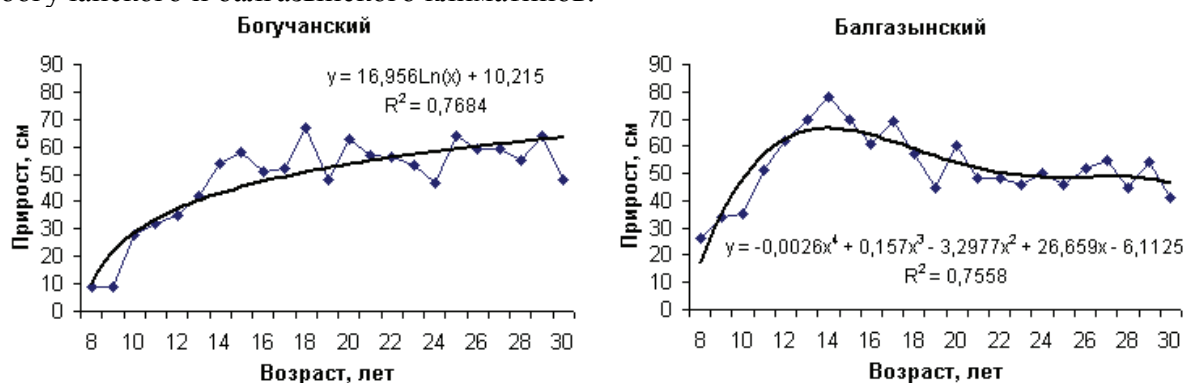


Рис. 1. Прирост в высоту у деревьев богучанского и балгазынского климатипов.

Связь между приростом и возрастом у балгазынского климатипа не аппроксимируется линейной или логарифмической функциями. В динамике его роста отмечается резкое увеличение прироста в период с 12 до 14 лет, после чего происходит постепенный его спад, что возможно связано с реакцией этого климатипа на нехватку влаги, и с увеличением средней температуры воздуха в последующие годы. Климатипы сосны из более южных регионов формируют максимальный прирост на 5-6 лет раньше по сравнению с контролем и климатипами сосны из северных регионов европейской части страны.

После наступления максимального линейного роста и смыкания крон у деревьев исследуемых климатипов в последующие годы в целом отмечается снижение величины прироста, прерываемое иногда подъемами различной интенсивности. Эти периодические подъемы в росте в некоторой степени связаны с изменением погодных условий вегетационных периодов. К климатипам, у которых наблюдается достоверная корреляционная связь с осадками, относятся минусинский, балгазынский, усть-кутский и вихоревский ($r=0,42-0,47$; $p \leq 0,05$). У чемальского климатипа наблюдается достоверная положительная связь между индексами прироста в высоту и осадков ($r=0,47$, $p < 0,05$). Чемальский климатип является самым чувствительным к дефициту осадков в пункте испытания, в сравнении с ним местный богучанский климатип не испытывает дефицита влаги согласно корреляции индексов прироста и осадков. Это связано с несоответствием количества осадков в пункте испытания и происхождения чемальского климатипа. В пункте происхождения количество осадков за вегетационный период значительно больше (450 мм), чем в пункте испытания (275 мм). Эти данные согласуются с полученными результатами о тенденции к формированию ложных колец у деревьев южных климатипов (Кузьмин, 2008).

Минусинский, усть-кутский, плесецкий, чемальский и вихоревский климатипы в пункте испытания чувствительны к температурному фактору. Чем выше средняя температура вегетационного периода, тем меньше у них прирост. Это подтверждает отрицательная корреляция индексов прироста и температуры ($r=-0,45-0,62$; $p < 0,05$). Северные климатипы (пинежский, туруханский) формируют в среднем невысокие линейные приросты, у них не наблюдается сильных спадов вплоть до 30-летнего возраста, они менее чувствительны к высоким температурам и дефициту влаги, поэтому в возрасте 25-30 лет они уже незначительно уступают южным по линейному приросту. Южные климатипы отличаются высокими приростами (около 60 см) в молодом возрасте, после смыкания крон темпы прироста у них существенно уменьшаются.

Результаты анализа прироста в высоту показывают неодинаковую реакцию климатипов сосны на количество осадков и температуры вегетационных периодов в пункте испытания. Необходимо также отметить, что изменение приростов по годам вызывается не только факторами среды, но и обусловлено генотипической изменчивостью сосны в онтогенезе, это подтверждают результаты исследований географических культур в других пунктах испытания (Ирошников, 1977, Чернодубов и др., 2005.).

Динамика радиального прироста. По радиальному годичному приросту модельных деревьев у климатипов отмечается разный характер кривой, что предполагает отличие южных климатипов от местного и северных. На рисунке 2 показан относительно короткий период максимального прироста у южных климатипов и большая продолжительность этого периода у северных и богучанского климатипов. После достижения максимального значения радиальный прирост у деревьев падает, причем у деревьев южных климатипов отмечается более резкое падение прироста. У деревьев балгазынского климатипа после достижения максимальной ширины кольца (5,53 мм) в возрасте 13 лет (1987 г.) в последующие 7 лет происходит резкое уменьшение прироста на 5-32% по сравнению с предыдущим годом.

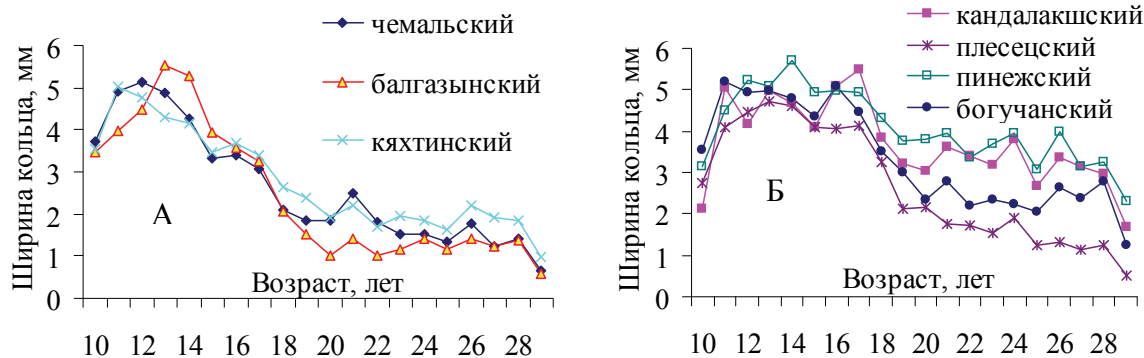


Рис. 2. Динамика радиального прироста у деревьев южных (А), контрольного и северных климатипов (Б).

Чемальский и кяхтинский климатипы демонстрируют более постепенное падение прироста. Максимальные значения ширины кольца (5,13 мм) у чемальского климатипа формируется в возрасте 12 лет, у кяхтинского (5,01 мм) в возрасте 11 лет, в последующие годы у них происходит постепенное падение прироста.

В 21-летнем возрасте у всех климатипов наблюдается небольшой подъем прироста, который можно объяснить увеличением количества осадков предыдущего вегетационного сезона. Максимум радиального прироста у северных климатипов формируется позднее, чем у южных. Так, у пинежского климатипа он отмечается в возрасте 14 лет, у кандалакшского – в 17 лет, у плесецкого – в 13 лет. У контрольного варианта максимальный прирост отмечается в 16 лет. Существенный спад прироста у пинежского и плесецкого климатипов происходит в течение 3-5 лет после максимума, причем начинается этот спад у обоих климатипов в 18 летнем возрасте. У кандалакшского и богучанского климатипов формирование максимальной ширины годичного кольца имеет длительный характер. Первые максимальные значения отмечаются у них в возрасте 11 лет, затем повторные максимумы отмечаются в возрасте 16 лет, причем у кандалакшского этот максимум продолжается до 17 лет включительно, а спад так же, как и у плесецкого и пинежского начинается с 18-летнего возраста. Появление повторных увеличений приростов у богучанского, кандалакшского и пинежского климатипов связано с тем, что эти климатипы на протяжении нескольких лет способны поддерживать максимальные значения радиальных приростов. После наступления максимума в радиальном росте и в период закономерного его падения, у климатипов отмечаются небольшие повышения прироста, связанные с реакцией на увеличение количества осадков и понижение температуры.

Известно, что в загущенных посадках радиальный прирост снижается значительно раньше, чем в разреженных (Бузыкин и др., 2002). В нашем эксперименте анализ динамики радиального прироста климатипов, различающихся незначительно по густоте, не показывает различий, связанных с густотой древостоя. В связи с этим можно сделать вывод, что различия в динамике роста между климатипами определяются их наследственными особенностями, и радиальный прирост может регулироваться не только средовыми, но и генетическими факторами.

Выводы

Разная динамика прироста в высоту у потомств северных и южных климатипов связана с их происхождением. Деревья северных и местного климатипов имеют постепенно нарастающий к 30-летнему возрасту прирост, а южные климатипы формируют свои максимумы в раннем возрасте, после чего к 30 летнему возрасту их приросты значительно снижаются и становятся меньше, чем у деревьев северных климатипов. Прирост в высоту у деревьев северных климатипов в меньшей степени зависит от количества осадков в отличие от южных, у деревьев которых наблюдается положительная связь с количеством осадков в течение вегетационного периода. Северные климатипы (из средней и северной тайги) имеют низкую, по сравнению с остальными климатипами, изменчивость радиального

прироста в связи с отсутствием ярко выраженного максимума и последующих за ним резких длительных спадов прироста. В пункте испытания местный и северные климатипы способны формировать максимальный радиальный прирост в течение относительно длительного времени, чем южные.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ № 07-04-00292, РФФИ-Бел. № 08-04-90001, проекта СФУ (1.7.09).

Литература

1. Бузыкин А.И. Густота и продуктивность древесных ценозов / А.И. Бузыкин, Л.С. Пшеничникова, В.Г. Суховольский. – Новосибирск: Наука, 2002. – 152 с.

2. Изучение имеющихся и создание новых географических культур. Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. – 51 с.

3. Ирошников А.И. Географические культуры хвойных в южной Сибири / А.И. Ирошников // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1977. – С. 4-110.

4. Кузьмин С.Р. Особенности трахеид древесины у климатипов *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в географических культурах / С.Р. Кузьмин, Е.А. Ваганов, Н.А. Кузьмина, Л.И. Милютин // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93, № 1. – С. 10-21.

5. Селекция лесных пород / П.И. Молотков [и др.]. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 224 с.

6. Черnodубов А.И. Географические культуры сосны обыкновенной на юге Русской равнины / А.И. Черnodубов, Т.Е. Галдина, О.А. Смогунова. – Воронеж, 2005. – 115 с.

Резюме

Исследована динамика прироста в высоту и по диаметру у потомства контрастных климатипов сосны обыкновенной. Показаны различия в динамике обоих признаков, реакции на погодные условия у деревьев разного географического происхождения.

Dynamics of height and diameter growth of contrast climatypes posterities of Scots pine was studied. Differences in dynamics of these traits and reaction of tress of different origin to weather conditions were shown.

МАМАЛИГА В.С., ЯНЧУК В.І.

Вінницький державний аграрний університет

вул. Солячна, 5, м. Вінниця, Україна, 21008, e-mail: stepanovich1@yandex.ru

ФЕНОТИПОВА МІНЛИВІСТЬ ОЗНАК НАСІННЕВОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ У MEDICAGO SATIVA L.

Успіх селекції люцерни, як і інших культур, в значній мірі залежить від того, наскільки глибоко вивчені закономірності мінливості та успадкування господарсько-цінних ознак. Переважна більшість господарсько-цінних ознак є кількісними і обумовлюються дією багатьох генів, тобто вони мають полігенну систему успадкування. Гени, які входять до складу полігенної системи, за своєю дією можуть мати однаковий адитивний ефект (полімерія), або неоднаковий адитивний ефект (анізомерія), вони можуть мати й різнонаправлену дію в плюс і мінус напрямку, що є характерним для антагоністичної системи [1].

Фенотиповий прояв полігенних ознак може в значній мірі модифікуватися умовами навколишнього середовища [2]. Популяції, завдяки гетерозиготності, володіють значним запасом спадкової мінливості по відношенню до полігенних ознак. Низька ефективність

-
1. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (эколого-генетические основы)// Кишинев. Штиинца. – 1980. – 587 с.
 2. Брюейкер Дж. Сельскохозяйственная генетика. – М. – 1966. – 233 с.

оцінки генотипів за фенотипом обумовлена наявністю у популяціях середовищних модифікацій і конкурентних зв'язків, які маскують селекційно - цінні генотипові відхилення окремих особин [3-5]. За даними П.П. Літуна [4] генотипові відмінності за ознаками продуктивності в популяціях досягають 20%, а фенотипові становлять 50 - 60%. Існуючі прийоми не дозволяють знизити паратипову мінливість до рівня, який необхідний для надійної ідентифікації генотипів [5]. Звертаючись до проблеми кількісних ознак, академік М.І. Вавилов [6] вказував на необхідність планомірного вивчення впливу умов зовнішнього середовища на їх мінливість. Популяція представляє собою сукупність множини генотипів, що різняться по багатьох локусах, які у більшості випадків задовільно пристосовані до широкого спектру умов та забезпечують пластичність популяцій.

Вважається, що полігени часто зустрічаються в збалансованих системах або блоках, які формуються еволюційним та селекційним шляхом [7]. Перед селекцією ставиться завдання пошуку таких стійких асоціацій генів, їх збереження і вдосконалення шляхом привнесення нових генів гібридизацією чи застосуванням методів генної інженерії.

Матеріали і методи

В наших дослідженнях проводилось вивчення мінливості деяких ознак насінневої продуктивності (число стебел рослини, число китиць рослини, число квіток китиці) у 18 сортозразків при індивідуальному стоянні рослин з площею живлення 70 x 70 см, по яких визначались середні значення ознаки, середнє квадратичне відхилення та коефіцієнти варіації. Оскільки вивчення показників ознак проводилось протягом трьох років на одних і тих же генотипах рослин, це дало можливість визначити коефіцієнти повторюваності прояву ознак в різних популяціях люцерни. Коефіцієнт повторюваності визначався згідно методики В. К. Савченко [8].

Другим важливим показником, який використовується в наших дослідженнях, є стабільність прояву ознаки. З селекційної точки зору нас цікавила частота зустрічаємості в популяціях рослин із стабільно високим проявом ознаки за два і за три роки. До них відносились рослини, у яких значення ознаки було вищим від середньопопуляційного у певного зразка і співпадало по роках. Кінцевою була оцінка частот зустрічаємості таких рослин в різних сортозразках, які за своїм значенням були вище середнього значення у стандарту Вінничанка.

Результати та їх обговорення

Люцерна – багаторічна полікарпічна рослина ярого типу розвитку. При весняному безпокритому посіві вона в перший рік цвіте і утворює насіння. Після його дозрівання генеративні пагони відмирають. Весною рослина відновлюється за рахунок зимуючих пазушних бруньок та вкорочених пагонів, розміщених в зоні кушення. Вегетативне відновлення після укосів забезпечують бруньки зони кушення та сплячі з нижніх міжвузлів скошених стебел.

В нашому досліді враховувались тільки ті стебла, на яких формувались суцвіття.

В середньому за три роки по всіх зразках кількість стебел становила 4,8 штук. Розмах міжпопуляційної мінливості по цьому показнику складав 4,2 – 5,6 штук. Міжпопуляційний коефіцієнт варіації цієї ознаки коливався в межах 19,8 – 42,2%. Для всіх сортозразків характерним було збільшення числа стебел із збільшенням віку рослини.

-
3. Дьяков А.Б., Драгавцев В.А. Конкурентоспособность растений в связи с селекцией / Сообщение 1. Надёжность оценки генотипов по фенотипам и способ её повышения // Генетика. 1975. – Т. 11. - № 5. – С. 11-22.
 4. Литун П.П. Идентификация генотипов в селекционных популяциях //Селекция и семеноводство. – К., 1980. – Вып. 46. – С. 27-34.
 5. Литун П.П., Барсуков П.Н. Новые подходы к полевым экспериментам в селекционном и гибридном питомниках // Селекция и семеноводство. – К., 1979. – Вып. 43. – С. 15-23.
 6. Вавилов Н.И. Значение межвидовой и межродовой гибридизации в эволюции. Избранные труды в пяти томах. – М. – Л., 1960. – Т. 2. – С. 444-461.
 7. Созинов А.А. Потенциально новые подходы к созданию сортов и сохранению биологического разнообразия // Молекулярно- генетические подходы к селекции растений. – Киев. Аграрна наука. – 1994. – С. 5-9.
 8. Савченко В.К. Ассоциированный отбор и его роль в эволюции и селекции // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41. - № 3. – С. 406-417.

Особливо воно було помітним на другому році життя. В цілому можна виділити три групи зразків, які по числу продуктивних стебел (4,2 – 4,4; 4,5 – 4,9 і 5,0 – 5,6) істотно при $P = 0,95$ відрізнялись між собою. Внутрішньопопуляційна мінливість числа продуктивних стебел виявилась значно вищою за міжпопуляційну. У переважній більшості сортозразків число генеративних стебел коливалось в межах від 1 до 12 штук. У трьох сортозразків Sverre, Verko і Orca, за роки досліджень верхня межа не перевищувала 10 стебел.

Важливо було прослідкувати, як проявляється дана ознака в окремих рослин різних сортозразків по роках вегетації. Проведений аналіз показав, що мінливість ознаки "число продуктивних стебел рослини" по роках була значно вищою від мінливості між окремими рослинами, тобто повторюваність цієї ознаки була відсутньою у всіх сортозразків люцерни. Тому тут можна говорити лише про частоту зустрічаємості рослин із стабільно високим проявом даної ознаки за певний проміжок часу. Частка таких рослин за перші два роки життя у різних сортозразків коливалась в межах 44,9 – 77,1%. Найбільша кількість рослин, у яких цей показник був вище середнього внутрішньопопуляційного, виявився у сортозразків Orca і Gulus, відповідно 77, і 60,0%. По всіх сортозразках було виявлено 648 рослин. Число рослин, які за частотою зустрічаємості рослин зі стабільно високою продуктивною кущистістю перевищили за даним показником сорт Вінничанка, становило 270, або 21,8 % від загальної їх кількості. Найбільше їх було виявлено у сортозразках Szarvase-1 (53,7%), AU-PX (50,9 %), Місцева (48 %) і Globus (42,0 %), а найменше - у сортозразків N-152 і Orca (5,7 %).

Таким чином, у вивчених сортозразків по ознаці "число продуктивних стебел" виявлений значний розмах міжпопуляційної мінливості. Виділені дві групи сортозразків: з середнім (до 35%) і високим (> 35%) варіюванням цієї ознаки. В мінливості даної ознаки переважає дисперсія, яка залежить від умов зовнішнього середовища.

З селекційної точки зору найбільший інтерес представляють рослини, які мають стабільно високий прояв ознаки. Можливість добору рослин, які за цим показником переважають стандарт, складає близько 22%. Середнє число китиць за три роки по всіх сортозразках складало 582,1 штук на рослину з коливанням по окремих сортозразках від 413,1 до 682,6 штук. Міжпопуляційний коефіцієнт варіації був середнім за значенням – 23,8 %. У сортозразків найбільше китиць формувалось в перший рік життя і поступово їх кількість зменшувалась із збільшенням віку рослини. Однак прямої залежності між середнім числом китиць в перший рік життя і їх кількістю на другий та третій рік не виявлено. Коефіцієнти рангової кореляції між цими показниками становили відповідно 0,23 і 0,04.

Найбільшу кількість китиць формували сортозразки Йигева-118, Vika, Ярославна, Sverre, Verko і AU-PX, а найменшу - Gulus, Szarvase-1 і Orca. Їх середньопопуляційні показники достовірно при $P = 0,95$ відрізнялись від середнього міжпопуляційного значення даної ознаки. Внутрішньопопуляційна мінливість числа китиць на рослині перевищувала міжпопуляційну. Практично у всіх сортозразків цей показник коливався в межах від 150 до 1200 штук. Найменш мінливою ця ознака була у сортозразку Gulus. Із 18 вивчених сортозразків у 13 зразків мінливість цієї ознаки була середньою (до 35 %) і тільки у п'яти – високою (39,3 – 76,4 %). Як показав проведений аналіз, повторюваність цієї ознаки у сортозразків по роках була відсутня. Мінливість числа китиць на рослині по роках перевищувала мінливість між окремими рослинами в межах зразка. В зв'язку з цим ми могли аналізувати лише стабільність прояву ознаки по роках.

За перші два роки по всіх сортозразках було виділено 277 рослин, у яких кількість китиць була вищою від середнього по зразку. Частота рослин із стабільно високим проявом ознаки складала 22,3 %. У різних сортозразків кількість таких рослин була неоднаковою. Найбільше їх було виділено у сортозразків Йигева-118 – 44,9 %, Sverre – 34,2 % і Verko – 33,3 %. Досить мало таких рослин було виділено у сортів Вінничанка – 8,5 %, Globus – 11,6 % і AU-PX – 11,1 %.

Рослини, які в середньому за три роки характеризувались високою стабільністю і за значенням перевищили показник числа китиць стандарту Вінничанка, становили лише

8,2%. По більшості сортозразків були виділені поодинокі рослини. Домінуючими були тільки чотири зразки – Sverre, Йигева-118, Ярославна і N-152. Отже, за ознакою "число китиць на рослині" внутрішньопопуляційна мінливість виявилась значно вищою за міжпопуляційну. Приблизно у четвертій частини сортозразків варіабельність цієї ознаки була високою, у всіх інших середньою. В цілому можливості добору рослин із стабільно високим значенням даної ознаки по всіх сортозразках складають 8,2 %.

Як показали дослідження, мінливість ознаки "число квіток в китиці" на міжпопуляційному рівні досить низька – всього 13,0 % . Середня кількість квіток за три роки складала 21,2 штук. У трьох зразків (Вінничанка, Йигева-118 і Vella), була високою, на рівні або дещо перевищувала 24 штуки, а найменшою (12,4 штук) вона була у сортозразка Vika.

Внутрішньопопуляційна мінливість цієї ознаки була середньою за значенням (17,5 – 34,6 %). Середнє число квіток у китиці в межах зразків по роках змінювалось в незначній мірі. При цьому спостерігається асиметрія кривих розподілу, обумовлена зміною певних класів рослин. Найбільшою вона була у сорту Вінничанка. Найвищими коефіцієнти повторюваності були у сортозразків Sverre (0,61), Vertus (0,56), Verko (0,54) і Ellerslaie-1 (0,53). У сортозразків Жидруне, Місцева, Ярославна і Szarvase-1 коефіцієнт повторюваності був у межах 0,40 – 0,47. Аналізуючи стабільність прояву ознаки "число квіток в китиці", слід відмітити, що в цілому по сортозразках було виділено 31,1 % рослин із вищою за середньопопуляційну кількість квіток в китиці. Особливо велика кількість таких рослин була виділена із сортозразків Szarvase-1 (42,6 %), Місцева (42,3 %), Vertus (40,8 %) і Ellerslaie-1 (40,4 %). Найменше їх було у сортозразках AU-PX (12,7 %) та Vella (18,2 %). За результатами аналізу трьохрічних даних кількість рослин із стабільно високим проявом ознаки "число квіток в китиці" в цілому зменшилась майже в два рази.

В цілому по всіх сортозразках було виділено 135 рослин, які на протязі трьох років характеризувались стабільно високим числом квіток в китиці і за середнім значенням ознаки перевищували стандарт – сорт Вінничанка. Найбільша кількість рослин з такими показниками ознаки була виділена із сортозразків: Йигева-118 (22,4 %), Місцева (23,1 %), Ярославна (17,9 %) та інших. За цією ознакою не було відібрано жодної рослини лише із сортозразка Vika. Проведений аналіз показав, що ознака "число квіток в китиці" має низький запас міжпопуляційної мінливості і середній внутрішньопопуляційної. Виявлені сортозразки з вузьким діапазоном індивідуальної мінливості (Vika).

Отримані дані свідчать про наявність у більшості сортозразків генетичних відмінностей між окремими рослинами за даною ознакою. Встановлений рівень коефіцієнта повторюваності ознаки різних сортозразків неоднаковий і свідчить про можливості добору спадково обумовлених кількісних змін числа квіток у китиці. Можливості добору із стабільною і високою по роках кількістю квіток у китиці складають 10,0 %.

Висновки

Таким чином, проведені дослідження показали, що по ознаках насінневої продуктивності існує значний запас внутрішньопопуляційної і порівняно невисокий рівень міжпопуляційної мінливості. Така ознака як число квіток в китиці має низький рівень (6,0 – 13,0%) міжпопуляційної мінливості, а число китиць рослини і число продуктивних стебел - середній рівень (24,0 – 34,0%). Середній рівень внутрішньопопуляційної мінливості (до 40,0 %) мають ознаки число продуктивних стебел рослини, число квіток в китиці, а високий рівень - (до 60,0 – 70,0 %) має ознака число китиць рослини. За допомогою двохфакторного дисперсійного аналізу була визначена частка впливу різних факторів на мінливість ознак насінневої продуктивності . Так, число квіток в китиці на 78,6 % визначається сортовими особливостями. На прояв ознаки "число продуктивних стебел" частка впливу сорту складала 28,0 %, а частка фактора року – 37,0 %. Мінливість числа китиць на рослині в значній мірі знаходилась під впливом фактора року і в меншій мірі від ефектів генотип-середовищної взаємодії. Аналіз показав – чим більша доля впливу сортових особливостей на мінливість ознаки, тим вищий рівень повторюваності ознаки в часі. Це добре

ілюструється коефіцієнтами повторюваності ознаки "число квіток в китиці". Вважається, що коефіцієнт повторюваності є верхньою межею коефіцієнтів успадкування в широкому і вузькому розумінні. Тому виявлені в наших дослідженнях закономірності мінливості вказаних вище ознак дають підстави сподіватись на можливість виділення із цих популяцій рослин із генетичною обумовленістю цих ознак.

На нашу думку, виділенню таких рослин може сприяти розроблений нами двох етапний добір, при якому на першому етапі приділяється увага виділенню рослин із стабільно високим по роках проявом ознаки (вище середнього популяційного зразка), а на другому етапі відбираються рослини, які в часі стабільно мали вищі показники ознаки за стандарт. Для їх виділення потрібно не менш як трирічне вивчення. При такій методиці добору частота відібраних для подальшої селекційної роботи рослин за окремими ознаками складає 10 -15%.

Література

1. *Жученко А.А.* Экологическая генетика культурных растений (эколого-генетические основы)// Кишинев. Штиинца. – 1980. – 587 с.
2. *Брюбейкер Дж.* Сельскохозяйственная генетика. – М. – 1966. – 233 с.
3. *Дьяков А.Б., Драгавцев В.А.* Конкуренциоспособность растений в связи с селекцией / Сообщение 1. Надёжность оценки генотипов по фенотипам и способ её повышения // Генетика. 1975. – Т. 11. - № 5. – С. 11-22.
4. *Литун П.П.* Идентификация генотипов в селекционных популяциях //Селекция и семеноводство. – К., 1980. – Вып. 46. – С. 27-34.
5. *Литун П.П., Барсуков П.Н.* Новые подходы к полевым экспериментам в селекционном и гибридном питомниках // Селекция и семеноводство. – К., 1979. – Вып. 43. – С. 15-23.
6. *Вавилов Н.И.* Значение межвидовой и межродовой гибридизации в эволюции. Избранные труды в пяти томах. – М. – Л., 1960. – Т. 2. – С. 444-461.
7. *Созинов А.А.* Потенциально новые подходы к созданию сортов и сохранению биологического разнообразия // Молекулярно- генетические подходы к селекции растений. – Киев. Аграрна наука. – 1994. – С. 5-9.
8. *Савченко В.К.* Ассоциированный отбор и его роль в эволюции и селекции // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41. - № 3. – С. 406-417.

Резюме

Узагальнено вивчення мінливості ознак насінневої продуктивності (число стебел рослин, число китиць рослини, число квіток китиці) *Medicago sativa* L. протягом трьох досліджуваних років вегетації. За результатами дослідження запропоновано двохетапний добір при трирічному вивченні, при частоті відібраних для подальшої селекційної роботи рослин по окремих ознаках 10-15 %.

Обобщено изучение изменчивости признаков семенной продуктивности (количество стеблей растений, соцветий на одном растении, цветков в соцветии) *Medicago sativa* L. в течении 3-х лет вегетации. По результатам исследования предложено двухэтапный добор при трехлетнем изучении, при частоте отобранных к дальнейшей селекционной работе растений за отдельными признаками 10-15%.

The study of attribute variability of seed efficiency (quantity of plant stalks, inflorescences on one plant, flowers in an inflorescence), *Medicago sativa* L. is generalized during three years of vegetation. Two-staged selection during three years of study at frequency of the plants selected for further selection having particular attributes of 10-15% is suggested according to the research results.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ ТОНКОВОЛОКНИСТЫХ СОРТОВ ХЛОПЧАТНИКА К ЗАСУХЕ И ВИЛТУ

G.barbadense L., один из культивируемых видов хлопчатника, тонкие, прочные и шелковистые волокна которого используются для выработки высококачественных хлопчатобумажных тканей типа батиста, маркизета. *G.barbadense* L. называют еще перуанским по месту естественного его распространения. К *G.barbadense* L. относятся и сорта Си-Айленд, характеризующиеся наиболее ценным по технологическим свойствам волокном. Довольно большие площади *G.barbadense* L. занимает в Египте, являющемся основным поставщиком волокна этого вида хлопчатника на мировом рынке. Значительное распространение он имеет также в Судане и в некоторых других частях Африканского континента. В Америке он возделывается в Перу, Бразилии, США (штат Аризона) и на некоторых островах. Очень немного его возделывают в Турции, Иране, Средней Азии. В Азербайджане его возделывают в некоторых районах с наиболее теплым климатом, так как тонковолокнистый хлопчатник обладает длительным периодом вегетации.

Известно, что абиотические и биотические факторы среды наносят значительный ущерб хлопководству. Проблема повышения урожайности хлопчатника выдвигает необходимость введения в производство урожайных сортов, устойчивых к вредителям и обладающих хорошими адаптационными способностями. Метеорологические условия территории Азербайджана, на которой высеваются сорта хлопчатника, часто характеризуются недостаточным количеством осадков. Недостаток влаги в воздухе и почве приводит к уменьшению активности ферментных систем, нарушению водообмена, отрицательно влияет на фотосинтез, усвоение элементов минерального питания растительным организмом, в результате чего нарушаются основные физиолого-биохимические процессы, что приводит к замедлению развития хлопчатника, изменению качества хлопка-сырца и волокна, уменьшению длины и крепости его.

Адаптация — процесс формирования систем устойчивости, обеспечивающих рост и развитие растений в ранее не пригодных для жизни условиях, состоит из двух функционально различных этапов — стресс-реакции и специализированной адаптации. Стресс-реакция направлена на быструю кратковременную защиту организма от гибели в условиях действия повреждающего фактора и на инициацию механизмов специализированной или долговременной устойчивости, носит транзитный характер и обеспечивает переход растения от нормального к стрессорному метаболизму [3].

Так как хлопчатник отличается большей чувствительностью, а следовательно наименьшей устойчивостью к абиотическим факторам среды в стадии прорастания [5], изучение стресс-реакции всхожести семян на действие засухи позволяет выделить засухоустойчивые образцы, что дает возможность диагностировать устойчивость изучаемых образцов к действию отрицательного фактора среды.

Из многочисленных заболеваний хлопчатника, поражающих растения в различных фазах его развития, наиболее распространенным и наносящим значительный ущерб урожаю хлопка-сырца является вилт (вертициллезное увядание). Это заболевание вызывает несовершенный гриб *Verticillium dahliae* Klebahn. Болезнь проявляется чаще, начиная с фазы бутонизации и начала цветения. На нижних листьях, по краям и между жилками появляются светло-зеленые, оранжевые, позднее буреющие, а затем усыхающие пятна. Пораженные листья поникают и постепенно опадают. Начиная с нижних ярусов, заболевание постепенно охватывает все растение, которое может потерять всю листву. Коробочки подсыхают и преждевременно раскрываются.

Возбудитель болезни - факультативный паразит с широкой специализацией. Основным источником инфекции – зараженная почва, в которой при бессменном возделывании хлопчатника постоянно находятся микросклероции и мицелии гриба, а также пораженные растительные остатки.

В течение вегетации заражение осуществляется как конидиями, так и мицелиями, заражающими растения через механические повреждения корней и устьица. В растении возбудитель распространяется по сосудистопроводящей системе стеблей, ветвей, черешков. Наряду с этим, гриб выделяет токсины. Все это сказывается на снижении продуктивности растений, которое тем больше, чем раньше произошло заражение.

При сильном поражении ухудшается качество волокна и семян, а урожай снижается на 25-50%. Гриб сильно развивается на хорошо аэрированных почвах, при оптимальной влажности 60-75% и температуре от 23 до 26⁰С. С наступлением высоких температур в середине лета болезнь замедляет свое развитие и усиливается к концу вегетации [2].

Материалы и методы

Опыты проводились на сортообразцах хлопчатника вида *G.barbadense* L. коллекции Института. С целью изучения засухоустойчивости использовался способ определения относительной засухоустойчивости сортов по прорастанию семян [4]. Принцип метода заключается в сравнении стресс-депрессии физиологических параметров сортов хлопчатника в условиях «физиологической засухи», имитируемой раствором сахарозы. Семена опытных вариантов проращивали в растворах сахарозы с осмотическим давлением в 7 атм. Чем выше процент прорастания семян в растворе сахарозы, тем более устойчив образец. Сорты разной степени устойчивости сравнивали по значениям отношения показателя степени прорастания семян в опыте к таковому у контроля. При одинаковом уровне засухи степень снижения всхожести семян у разных сортов отличается, что и отражает их различную засухоустойчивость.

Фитопатологическая оценка сортов и форм проводилась по установленной Войтеноком Ф.В. методике [1] – пятибальной шкале:

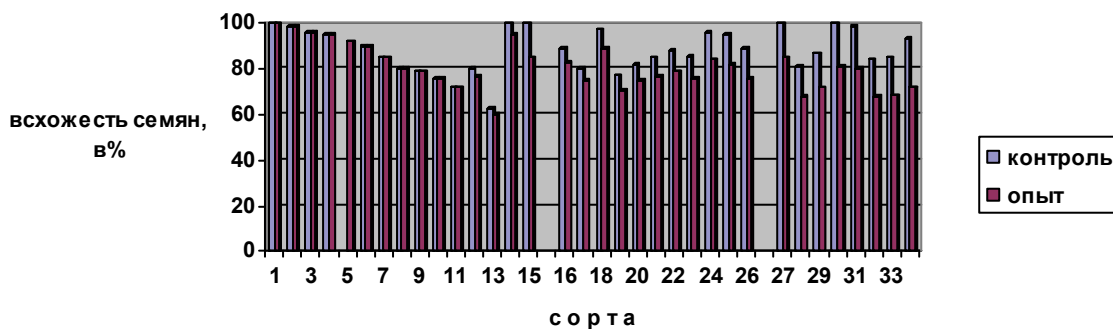
- иммунные;
- высокоустойчивые;
- устойчивые
- толерантные;
- восприимчивые;
- сильновосприимчивые

Результаты и обсуждение

Изучение стресс-реакции образцов на действие засухи показало, что в зависимости от генотипа, сорта различались амплитудой изменения физиологического показателя. Меньшее изменение амплитуды физиологического параметра сравниваемых растений в стрессовых условиях, свидетельствующее о большей устойчивости сортов, позволило выделить высокоустойчивые к засухе сорта (AP-376, B/n, Ash-24, S-6040, C-6029). Депрессия всхожести семян от действия засухи у этих сортов либо отсутствует, либо этот показатель незначителен (до 4,5%).

Сорта хлопчатника 10964, Termez-7, L-2637, AP-369, AP-368, Todla-21 и другие - устойчивы, сорта King Lup.USA, Perevianum, AP-366, Sapel-12 - среднеустойчивы к засухе.

Динамика изменений физиологического показателя под действием засухи высокоустойчивых, устойчивых и среднеустойчивых сортов представлена на рисунке.



высокоустойчивые	устойчивые	среднеустойчивые
1. 50-10-V	15. 10964	28. Tura-45 APB
2. S-6040	16. Termez-7	29. AP-221
3. AP-376	17. L-2637	30. King Lup.USA
4. S-60-22	18. AP-369	31. Rerevianum
5. S-60-02	19. AP-368	32. AP-366
6. 5230-V	20. 5010-V/1	33. Sapel-12
7. 6465-b	21. Todla-21	34. 746
8. 8763I	22. Araura	
9. B/ n	23. AP-343	
10. AP-154	24. Senari 1	
11. Ash-24	25. 504-V	
12. S-6035	26. C-6040/1	
13. C-6029	27. S-8017	
14. Gəncə 102		

Рисунок. Показатели устойчивости сортов хлопчатника к засухе

Сопоставление данных, полученных по устойчивости к биотическим и абиотическим факторам среды, позволило выявить сорта хлопчатника устойчивые и к засухе, и к вилту. Результаты представлены в таблице.

Таблица

Результаты сравнительной оценки устойчивости сортов хлопчатника к засухе и вилту

Сорта	Степень устойчивости	
	засуха	ВИЛТ
S-6040	высокоустойчивый	иммунный
Ash-24	высокоустойчивый	высокоустойчивый
C-6029	высокоустойчивый	высокоустойчивый
AP-376	высокоустойчивый	толерантный
L-2637	устойчивый	высокоустойчивый
AP-369	устойчивый	высокоустойчивый
AP-368	устойчивый	толерантный
Tura-45 APB	среднеустойчивый	высокоустойчивый
Sapel-12	среднеустойчивый	высокоустойчивый

Благодаря наличию ряда свойств, возникших в процессе филогенеза под влиянием условий существования и естественного отбора, устойчивые сорта способны приспособиться к неблагоприятным факторам среды и полноценно осуществлять основные жизненные процессы.

Наличие достаточного генофонда устойчивых к неблагоприятным факторам среды сортов – важный элемент успешного развития хлопководства.

Литература

1. *Войтенко Ф.В.* Селекция хлопчатника на устойчивость к вилту - М.: Колос. -1971.
2. *Дьяков Ю.Т., Дементьева М.И., Семенкова И.Г.* Общая и сельскохозяйственная фитопатология - М.: Колос. - 1984, - 495 с.
3. *Кузнецов Вл.В.* Общие системы устойчивости и трансдукции стрессорного сигнала при адаптации растений к абиотическим факторам // Вестн. Нижегородск. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. биол. / Матер. выезд. сессии Об-ва физиол. раст. РАН по пробл. биоэлектр. и адапт. у растений. Н. Новгород: Изд-во ННГУ. - 2001. - С. 64–68.
4. Методическое руководство «Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям» (под редакцией Удовенко Г.В.). Л. - 1988. - 227 с.
5. *Akparov Z.I., Aliyev R.T., Mammadova A.D.* Steadiness evaluating of cotton varieties to stress factors according to indicators of department // International Meeting “Photosynthesis in the Post-Genomic Era: Structure and Function of Photosystems”. - М. - 2006. - P. 256.

Резюме

Работа посвящена изучению сортов хлопчатника вида *G.barbadense* L. на устойчивость к засухе и вилту. Установлена разная чувствительность растений к неблагоприятным факторам среды, выделены устойчивые к засухе и болезням сорта.

Work is devoted to studying of varieties of *G.barbadense* L. cotton on stability to a drought and wilt. Different sensitivity of plants adverse factors of environment is established, are allocated steady by a drought and illnesses of a varieties.

**МЕЖЖЕРИН С.В.¹, ГАРБАР А.В.², ОНИЩУК И.П.², КОЦЮБА И.Ю.²,
ВЛАСЕНКО Р.П.², ЖАЛАЙ Е.И.¹**

¹Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, ул. Б. Хмельницкого 15, 01601. Украина, e-mail: mezh@izan.kiev.ua

²Житомирский государственный университет им. И. Франко, ул. Б.Бердичевская, 40, Житомир, 1008, Украина, e-mail: saguaroklub@mail.ru

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДИПЛОИДНО-ПОЛИПЛОИДНЫХ КОМПЛЕКСОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOSCHAETA: LUMBRICIDAE) ФАУНЫ УКРАИНЫ

Видообразование в семействе дождевых червей (Lumbricidae) неразрывно связано с гибридизацией и полиплоидией. И дело тут не только в том, что все представители этого семейства с базовым числом хромосом равным 36, на самом деле являются амфидиплоидами [9], но и в том, что это одна из немногих групп животных, у которых обнаружено столько случаев аллополиплоидии, сопровождающихся агамным половым размножением [9, 11, 2]. По данным, накопившимся на конец 80-х годов XX столетия, полиплоидия обнаружена у 19 видов из 58 исследованных [2, 6]. Если учесть, что число видов в семействе около 200, то это значит, что, кариологически изучено не более 30 % видов этого семейства. Те же, для которых все же было установлено число хромосом, исследованы только на небольших участках их ареалов.

Аллополиплоидия чаще всего встречается у космополитических видов дождевых червей. При этом полиплоиды оказываются более устойчивыми к экстремальным условиям, а потому встречаются преимущественно на периферии ареалов. Это связано с тем, что полиплоидизация генома у дождевых червей чаще всего нарушает нормальный ход мейоза, вследствие чего полиплоидные особи переходят к партеногенетическому размножению [9, 2], которое дает им ряд преимуществ в неблагоприятных условиях обитания. Вместе с тем

отсутствие мейоза, ограничивающего накопление мутаций, приводит к образованию многочисленных клонов как симбиотопичных, так и аллопатрических [3, 4 и др.].

Несмотря на постоянный интерес исследователей к дождевым червям, ряд вопросов, связанных с распространением полиплоидии в семействе Lumbricidae, генетической структурой смешанных диплоидно-полиплоидных популяций, морфологической изменчивостью форм и диагностикой отдельных партеногенетических клонов остаются слабоизученными. Для решения этих задач и предпринято комплексное исследование диплоидно-полиплоидных комплексов дождевых червей Украины с применением биохимического генного маркирования, кариологического и морфометрического анализа.

Материал и методы

Материал для исследования собирали в 2005/08 гг., по общепринятым методикам [1]. Исследовано 136 выборок дождевых червей (2270 экз.). Виды идентифицировали по таблицам для определения [5]. Кариологические препараты готовили из семенных мешков по методике ранее успешно использованной для исследования кариотипов люмбрицид [7]. Червям за 19 ч. до вскрытия делали инъекции 0,1% колхицина. Семенные мешки гипотонировали 50 мин. в дистилляте и фиксировали в смеси ледяной уксусной кислоты и этанола в соотношении 1:3, хромосомные препараты изготавливались методом отпечатка. Высушенные препараты красили 10% азур-еозином по Романовскому, приготовленном на 0,01М фосфатном буфере (рН 6,8). Их анализ проводили с помощью микроскопа "Микмед" (ок. 10, об. 90).

Методом электрофореза в полиакриламидном геле с использованием ТРИС-ЭДТА-боратной системы буферов [13] в экстрактах из хвостовой части тела исследована электрофоретическая изменчивость спектров ферментов аспаратаминотрансферазы (Aat), малатдегидрогеназы (Mdh), неспецифических эстераз (Es) и супероксиддисмутазы (Sod).

Результаты и их обсуждение

Octolasion lacteum. На исследованной территории обнаружено не менее 17 биотипов, разной степени генетической дифференциации, клоновой и неклоновой природы. В Северной и Центральной Украине доминируют две генетически полиморфные симбиотопичные криптические формы, на которые приходится около 90% исследованных особей и которые идентифицируются по фракциям неспецифических эстераз (Es). Для них характерен субтриплоидный набор хромосом ($2n+x=38$) и аномальный сперматогенез, протекающий при числе хромосом меньше гаплоидного, они рознятся размерами и некоторыми пропорциями тела. Кроме того здесь же, главным образом, единичными экземплярами встречается не менее 10 субтриплоидных, возможно партеногенетических форм. На юге Украины обнаружены, судя по стабильным спектрам аллозимов, клоновые формы, имеющие, как показал кариологический анализ червей Крыма, триплоидную структуру генома ($3n=54$).

Octodrilus transpadanus. Для этого вида также характерна четкая географическая дифференциация. В данном исследовании выделяются две группы популяций: юговостоукраинские, где идентифицируются два клона, которые отличаются по спектрам малатдегидрогеназы (Mdh) и имеют гептаплоидный набор хромосом ($7n \approx 105$); а также западноукраинские (кариотип нестабильный, число хромосом от $3n=45$ до $4n=60$) и юго-западные ($2n=30$) популяции. Для последних характерен исключительно высокий уровень генетического полиморфизма – в пределах выборки практически невозможно было найти двух одинаковых по спектрам особей. При этом не срабатывала модель панмиктической популяции, в случае которой наблюдаемые и ожидаемые распределения генотипов четко соответствуют друг другу. Особняком от остальных поселений этого вида находится выборка из трех особей из Крыма ($4n=60$). Для крымских особей не характерна клоновая структура, но имеется ряд видоспецифичных аллелей, отсутствующих у особей материковой Украины, что свидетельствует об их существенной генетической дифференциации.

Aporrectodea rosea. Среди особей этого вида, который преимущественно распространен в северных и западных регионах Украины, а на юг продвигается по поймам рек, обнаружены диплоидные ($2n = 36$), триплоидные ($3n = 54$), гексаплоидные ($6n = 108$) и октаплоидные ($8n \approx 144$) биотипы. Доминирующим (73%) является триплоидный биотип. Вид поликлональный, имеет даже для партеногенетичных дождевых червей необычайно высокое генетическое разнообразие: на 224 исследованных особи идентифицировано 96 клонов, причем 67 представлены единичными особями. Клоновая структура популяций *A. rosea* имеет четкую сезонную изменчивость, что доказывает наличие не только генетической, но и экологической дискретности. Любопытной особенностью поселений этого вида является строго клоновая структура поселений урбоценозов Киева, в которых этот, в общем, немногочисленный вид доминирует. В этих местах на один клон приходится около 5,5 особей. Тогда как в естественных ценозах, где плотность популяций этого вида явно меньше, клоновое разнообразие возрастает настолько, что каждая особь характеризуется своими уникальными аллозимными спектрами.

A. trapezoides. Партеногенетичный вид, особи материковых популяций которого имеют стабильно триплоидный набор хромосом ($3n = 54$). В Крыму обнаружены тетраплоиды — $4n = 72$. На 242 особи установлено 29 биотипов, которые, судя по спектрам, имеют клоновую природу. Причем девять были представлены единичными экземплярами.

A. caliginosa. Диплоидный ($2n = 36$) амфимиктический вид. Это подтвердил как кариологический анализ, так и характер распределения генотипов полиморфных локусов в популяциях этого вида. Генетически и морфологически близок к *A. trapezoides*, вероятным предковым видом которого является. Численно доминирует в более влажных регионах севера и запада Украины, тогда как в южных и степных регионах Украины уступает свое место *A. trapezoides*.

A. georgii. Диплоидный, судя по распределениям аллозимных генотипов, амфимиктический вид, который обнаружен вместе с *A. caliginosa* в одних и тех же пробах с Правобережной и Западной Украины. Факт симптоматичный, поскольку указывает на строгую репродуктивную изоляцию этих видов в природе. Для этого вида впервые приводится хромосомное число $2n = 36$, являющееся стандартным для представителей этого рода

A. longa. Адвентивный вид, четко привязанный к урбоценозам. Как показал кариологический и аллозимный анализы, для него характерен хромосомный набор ($2n = 36$) и амфимиктическая структура популяций. Имеются основания считать вид полифилитической группировкой, поскольку правобережные и левобережные популяции отличаются константно-гетерозиготными спектрами, что указывает на их происхождение либо от разных диплоидных видов, либо существенную историческую изоляцию.

Eiseniella tetraedra. Как показал проведенный кариологический анализ, в Украине, как и в большинстве других точек ареала [11, 9], — этот вид представлен тетраплоидной расой ($4n = 72$). Триплоидная раса ($3n = 54$), обнаруженная ранее на территории Италии (Omodeo, 1952), в фауне Украины не выявлена. На 47 исследованных особей выявлено 18 биотипов, что свидетельствует о высоком уровне клонового разнообразия, что, в общем, соответствует и данным других авторов. При этом популяции, в которых имеется четко клоновая структура и среднее число особей на клон составляет только шесть особей на клон, чередуются с выборками, в которых наблюдается гипервариабельность — случай, когда каждая исследованная особь характеризуется своими спектрами.

Dendrodrilus rubidus. Кариологические исследования показали, что этот партеногенетический вид в пределах Украины, как и в популяциях США, характеризуется пентаплоидным набором хромосом. На 90 исследованных особей, собранных в разных областях Украины, обнаружено только три клона, что составляет 30 особей на клон. Для сравнения в популяциях США на 104 особи был выявлен 31 клон [8] — 3,3 особи на клон. Столь резко сниженное клоновое разнообразие европейских популяций этого вида по

сравнению с североамериканскими дает основание считать, что этот вид интродуцирован в Европу из Америки..

Dendrobaena octaedra. Кариологический анализ подтвердил полиплоидную природу и этого вида. На 65 изученных особей выявлено 17 клонов. Причем, как и в предыдущих случаях с *A. rosea* и *E. tetraedra*, случаи достаточно строгого соблюдения клоновой структуры, например в популяциях Житомира, когда на 32 особи было выявлено всего лишь два клона, сменяются гипервариабельностью, когда каждая особь, как отдельный клон, имеет свой специфический электрофоретический спектр (с. Денеши, Житомирская обл.)

Выводы

Проведенное исследование кариологической структуры и аллозимной изменчивости группы видов дождевых червей фауны Украины выявило как диплоидные виды с амфимиктическим размножением, так и апомиктические полиплоиды. Особый интерес вызывает наличие гипервариабельности – случаев крайней степени генетического полиморфизма, когда популяция полиплоидного вида представлена особями, характеризующимися строго индивидуальными спектрами. Причем эти случаи проявляются на фоне строгой клоновой структуры в других популяциях.

Литература

1. Бызова Ю. Б., Гиляров М. С. Количественные методы в почвенной зоологии. - М.: Наука, 1987. – 288 с.
2. Викторов А.Г. Разнообразие полиплоидных рас в семействе дождевых червей Lumbricidae // Успехи современной биологии. – 1993. – 113, вып. 3. – С. 304-312.
3. Власенко Р. П., Гарбар А. В., Межжерин С. В. Клональная структура, кариологический и морфологический анализ изолированного поселения гипервариабельного вида дождевых червей *Aporrectodea rosea* (Oligochaeta: Lumbricidae) // Наук. Вісник Ужгород. унів. Сер. біол. – 2007. – Вип. 21. – С. 187–191.
4. Межжерин С.В., Власенко Р.П., Гарбар А.В. Особенности генетической структуры комплекса дождевых червей *Aporrectodea (superspecies) caliginosa* (Oligochaeta: Lumbricidae) на территории Украины // Цитол. и генет. – 2008. - 42, №4. – С. 50-57.
5. Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР // М.: Наука. – 1979. – 271 с.
6. Casellato S. On Polyploidy in Oligochaetes with particular reference to Lumbricids, (pp.75-87) // Bonvicini Pagliai A.M., Omodeo P. (Eds.). *On Earthworms*. Sel. Symp. Monogr. U.Z.I., 1987, 2, Mucchi, Modena, Italy.
7. Garbar A.V., Vlasenco R.P. Karyotypes of three species of the genus *Aporrectodea* (Oligochaeta, Lumbricidae) of Ukrainian fauna // Comp. Cytogenet. – 2007. – 1, №1. – P. 59-62.
8. Jaenike J, Ausubel S, Grimaldi D.A. On the enolution of clonal diversity in parthenogenetic earthworms // Pedobiologia . – 1982. – 23, № 4. – P. 304–309.
9. Muldal S. The chromosomes of the earthworms I. The evolution of polyploidy // Heredity. – 1952. – № 6. – P. 55–76.
10. Omodeo P. Caryology of the Lumbricidae // *Caryologia*. - 1952. - №4. – P. 173–275.
11. Omodeo P. Cariologia dei Lumbricidae. II. Contributo // *Caryologia*. – 1955. – №8. – P. 135-178.
12. Omodeo P. Contributo alla revisione Lumbricidae // *Arch. Zool. Ital.* – 1956. – Vol. 41. – P. 129–212.
13. Peacock F.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrilamye gel patterns from normal human subjects // *Science*. – 1965. – 147. – P. 1451-1455.

Резюме

Кариологическое исследование и биохимическое генное маркирование 10 видов дождевых червей фауны Украины, выявило ряд амфимиктических диплоидных и апомиктических полиплоидных, имеющих клоновую структуру популяций. При этом особый интерес вызывают случаи гипервариабельности апомиктических видов, сопровождающиеся крайней степенью проявления генетического полиморфизма.

Кариологічне дослідження і біохімічне генне маркування 10 видів дощових черв'як фауни України, виявило ряд амфіміктичних диплоїдних та апоміктичних поліплоїдних, що мають клонову структуру популяцій. При цьому особливий інтерес викликають випадки гіперваріабельності апоміктичних видів, що супроводжуються крайнім ступенем прояву генетичного поліморфізму.

Kariological investigation and biochemical gene marking of 10 earthworms species of Ukrainian fauna, has taped the series of amphimictic diploid and apomictic polyploid species, which populations have clonal structure. Cases of hypervariability of apomictic species which are accompanied by very high genetic polymorphism are especially interesting.

МЕЛЬНИКОВА Н.В., КУДРЯВЦЕВ А.М.

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,

Россия, 119991, Москва, ГСП 1, ул. Губкина, 3, e-mail: mnv-4529264@yandex.ru

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ ПО АЛЛЕЛЯМ ГЛИАДИНКОДИРУЮЩИХ ГЕНОВ

Генетические ресурсы культурных растений являются источником потенциально полезных генов, необходимых селекционерам для получения более урожайных сортов, способных лучше адаптироваться к условиям окружающей среды. В связи с этим в последнее время особое внимание уделяется исследованию распространения и уровня генетического разнообразия для его бережного сохранения и эффективного использования. Широкие возможности для описания разнообразия растений предоставляют молекулярно-генетические маркеры. Для пшеницы в качестве удобных генетических маркеров могут быть использованы аллели глиадинкодирующих генов (Кудрявцев, 2007, Драгович, 2008).

Материалы и методы

Для оценки мирового генетического разнообразия твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) было исследовано 629 сортов из 45 стран Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Африки и Австралии. Зерновой материал был получен из коллекций Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова и Института растительных генетических ресурсов Болгарии. Для каждого сорта было проанализировано от восьми до ста зерновок. Электрофорез в полиакриламидном геле в кислом алюминий-лактатном буфере (рН 3,1) проводился по стандартной методике (Драгович, 2008). Идентификация аллелей осуществлялась в соответствии с имеющимся каталогом твердой пшеницы (Кудрявцев, 2007). Генетическое разнообразие по локусам глиадинкодирующих генов оценивали согласно Нею по следующей формуле $H=1-\sum p_i^2$, где H - индекс генетического разнообразия Нея (на локус) и p_i - частота аллеля для того или иного локуса. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием пакета программ Statistica.

Результаты и обсуждение

Анализ большого числа сортов из географически отдаленных регионов позволил расширить ранее составленный каталог аллелей глиадинкодирующих локусов твердой пшеницы (Кудрявцев, 2007) до 110 аллелей. Дополненный каталог представлен на рис. 1, шестьдесят впервые идентифицированных аллелей отмечены звездочками. По числу

аллелей генетическое разнообразие твердой пшеницы сопоставимо с разнообразием мягкой пшеницы, у которой по четырем глиадинкодирующим локусам (*Gli-A1^d*, *Gli-B1^d*, *Gli-A2^d* и *Gli-B2^d*) выявлен 121 аллель (Драгович, 2008). Можно отметить, что по локусам *Gli-A1^d* и *Gli-B1^d* идентифицировано меньшее число аллелей (14 и 11 соответственно), чем по локусам *Gli-A2^d* и *Gli-B2^d* (33 и 52 соответственно). Причем для локусов *Gli-A2^d* и *Gli-B2^d* характерно наличие большого числа аллелей, имеющих сходную структуру и отличающихся отдельными компонентами спектра. Такие аллели, по-видимому, произошли от одного предкового аллеля в результате мутационного процесса и являются представителями одного семейства.

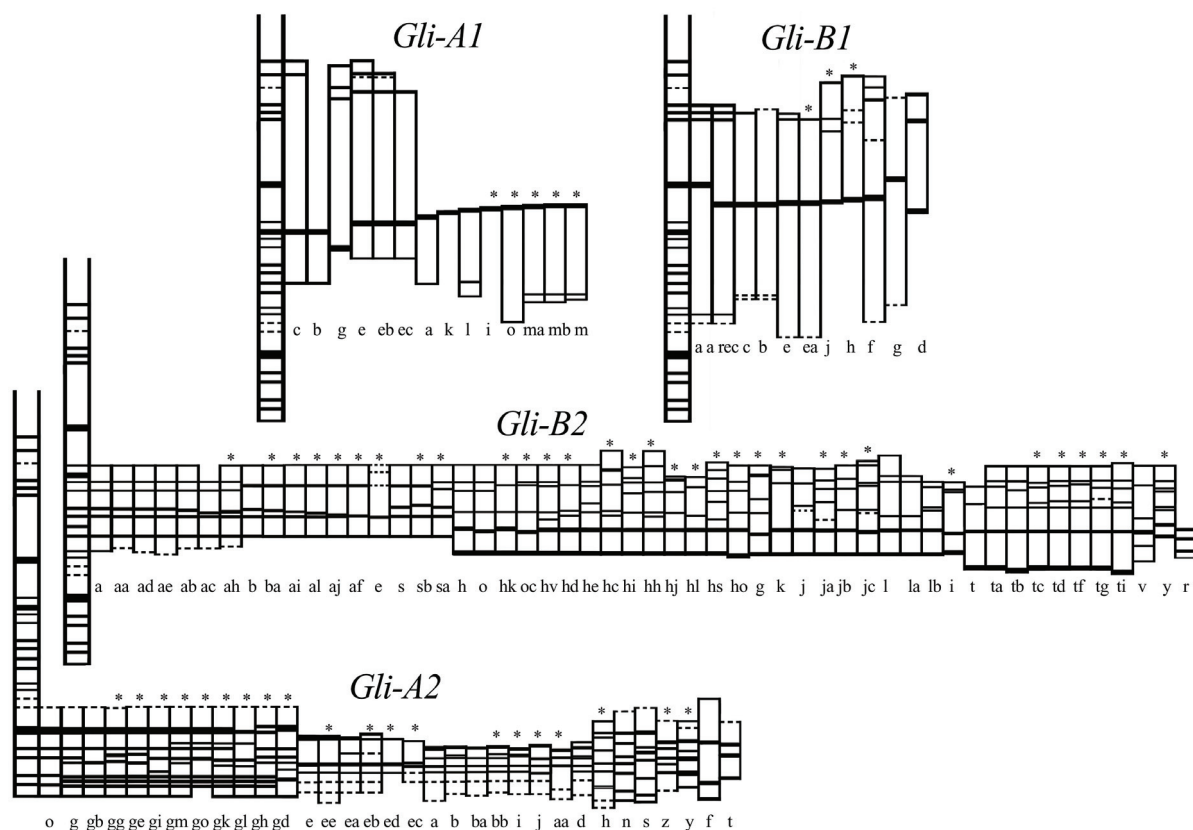


Рисунок 1. Каталог аллелей глиадинкодирующих генов твердой пшеницы. Впервые обнаруженные аллели отмечены звездочкой.

По локусу *Gli-A2^d* одно семейство представлено аллелями *a, aa, ad, ae, ab, ac, ah, b, ba, ai, al, aj, af, e, s, sa, sb*; другое – *h, o, hk, oc, hv, hd, he, hi, hh, hj, hl, hs, ho, g, k, j, ja, jb, jc, l, la, lb*; третье – *t, ta, tb, tc, td, tf, tg, ti*. По локусу *Gli-B2^d* семейства включают следующие аллели: 1) *o, g, gb, gg, ge, gi, gm, go, gk, gl, gh, gd*; 2) *e, ea, eb, ec, ed, ee*; 3) *a, b, ba, bb, i, j, aa, d*. По локусам *Gli-A1^d* и *Gli-B1^d* число аллелей, относящихся к одному семейству, было невелико. Для локуса *Gli-A1^d* можно выделить три семейства: в первое входят аллели *c* и *b*; во второе – *e, eb, ec*; в третье – *m, ma, mb*. Для локуса *Gli-B1^d* также выявлено три семейства: к первому относятся аллели *a* и *a rec*; ко второму – *c* и *b*; к третьему – *e* и *ea*. Вероятно, отсутствие большого числа аллелей в семействах и, вследствие этого, меньшее общее число аллелей для локусов *Gli-A1^d* и *Gli-B1^d* связано со сцеплением глиадинкодирующих генов хромосом первой гомеологической группы с генами, влияющими на качество продуктов переработки твердой пшеницы. В связи жестким отбором по признакам качества могло происходить сокращение разнообразия и по глиадинкодирующим генам.

Показано, что некоторые аллели с высокой частотой встречаются в сортах практически всех странах мира. К таким аллелям относятся *Gli-A1^dc*, *Gli-B1^da*, *Gli-B1^dc*, *Gli-B2^da*, *Gli-B2^dh*. Также существуют аллели, которые можно найти у твердых пшениц определенных регионов, их примером может служить аллель *Gli-A2^ds*, распространенный лишь среди сортов Франции, Испании и Португалии. Кроме того, иногда аллель встречается только в

сортах одной страны: аллели *Gli-A2^{dgb}* и *Gli-A2^{dgl}* были обнаружены исключительно у азербайджанских сортов. По-видимому, эндемичные аллели свойственны сортам тех стран, где возделывание твердой пшеницы имеет длительную историю и где сформировались и сохранились уникальные генотипы. Именно в этих странах следует искать интересный для селекции материал.

Для оценки генетического разнообразия использовали критерий Нея. В среднем по всем изученным сортам индекс генетического разнообразия составляет 0,53 для локуса *Gli-A1^d*, 0,47 - для *Gli-B1^d*, 0,66 – для *Gli-A2^d*, и 0,53 - для *Gli-B2^d*. У твердой пшеницы наибольший уровень генетического разнообразия (в среднем по четырем глиадинкодирующим локусам) был отмечен у сортов Азербайджана ($H=0,75$), Болгарии ($H=0,75$), Португалии ($H=0,75$), Испании ($H=0,74$), Израиля ($H=0,72$) и Турции ($H=0,72$). Таким образом, для сортов твердой пшеницы можно выделить три региона с высоким генетическим разнообразием: первый - Малая Азия; второй – Пиренейский полуостров; третий – Балканы.

Для оценки генетического сходства сортов из разных стран мира на основе частот аллелей были рассчитаны Евклидовы расстояния, и проведена кластеризация методом Ward's (рис. 2). В результате было выделено три кластера.

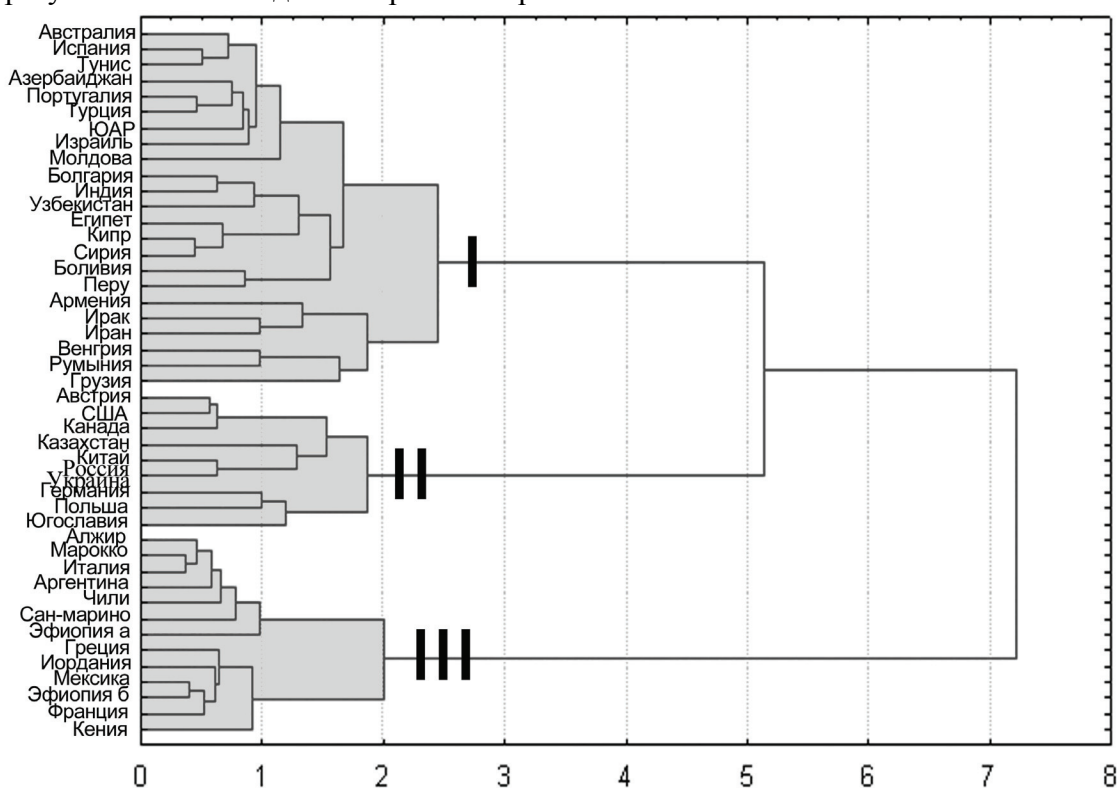


Рисунок 2. Дендрограмма, полученная кластеризацией методом Ward's Евклидовых расстояний, рассчитанных на основе частот аллелей глиадинкодирующих генов сортов твердой пшеницы из разных стран мира.

Первый кластер представлен, в основном, странами дуги плодородия и средиземноморья. В этих регионах культура твердой пшеницы имеет длительную историю возделывания и генетическое разнообразие велико. В среднем для сортов этого кластера H равен 0,64. Именно в сортах этих стран сохраняется разнообразие, здесь обнаружено большое число аллелей, в том числе эндемичных.

Второй кластер включает в себя страны, в которых распространены твердые пшеницы волжской степной группы. В него входят Россия, Украина, Казахстан, Китай, Польша, Югославия, Германия США и Канада. Твердые пшеницы СССР послужили основой культуры твердой пшеницы в США и Канаде, что объясняет генетическую близость сортов этих стран. H равен 0,5, что свидетельствует о среднем уровне разнообразия.

Третий кластер составляют средиземноморские страны, Мексика, Чили, Аргентина, а также Эфиопия и Кения. Генетическое сходство твердых пшениц этих стран, скорее всего, обусловлено селекционным процессом, в котором активно участвовали средиземноморские сорта, а также сорта и линии, созданные в СИММУТ. Этим сортам свойственно невысокое генетическое разнообразие (в среднем $H=0,42$). Видимо, сокращение разнообразия в этом случае связано с жестким отбором, ведущимся в СИММУТ.

Таким образом, в первый кластер попали страны, где возделывание твердой пшеницы ведется издавна и в сортах которых сохраняется высокий уровень генетического разнообразия. Второй кластер составляют страны, в которых распространены твердые пшеницы волжской степной группы, их разнообразие ниже, чем в сортах первого кластера. К третьему кластеру относятся страны, использующие сорта и линии твердой пшеницы, созданные в селекционном центре СИММУТ. Они имеют самый низкий показатель генетического разнообразия, что, вероятно, объясняется жестким отбором на хозяйственно важные признаки.

Выводы

1. Мировое разнообразие твердой пшеницы достаточно высоко и по числу идентифицированных аллелей глиадинкодирующих генов сопоставимо с мягкой пшеницей.
2. Для сортов твердой пшеницы можно выделить три региона с высоким генетическим разнообразием: Малая Азия, Пиренейский полуостров и Балканы.
3. Выявлено три группы стран, сорта твердой пшеницы которых отличающихся по частотам аллелей и уровню генетического разнообразия: 1) страны средиземноморья и дуги плодородия; 2) страны, где возделываются сорта волжской степной группы; 3) страны, сорта которых созданы с использованием селекционного материала СИММУТ.

Литература

1. Драгович А.Ю. Закономерности формирования биоразнообразия вида мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по генам запасных белков - Дис. докт. биол. наук. - Москва: Иоген РАН. - 2008. - 317 с.
2. Кудрявцев А.М. Создание системы генетических маркеров твердой пшеницы (*T. durum* Desf.) и ее применение в научных исследованиях и практических разработках - Дис. докт. биол. наук. - Москва: Иоген РАН. - 2007. - 305 с.

Резюме

Исследовано мировое разнообразие твердой пшеницы по аллелям глиадинкодирующих генов. Проанализировано 629 сортов из 45 стран. Впервые идентифицировано 60 аллелей. Показано, что локусы *Gli-A2^d* и *Gli-B2^d* обладают, большим разнообразием, чем *Gli-A1^d* и *Gli-B1^d*. Выявлено три группы стран, сорта твердой пшеницы которых отличаются как по частотам аллелей так и по уровню генетического разнообразия.

Досліджена світова різноманітність твердої пшениці по алелям гліадинкодууючих генів. Проаналізовано 629 сортів з 45 країн. Вперше ідентифіковано 60 алелів. Показано, що локуси *Gli-A2^d* і *Gli-B2^d* мають більшу різноманітність, ніж *Gli-A1^d* і *Gli-B1^d*. Виявлено три групи країн, сорти твердої пшениці яких відрізняються як за частотою алелів так і за рівнем генетичного різноманіття.

The world genetic diversity of durum wheat gliadin alleles was studied in 629 cultivars from 45 countries. 60 alleles of the gliadin coding loci were discovered firstly. The higher level of genetic diversity for *Gli-A2^d* and *Gli-B2^d* loci then for *Gli-A1^d* and *Gli-B1^d* was demonstrated. Three groups of countries which have different allele's frequencies and level of genetic diversity of durum wheat cultivars were revealed.

МИХАЙЛОВ В.Г., ЩЕРБИНА О.З., ПАРФЕНЮК О.В.
ННЦ «Институту землеробства УААН»

ХАРАКТЕРИСТИКА ГІБРИДІВ СОЇ F₂ ЗА ДОВЖИНОЮ СУЦВІТТЯ ТА КІЛЬКІСТЮ КВІТОК

У сої довжина та кількість квіток у суцвітті є генетично обумовлені, проте вони значно піддається впливу умов вирощування. Довжина суцвіття у одних і тих же сортів може змінюватись від 0,5 до 8 см і більше. Крайнє більше значення довжини суцвіття наведено В.Б. Єнкеним в ключі визначення різновидностей культурної сої [2], де показано що довжина суцвіття може досягати 15 см з кількістю квіток до 50. Проте, ні в даній монографії, ні в інших джерелах не наведені приклади зразків культурної сої *Glucine max* L. Merr. з зазначеною довжиною і кількістю квіток у суцвітті. Серед колекційного матеріалу українського та зарубіжного походження нами таких форм не виявлено. Така довжина суцвіття з великою кількістю квіток зустрічається у деяких диких родичів сої, зокрема в під родах *G. tomentella*, *G. canescens* та інших. Рядом вчених робились спроби схрестити окремі форми зазначених підродів з сортами культурної сої використовуючи методи біотехнології. Проте ці спроби виявились марними.

Матеріалом досліджень обрано, перш за все, багатоквіткові форми 8749-05, 8632-05, 8745-05, виділені нами в селекційних розсадниках, а також сорти і селекційні номери селекції ННЦ «Інститут землеробства УААН». Робота проводилась в 2006-2008 рр. в ДП ДГ «Чабани» ННЦ «Інститут землеробства УААН». Досліди були закладені на чорноземних ґрунтах в полях селекційних сівозмін по попереднику озима пшениця. Сіяли гібриди першого покоління і їх батьківські форми 16 травня квадратно-гніздовим способом – 45х45 см. Площа ділянки – 2,3-5,2 кв. м. Під час вегетації проводили фенологічні спостереження за ростом і розвитком рослин, відмічались дати сівби, сходів, цвітіння і досягання. В період цвітіння підраховували кількість квіток в різних суцвіттях та вимірювали довжину суцвіття (тут і далі під назвою ознаки «довжина суцвіття» мається на увазі максимальна довжина суцвіття на рослині). Після збирання рослини аналізували за всіма цінними господарськими ознаками.

Довжина суцвіття на рослині у гібридів сої другого покоління наведена в таблиці 1.

З наведених в таблиці 1 даних видно, що довжина суцвіття у рослин сої звичайних сортів і селекційних номерів була в межах 8,8-37,0 мм, у виділеної в попередні роки лінії 8745-05 – 119,7 мм. Селекційний номер 176 характеризувався меншою довжиною суцвітть (8,8 мм), № 427 і Чернятка – значно більшою (37,0 і 25,1 мм відповідно).

Таблиця 1.

Довжина суцвіття на рослині у гібридів сої другого покоління, мм

Батьківські форми та комбінація схрещування		Середнє значення	Максимальне значення	Мінімальне значення	Дисперсія	Коефіцієнт варіації
♀	№ 176	8,84	15,00	1,00	27,25	9,04
♀ ♂	№ 427	37,00	45,00	30,00	28,22	14,36
♂	Чернятка	25,10	28,00	22,00	2,988	6,88
♂	8745-05	119,74	128,00	110,00	36,31	5,03
F ₂	F ₂ № 176 / № 427	13,07	57,00	1,00	184,47	13,94
F ₂	F ₂ № 427 / Чернятка	24,73	71,00	3,00	228,38	61,10
F ₂	№ 176/8745-05 (2)	34,10	90,00	5,00	408,53	59,26
F ₂	№ 427/8745-05	44,82	90,00	3,00	712,15	59,54

У гібридів F₂ №176/№427 середня довжина суцвіття наближалась до меншої довжини суцвіття, а за максимальним значенням значно перевищувала довжину суцвіття №427 –

кращої батьківської форми і дорівнювала 57,0 мм проти 45,0 мм у №427. Високі значення дисперсії і коефіцієнту варіації показують на високу варіабельність даної ознаки.

У гібриду F₂ №427/Чернятка, батьківські форми якого мали відносно більшу довжину суцвіття, середня довжина суцвіття (24,7 мм) також була ближчою до меншої довжини суцвіття (25,0 мм) у сої Чернятка, а максимальна довжина суцвіття гібриду (71,0 мм) значно перевищувала максимальну довжину суцвіття у сої №427 (45,0 мм). Мінімальна довжина суцвіття у гібриду також була меншою, ніж у обох батьківських форм.

При схрещуванні №176 (довжина суцвіття 8,8 мм) з №8745-05 (довжина суцвіття 119,7 мм) середня довжина суцвіття у гібриду F₂ дорівнювала 34,1 мм, тобто вона була ближчою до меншої довжини суцвіття №176, що вказує на домінування меншої довжини суцвіття. Максимальна (90,0 мм) і мінімальна (5,0 мм) довжина суцвіття у гібриду знаходилась в межах мінливості обох батьківських форм (128,0 – 1,0 мм). Відмічена висока дисперсія і варіація даної ознаки у гібриду.

При схрещуванні №427 (довжина суцвіття 37,0 мм) з №8745-05 (довжина суцвіття 119,7 мм) середнє значення даної ознаки (44,8 мм), хоч і було проміжним, проте також наближалось до меншого його значення у №427. Максимальна довжина суцвіття у гібриду (90,0 мм) також була проміжною між максимальною і мінімальною довжиною батьківських форм (45,0 мм і 128,0 мм), а мінімальна довжина суцвіття гібриду (3 мм) була меншою, ніж мінімальне значення батьківської форми з меншою довжиною суцвіття. Все це вказує на домінування меншої довжини суцвіття, як і в попередніх випадках.

В минулому році у гібридів сої першого покоління в різних комбінаціях схрещування відмічено наддомінування, неповне домінування більшої та меншої кількості квіток.

Кількість квіток у суцвітті гібридів сої F₂ і їх батьківських форм представлена у таблиці 2.

Таблиця 2.

Кількість квіток у суцвітті у гібридів сої другого покоління

Батьківські форми та комбінація схрещування		Середнє значення	Максимальне значення	Мінімальне значення	Дисперсія	Коефіцієнт варіації
♀	№ 176	3,63	5,00	3,00	0,80	24,64
♀ ♂	№ 427	15,95	19,00	11,00	4,27	12,96
♂	Чернятка	16,05	18,00	14,00	1,05	6,39
♂	№8745-05	33,10	37,00	30,00	3,99	6,03
F ₂	F ₂ № 176 / № 427	6,61	19,00	3,00	11,27	50,76
F ₂	F ₂ № 427 / Чернятка	10,72	26,00	3,00	26,94	48,42
F ₂	№ 176/8745-05	11,38	20,00	4,00	20,86	40,12
F ₂	№ 427/8745-05	14,45	24,00	7,00	20,19	31,07

Як видно з наведених в таблиці 2 даних, батьківські форми №176, №427, Чернятка і №8745-05 значно відрізнялись за кількістю квіток у суцвітті. Найменше (3,6) їх було у №176, значно більше у №427 і Чернятка (15,9 і 16,0 відповідно), найбільше у №8745-45 (33,1). Середня кількість квіток у гібридів F₂ №176/№427 (6,6) була проміжною між обома батьківськими формами, а максимальна кількість квіток у суцвітті (19,0) була на рівні максимальної кількості квіток у кращої батьківської форми №427 (19,0), а мінімальна кількість квіток (3,0) на рівні мінімальної кількості квіток у кращої батьківської форми №176 (3,0).

Всі ці дані показують на домінування меншої кількості квіток у даного гібриду. При схрещуванні двох форм з більшою кількістю квіток (15,9 і 16,0 у №427 і Чернятка відповідно) середня кількість квіток у гібриду F₂ (10,7) була меншою ніж у обох батьків. Максимальна кількість квіток у гібриду F₂ (26,0) була більшою за обох батьків (19,0 і 18,0), а мінімальна кількість квіток (3,0) значно меншою (11,7 і 14,0).

При схрещуванні селекційного номера №176 з №8745-05 з кількістю квіток вдвічі більшою (33,1), ніж у №427 і Чернятка, середня кількість квіток (11,4) була проміжною між обома батьківськими формами. Максимальна кількість квіток у суцвітті (20,0) хоч і була проміжною, але наближалась ближче до батьківської форми №8745-05 з більшою кількістю квіток, а мінімальна кількість квіток у гібриду F_2 була більшою, ніж у №176 з меншою кількістю квіток. В той же час лінія розподілу фенотипів у гібридів F_2 значно зміщена в сторону батьківської форми з меншою кількістю квіток, що вказує на домінування ознаки меншої кількості квіток (рис. 1).

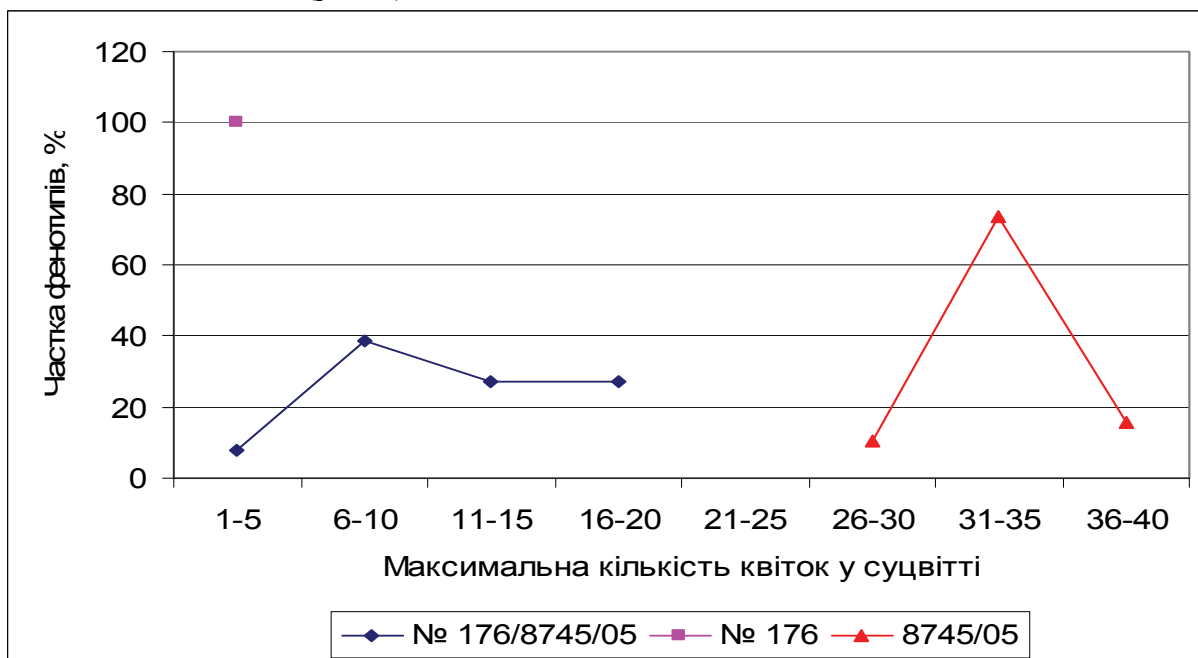


Рис. 1. Лінії розподілу кількості квіток у суцвітті гібриду сої №176/8745-05 другого покоління.

При схрещуванні №427 з №8745-05 середня кількість квіток дорівнювала 14,4, тобто майже стільки, скільки у №427 (15,9). Максимальна кількість квіток (24,0) була проміжною між обома батьками (19,0 і 37,0) з деяким наближенням до меншої кількості квіток. Мінімальна кількість квіток у гібриду F_2 (7,0) була меншою, ніж менші значення обох батьківських форм. Це вказує на переважання меншої кількості квіток у даного гібриду.

Таким чином, встановлено, що в досліджуваних гібридних популяціях F_2 менша довжина суцвіття і менша кількість квіток в суцвітті є переважаючими ознаками.

Література

1. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта - М., 1985. - 351 с.
2. Енкен В.Б. Соя.- М.: Сельхозгиз, 1959.- 622 с
3. Международный классификатор СЭВ рода *Glycine Willd*?. - Л., 1990, - 46 с.

Резюме

У гибридов сои второго поколения установлено, что признаки меньшей длины соцветия и меньшего количества цветков в нем были преобладающими.

У гибридов сои второго поколения установлено, что признаки меньшей длины соцветия и меньшей количества квіток в ньому были преобладающими.

At hybrids soybean second generation it is established that attributes of smaller length of an inflorescence and smaller quantity of colors in it were prepotented.

МІЩЕНКО С.В., ВИРОВЕЦЬ В.Г., КИРИЧЕНКО Г.І., ОНУПРІЄНКО Л.Г.

Інститут луб'яних культур УААН,

Україна, 41400, Сумська обл., м. Глухів, вул. Терещенків, 45, e-mail: ibc@sm.ukrtel.net

ВИЯВЛЕННЯ ДЖЕРЕЛ СТАБІЛЬНОЇ ОЗНАКИ ОДНОДОМНОСТІ *CANNABIS SATIVA L.*

Створення високопродуктивних, адаптованих до абіотичних і біотичних факторів довкілля, з бажаними для людини господарсько-цінними ознаками сортів та форм культурних рослин просто неможливе без їх генетичного різноманіття. При цьому вивчення специфічних ознак того чи іншого зразка має вирішальне значення для певного напрямку селекції. Не виключення становлять і коноплі посівні (*Cannabis sativa L.*), у яких однією із специфічних ознак є дводомність чи однодомність.

У природних умовах коноплі відомі як дводомний вид зі статевим диморфізмом. Він проявляється в наявності двох різко відмінних за фенотипом рослин – плосконі і матіркі. Це є наслідком пристосування до збереження виду і створення найбільш життєздатного потомства. Дводомним коноплям притаманний різний період вегетації чоловічих і жіночих рослин, що потребує дворазового збирання врожаю, причому плоскінь, котра дозріває раніше приблизно на місяць, можна вибирати з посівів тільки вручну. Селекціонерами створені сорти однодомних конопель, рослини яких мають приблизно однаковий період вегетації і є придатними до механізованого збирання.

Основним недоліком сортів однодомних конопель є можливість втрати ознаки однодомності у потомстві, оскільки відбувається своєрідне відновлення процесу еволюції статі даного виду: гермафродитизм – однодомність – дводомність. Тому з урахуванням сучасного стану розвитку селекції конопель при підборі вихідного матеріалу з колекції, для залучення його до створення популяцій зі стабільною ознакою однодомності, доцільно враховувати такі ознаки: 1) статевий склад зразка, 2) наявність однодомної фемінізованої матіркі зі зближеними строками цвітіння чоловічих і жіночих квіток, 3) стійкість рослин до чужезапилення (запилення певного сорту чи форми конопель (однодомної, дводомної) пилком інших сортів чи форми конопель та сукупна дія вказаних факторів).

Перші дві особливості вже висвітлювалися в науковій літературі [1, 2]. Зокрема, з відсутністю плосконі однодомних конопель виділені наступні сорти однодомних конопель українського походження: ЮСО-31 (UF0600133), Однодомні 10 (UF0600318), ЮСО-42 (UF0600363), Однодомні 11 (UF0600331), Глухівські 46 (UF0600136), Скоростиглий (UF0600365), ЮСО-44 (UF0600356), ЮСО-14 (UF0600134), Глухівські жовтостеблові (UF0600396), ЮСО-45 (UF0600397), ЮСО-37 (UF0600398), ЮСО-36 (UF0600400), Глухівські 33 (UF0600402) та ін. [1], а також Глухівські однодомні 18 (UF0600395), Гляна (UKR015:00452), Глера (UF0600394), Глухівські 51 (UKR015:00454), Золотоніські ЮСО-11 (UF0600369) [2].

І.М. Лайко вказує, що зближені строки цвітіння жіночих і чоловічих квіток однодомної фемінізованої матіркі сприяють природному збереженню однодомності [3]. Тому в результаті оригінального підходу до оцінки генетичних ресурсів конопель вивчено нові сортозразки за особливостями цвітіння чоловічих і жіночих квіток [2]. Так, сорти ЮСО-31, Глухівські 58, Глухівські 46, Глера, Глухівські 33 та Золотоніські ЮСО-11 рекомендовані як джерела і донори ознаки зближених строків цвітіння чоловічих і жіночих квіток. Сорти із середніми кореляційними зв'язками тривалостей цвітіння і дозрівання рекомендовані для селекції на скоростиглість шляхом відбору рослин з тривалим періодом цвітіння жіночих квіток (що забезпечує високу насінневу продуктивність) і незначним часом дозрівання насіння, або, навпаки, на збільшення тривалості вегетаційного періоду; для селекції на стабілізацію ознаки однодомності шляхом добору рослин однодомної фемінізованої матіркі з тривалим періодом цвітіння квіток обох статей, що забезпечить “насичення” популяції пилком чоловічих квіток цього статевого типу тощо [2]. Мета даного наукового пошуку – вивчення впливу сумісного вирощування сортів дводомних і однодомних конопель на зміну ознак статі і, відповідно, на стабільність ознаки однодомності та виявлення стійких сортів до чужезапилення.

Матеріали і методи

Відповідно до поставленої мети у 2005 році закладався розсадник по типу ґрунтового контролю: по 2 рядки кожного з досліджуваних сортів однодомних конопель, які чергувалися з сортами дводомної форми. До досліджень були залучені сорти однодомних конопель, які оцінювались за особливостями цвітіння [2]. Серед сортів дводомних конопель – Єрмаківські місцеві (UF0600042), Глухівські 10 (UF0600003), ЮС-8 (UF0600006), ЮС-22 (UF0600002). У фазі біологічної стиглості визначався статевий склад кожної популяції та збиралось насіння, яке потім висівалось у 2006 році. Розсадник закладався аналогічно до попереднього року. Статевий тип кожної рослини однодомних конопель всіх ділянок визначався у 2005–2007 рр. за сучасною класифікацією і методикою (М.Д. Мигаль, 1992, 2004), де всі рослини поділяються на два ряди: фемінізований ряд, до якого входять матірка однодомних конопель (МОК) – усі квітки жіночі, однодомна фемінізована матірка (ОФМ) – жіночих квіток у суцвітті більше, ніж чоловічих, справжні однодомні фемінізовані рослини (СОФР) – приблизно однакова кількість жіночих і чоловічих квіток, однодомні фемінізована плоскінь (ОФП) – чоловічих квіток більше, ніж жіночих, фемінізована плоскінь (ФП) – усі квітки чоловічі; маскулінований ряд, до якого належать плоскінь однодомних конопель (ПОК) – усі квітки чоловічі та інші однодомні маскуліновані статеві типи (ОМР).

Результати і обговорення

Як показали результати досліджень (табл.), для сортів однодомних конопель властиве явище різкого збільшення статевих типів дводомних конопель (плосконі і матірки) внаслідок сумісного вирощування з дводомними формами. Отже, стійкі до чужезапилення сорти практично на сьогодні відсутні. Так, у дев'яти сортів вихідна популяція складалась із 100,0% статевих типів однодомних конопель, то лише після одного року сумісного посіву цей показник знижується до 77,0–93,3%. Найбільше їх було у потомстві сорту Глухівські 46, а найменше – сорту Глухівські 33. Вміст рослин матірки коливається у межах потомств різних сортів від 1,2 (сорти Глухівські 58, Глухівські 46) до 8,9% (сорт Гляна). Вміст плосконі сягає значення від 4,9 (потомство сорту Золотоніські ЮСО-11) до 19,5% (потомство сорту Глухівські 33). Після двох років сумісного вирощування статевих типів однодомних конопель стає 30,2 (сорт Глера) – 67,6% (сорт Глухівські 46). Вміст матірки коливається у межах від 12,7 (сорт Глухівські 58) до 30,0% (сорт Гляна), а плосконі – від 16,2 (сорт Золотоніські ЮСО-11) до 40,5% (сорт Глера). Кількісно та якісно при цьому змінюється і вміст інших статевих типів. Так, наприклад, у сорту Глухівські однодомні 18 у вихідному потомстві було 80,1% ОФМ, 12,3% СОФР, 5,6% ОФП, 1,6% ФП, 0,4% ОМР. Після одного року сумісного вирощування цих статевих типів обліковано наступну кількість: 73,3% ОФМ, 15,5% СОФР, 1,9% ОФП, після двох років сумісного вирощування: 35,0, 12,6 і 1,5% відповідно. Сорт Гляна мав 65,6% ОФМ, 22,5% СОФР, 9,5% ОФП, 1,6% ФП, 0,8% ОМР, через рік без просторової ізоляції – 62,9, 13,8, 4,0, 1,0 і 1,0% відповідно, через два роки – 20,7, 13,2, 3,9, 0,4 і 0,4% відповідно. Як видно з табл., різні сорти однодомних конопель не в однаковій мірі піддаються чужезапиленню. На нашу думку, це обумовлено: 1) особливостями цвітіння (різною кількістю рослин зі зближеними строками зацвітання квіток обох статей, строками зацвітання одного сорту відносно іншого); 2) генотипом сорту (зокрема гетерозиготністю рослин за ознаками жіночої, чоловічої та однодомної статі, різним ступенем активності генів-мутаторів алелей однодомності в алелі плосконі тощо); 3) неоднаковою здатністю до запилення пилком дводомних конопель.

Зміна статевого складу у потомстві однодомних конопель при сумісному їх вирощуванні з дводомними (2005-2007рр.)

Сорт	Покоління	К-ість рослин, шт.	Співвідношення статевих типів, %							Статеві типи однодомних конопель, %
			М+МОК	ОФМ	СОФР	ОФП	ФП	ОМР	П+ПОК	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ЮСО-31	Вихідне									100,0
	1	288	1,8	71,2	12,5	4,5	1,0	0	9,0	89,2
	2	260	26,1	31,2	6,2	1,5	0	0	35,0	38,9
Глухівські однодомні 18	Вихідне	251	0	80,1	12,3	5,6	1,6	0,4	0	100,0
	1	258	2,3	73,3	15,5	1,9	0	0	7,0	90,7
	2	277	26,0	35,0	12,6	1,5	0	0	24,9	49,1
Глухівські 58	Вихідне	251	0	71,1	18,3	8,0	1,2	0,8	0	100,0
	1	245	1,2	76,3	7,8	2,0	0	0	12,7	86,1
	2	259	12,7	37,5	7,7	1,9	0	0	40,2	47,1
Гляна	Вихідне	253	0	65,6	22,5	9,5	1,6	0,8	0	100,0
	1	202	8,9	62,9	13,8	4,0	1,0	1,0	8,4	82,7
	2	280	30,0	20,7	13,2	3,9	0,7	0,4	31,1	38,9
Глухівські 46	Вихідне	250	0	58,8	25,2	13,6	1,6	0,8	0	100,0
	1	237	1,2	62,9	23,2	7,2	0	0	5,5	93,3
	2	244	13,1	41,0	20,5	6,1	0	0	19,3	67,6
Глера	Вихідне	253	0	66,8	20,9	9,5	2,4	0,4	0	100,0
	1	273	5,1	60,4	13,6	3,7	0,4	0	16,8	78,1
	2	294	29,3	13,9	12,9	3,4	0	0	40,5	30,2
Глухівські 51	Вихідне	134	0	58,2	23,9	15,7	1,5	0,7	0	100,0
	1	296	3,0	67,6	15,9	8,1	0	0,3	5,1	91,9
	2	290	29,0	40,3	6,9	5,9	0	0	17,9	53,1
Глухівські 33	Вихідне	257	0	61,1	24,1	13,2	1,6	0	0	100,0
	1	200	3,5	49,0	20,5	7,0	0,5	0	19,5	77,0
	2	263	20,2	30,0	14,8	4,9	0,4	0	29,7	50,1
Золотоніські ЮСО-11	Вихідне	273	0	59,3	31,1	8,1	1,5	0	0	100,0
	1	305	2,3	64,3	19,3	8,9	0,3	0	4,9	92,8
	2	340	25,0	33,2	18,0	7,6	0	0	16,2	58,8

Ранжирування сортів за вмістом однодомних статевих типів після першого року сумісного вирощування від нижчого до вищого дає таку послідовність: Глухівські 33, Глера, Гляна, Глухівські 58, ЮСО-31, Глухівські однодомні 18, Глухівські 51, Золотоніські ЮСО-11, Глухівські 46, після двох років сумісного вирощування – Глера, ЮСО-31 і Гляна, Глухівські 58, Глухівські однодомні 18, Глухівські 33, Глухівські 51, Золотоніські ЮСО-11, Глухівські 46. Як бачимо, спостерігається неоднакова стійкість до чужезапилення різних сортів у ряді послідовних генерацій. За невеликим винятком проявляється закономірність, яка полягає у тому, що ранньостиглі сорти у більшій мірі піддаються дії зазначеного фактору на відміну від пізньостиглих. Однією з причин цього є менша кількість пилку плосконі у повітрі в той час, коли цвіте основна маса жіночих квіток пізньостиглих сортів.

Отримані дані мають важливе значення для практичної селекції, оскільки дають можливість диференціювати відстань між посівами різних сортів однодомних конопель за умови вивчення строків цвітіння оточуючих сортів та відповідним чином спланувати селекційну роботу з сортом у напрямку стабілізації однодомності, виділити зразки-джерела стійкості до чужезапилення.

Висновки. 1. При підборі вихідного матеріалу з колекції, для залучення його до створення популяції зі стабільною ознакою однодомності, доцільно враховувати статевий склад, наявність однодомної фемінізованої матірki зі зближеними строками цвітіння чоловічих і жіночих квіток, стійкість рослин до чужезапилення. 2. При сумісному вирощуванні сортів однодомних і дводомних конопель у потомстві однодомних конопель збільшується кількість плосконі і матірki, а зменшується вміст однодомних статевих типів. Сорти Глухівські 51, Золотоніські ЮСО-11 і Глухівські 46 рекомендуються як джерела стійкості до чужезапилення.

Література

1. *Кириченко А.И.* Половой состав коллекционных образцов однодомной конопли различного происхождения // Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН. – Глухів, 2007. – Вип. 4. – С. 53–57.
2. *Мищенко С.В., Вировець В.Г., Кириченко Г.І.* Оцінка перспективних сортів конопель (*Cannabis sativa L.*) за особливостями цвітіння як джерел стабільності однодомності // Генетичні ресурси рослин. – 2008. – №5. – С. 114–120.
3. *Лайко И.М., Вировець В.Г.* Особенности зацветания и продолжительности цветения сортов однодомной конопли // Селекція, технологія виробництва та первинної переробки льону і конопель : зб. наук. пр. – Глухів, 2000. – С. 73–78.

Резюме

Современная селекция конопли направлена на создание стабильных в признаке однодомности сортов, поскольку они могут утратить этот признак в потомстве. В статье поданы результаты новых подходов к изучению генетических ресурсов однодомной конопли: по половому составу, по сближенным сроками цветения женских и мужских цветков однодомной феминизированной матерки, по стойкости к чужеопылению.

Сучасна селекція конопель направлена на створення стабільних за ознакою однодомності сортів, оскільки вони схильні до втрати цієї ознаки у потомстві. У статті подано результати нових підходів до вивчення генетичних ресурсів однодомних конопель: за статевим складом, за зближеними строками цвітіння жіночих і чоловічих квіток однодомної фемінізованої матірki, за стійкістю до чужезапилення.

1. Modern hemp breeding is directed on creation of stable monoecious varieties because they can loose this sign in posterity. The article includes modern results of studies hemp genetic researches for sex types, drawn together periods of flowering of male and female flowers of the monoecious feminized pestillate hemp, common growing of monoecious and dioecious hemp varieties on foreign pollination.

МОНТВІД П.Ю.

Інститут овочівництва і багаторічності УААН,

Україна, 62478, п/в Селекційне Харківського р-ну Харківської обл., e-mail: montvid@mail.ru

ОСОБЛИВОСТІ МЕЙОЗУ У ГІБРИДІВ F₁ КАВУНА З РІЗНОЮ ОНТОГЕНЕТИЧНОЮ ПРИСТОСОВАНІСТЮ

Актуальною проблемою сучасної екологічної генетики є зв'язок онтогенетичної пристосованості гібридів F₁ й спектру генотипної мінливості в їх потомствах [5]. Вказана проблема, незважаючи на певні успіхи в її дослідженні, залишається дискусійною. Певний крок до її розв'язання був зроблений Жученко О.О. у вигляді гіпотези „про буферуючу роль високої онтогенетичної пристосованості в процесі вивільнення додаткового спектру генотипної мінливості”, яку було підтверджено на ряді рослинних об'єктів [3]. Так, в потомствах низькопристосованих гібридів F₁ томата було встановлено зростання частоти трансгресій за основними господарсько-цінними ознаками, дібрано нові нетрадиційні форми з гроновидною китицею та високою врожайністю [12]. Для цього виду показано тісний зв'язок ступеня онтогенетичної пристосованості з гетерозисом [13]. Аналогічний ефект виявлено для перцю солодкого й баклажана. В даному випадку описано існування істотних відмінностей між потомствами високо- й низькопристосованих гетерозигот, одержаними з насіння плодів різних ярусів їх вертикальної закладки на рослинах F₁ [11, 15].

Не менш важливим є дослідження генетичних механізмів, які призводять до формування різноякісної мінливості кількісних ознак в потомствах даних гібридів. Так, у гетерозигот F₁ томата з низькою онтогенетичною пристосованістю виявлено підвищення частоти рекомбінації, що підтверджено при аналізі кросинговеру як в маркірованих локусах, так і на рівні прояву хіазм [12]. У низькопристосованих гібридів F₁ томата і баклажана, на відміну від високопристосованих, частота порушень мейозу залишалася високою на стадіях II поділу, що свідчить про знижену ефективність роботи ферментів системи репарації пошкоджень [11, 14]. Інша гіпотеза пояснює утворення нетрадиційних рекомбінантів за рахунок зниження точності кросинговеру, зростання частоти обмінних порушень та зменшення інтерференції кросоверних обмінів [8]. Не виключено також існування залежності активності ряду ключових ферментів від пристосованості в онтогенезі внаслідок змін експресії структурних генів, що також впливає на процеси філогенетичної адаптації [7]. Протилежний результат – позитивний зв'язок між проявом гетерозису за господарсько-цінними ознаками й частотою хіазм виявлено для бобів овочевих [19].

Проте, цитогенетичні механізми перетворення потенційної генотипної мінливості в доступну у перехреснозапильних рослин залишаються дослідженими недостатньо.

Метою роботи було дослідження перебігу мейозу у гібридів F₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю.

Матеріали і методи

Дослідження проводили в 2006 – 2008 рр. Гібриди F₁ кавуна (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai., 2n = 22), люб'язно надані селекціонером Сергієнко О.В., одержували за загальноприйнятою методикою гібридизації з кастрацією нерозкритих жіночих квіток [1]. Набір з 7 гібридів F₁ (з них 6 одержаних на основі однієї материнської форми й 1 - Обрій F₁ – стандарт, внесений до реєстру сортів і гібридів України) щорічно оцінювали за ступенем онтогенетичної пристосованості за методикою [10], модифікованою нами для кавуна. Згідно з цією методикою, гетерозиготні рослини вирощували в посудинах Вагнера [2] (об'єм ґрунту 5 л) в умовах зниженої вологозабезпеченості (на рівні 45 % від повної вологоємності ґрунту) і підвищеної густоти (3 × 3 см) за схемою бджолиних сот, як забезпечувала однакове оточення рослин однієї комбінації схрещування іншими гібридами. Кожна посудина містила до 40 рослин, по 5-7 рослин окремої гібридної комбінації. Повторність вегетаційного досліду – шестикратна. При досягненні рослин усіх гібридних комбінацій стадії мейозу визначали ступінь онтогенетичної пристосованості гібридів F₁ на основі оцінки за морфо –

статистичними параметрами (висота рослини, маса рослини, кількість листків, кількість пуп'янків). Оцінка на даному етапі обумовлена тим, що конкурентоздатність на ранніх стадіях розвитку тісно й позитивно корелює з продуктивністю, життєздатністю, стійкістю щодо окремих несприятливих чинників та іншими показниками, які визначають пристосованість генотипів в онтогенезі [18, 20]. Серед набору з 7 F₁ ідентифікували гібридні комбінації з найбільшими та найменшими значеннями досліджуваних ознак, як високо- та низькопристосовані. Контрольні рослини вирощували в оптимальних умовах скляної теплиці. Пуп'янки чоловічих квіток розміром 1 мм фіксували в фіксаторі Кларка (суміш абсолютного етанолу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 3:1), зберігали в 70% етанолі. Частоту хіазм, обмінних порушень (окремо мостів і фрагментів), кількість нетипових бівалентів на мейоцит визначали на тимчасових оцтокармінних препаратах пиляків, які перед фарбуванням витримували протягом 1 години в 4% залізоамонійному галуні [4]. Досліджували 5 рослин кожної гібридної комбінації. Цифрові дані обробляли методами варіаційної статистики. Достовірність різниці між варіантами контролю та досліду для показників частоти хіазм і кількості нетипових бівалентів визначали з урахуванням t-критерію Стьюдента, для частоти мостів і фрагментів – за формулою Фішера для долів варіант [6].

Результати та обговорення

Зростання сумарної частоти хіазм в несприятливих умовах відбувалося у рослин низькопристосованих комбінацій схрещування як правило, за рахунок збільшення частоти інтерстиціальних хіазм. Частота термінальних хіазм залишалась незмінною у високопристосованих гібридів в несприятливих умовах зменшувалась частота термінальних хіазм, в окремих випадках – інтерстиціальних або сумарна. В цілому, кількісні ознаки рослин F₁, які характеризують їх пристосованість, й цитологічні параметри мейозу в несприятливих конкурентних умовах корелювали достовірно й негативно.

Для низькопристосованих гібридів F₁ закономірним було зростання частки мостів в несприятливих умовах конкуренції та зниженого вологозабезпечення. У рослин високопристосованих гетерозигот мости були відсутні взагалі, лише в окремих випадках їх частка достовірно зростала або не змінювалась. Таких закономірностей не виявлено для прояву фрагментів в анафазі I. Нетипові біваленти були наявні в мейозі також виключно у даної категорії гетерозигот, проте лише в двох випадках. В цілому, відмінності між низько – і високопристосованими гібридами F₁ кавуна полягали в істотному зростанні частоти мостів, хіазм в умовах конкуренції та зниженого вологозабезпечення й утворенні нетипових бівалентів.

З іншого боку, кросинговер у гібридів з низькою онтогенетичною пристосованістю характеризується меншою точністю в несприятливих умовах середовища, про що свідчить зростання частоти мостів в анафазі I [10, 12]. Згідно з загальноприйнятою гіпотезою „розрив – з'єднання”, не виключено, що в даному випадку зростає частота розривів ДНК, які, в свою чергу, не репаруються, а також порушується процес розриву та з'єднання хроматид [15]. Низька частота аберацій, вочевидь, пов'язана з менш консервативною взаємодією гомологічних хромосом у гібридів з високою пристосованістю в онтогенезі. Як наслідок, зберігається цілісність хромосом, відсоток аберацій не збільшується, а частота й точність кросинговеру у гібридів з високою онтогенетичною пристосованістю не змінюється, що підтверджується на рівні сумарної частоти хіазм. Виявлені нами закономірності підтверджують і поглиблюють гіпотезу про менш ефективну роботу системи репарації пошкоджень у низькопристосованих гетерозигот, що відображується на процесі кросинговеру [13].

Слід зазначити, що встановлена нами наявність нетипових бівалентів (які мають три хіазми) у гібридів з низькою онтогенетичною пристосованістю свідчить про зниження інтерференції хіазм (більш випадковий їх розподіл), що може призводити до формування нетрадиційних рекомбінантів в наступних поколіннях [8].

Одержані результати в цілому узгоджуються з даними, отриманими нами раніше для баклажана, проте у кавуна в несприятливих умовах, на відміну від баклажана, частота фрагментів не змінюється [9]. Можливо, це пов'язано з видовими особливостями мейозу й перехресним запиленням.

Таким чином, не виключено, що умовою для формування нового спектру рекомбінантів, який може спостерігатися в потомствах гетерозигот з низькою онтогенетичною пристосованістю, є зростання сумарної частоти обмінів, їх перерозподіл в межах бівалента, у тому числі в „заборонені зони” та більш випадковий розподіл в межах окремого мейоциту, а також зниження точності кросинговеру.

Відомо, що завдяки кросинговеру можуть утворюватися нові, у тому числі адаптивні, генні варіанти, трансгресії [16], тобто, даний процес є одним з важливих складових генетичної адаптації [17]. Таким чином, одержані нами результати свідчать про існування еволюційно-відпрацьованого генетичного механізму виживання рослинних видів в несприятливих умовах середовища й в цілому підтверджують гіпотезу О.О. Жученка ”про буферуючу роль високої онтогенетичної пристосованості в процесі вивільнення додаткового спектру генотипної мінливості”.

Висновки

У гібридів F_1 кавуна виявлено залежність цитогенетичних параметрів, що характеризують кросинговер, від онтогенетичної пристосованості. Відмінності між низько – і високопристосованими гібридами F_1 кавуна полягали в істотному зростанні частоти обмінних порушень (мостів) та хіазм в умовах конкуренції та зниженого вологозабезпечення й утворенні нетипових бівалентів. Встановлені закономірності свідчать про існування еволюційно-відпрацьованого механізму перетворення генетичної мінливості, спрямованого на виживання рослинних видів в несприятливих умовах середовища.

Література

1. Боос Г.В., Бадина Г.В., Буренин В.М. Гетерозис овощных культур. - Москва: Агропромиздат, 1990.-223 с.
2. Гончаренко В.Ю., Бондаренко Г.Л., Белік В.П. Основи дослідної справи // Методика дослідної справи в овочівництві і баштанництві. - Харків: Основа, 2001.- С. 5-29.
3. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений.- Кишинев: Штиинца, 1980. - 586 с.
4. Жученко А.А., Грати В.Г., Андрющенко В.К., Грати М.И. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов контролирующих некоторые хозяйственно – ценные признаки в геноме томатов // Изв. АН Молдавской ССР. Сер. Биол. и хим. наук. – 1980. - № 4. – С. 24 – 30.
5. Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции.- М.: Наука, 1985. - 400 с.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
7. Левчук Л.В., Тоцький В.М. Заміщення хромосом і пристосованість *Drosophila melanogaster* // Цитология и генетика. – 1998. – Т. 32, № 2. – С. 42 – 48.
8. Лисовская Т.П. Влияние почвенной засухи на рекомбинацию и селективную элиминацию у томата: Автореф. дис... канд. биол. наук. - Санкт-Петербург, 1994.- 19 с.
9. Монтвід П.Ю. Особливості кросинговеру у гібридів F_1 баклажана (*Solanum melongena* L.) з різною онтогенетичною пристосованістю // Вісник Харківського національного аграрного університету. Сер. Біологія. 2006. – Вип. 1. – С. 96 – 103.
10. Монтвід П.Ю., Самовол О.П. Розподіл частоти хіазм за ярусами вертикальної закладки генеративних органів у гібридів F_1 баклажана з різною онтогенетичною пристосованістю // Біологія і валеологія. – 2002. – Вип. 5.- С. 88 – 94.
11. Монтвід П.Ю. Зависимость характера спектра количественной изменчивости в F_2 от ярусности вертикальной закладки плодов у гетерозигот F_1 баклажана // Вісник проблем біології і медицини. – 2002, № 7- 8. – С. 42 – 47.

12. Самовол О.П. Генетичний потенціал видів родів *Capsicum* L. и *Lycopersicon* T. та шляхи розширення спектру генотипової мінливості: автореф. дис... д.с.-г.н. – К., 2004. – 35 с.
13. Самовол О.П., Зінченко Т.О., Виродова О.П., Данаїлов Ж., Кранчев Б. Нові підходи до оцінки гетерозисного ефекту у помідорів за продуктивністю // Овочівництво і баштанництво. – Вип. 40. – 1995. – С. 42 – 46.
14. Самовол А.П., Тярина В.С., Гарбуз Л.И. Влияние конкурентоспособности гибридов F₁ на воспроизводящую и преобразующую функцию мейоза // Тез. докл. конф. «Экологическая генетика животных и растений». – Кишинев: Штиинца, 1987. – С. 45-46.
15. Самовол А.П., Юрченко А.П., Монтвид П.Ю. Эффект вертикальной зависимости в проявлении характера высвобождения спектра генотипической изменчивости // Тез. докл. Международн. конф. «Селекция и семеноводство в XXI веке». – Москва, 2000. - С. 175 -176.
16. Смирнов В.Г. Цитогенетика. – М.: Наука, 1991. – 247 с.
17. Тоцький В.М. Генетика. – Одеса: Астропринт, 2002. – 712 с.
18. Mumford L., Paule M. Competitive advantage of normal leaf morphotype in a population of *Pisum sativum* L. // Flora. – 1985. – Vol. 177, № 3-4. – P. 133 – 138.
19. Sriwastava H.K. Heterosis for chiasma frequency and quantitative traits in Common beans // Theor. Appl. Genetics. – 1980. – Vol. 56. – P. 25-29.
20. Tuscan G.A. Inherent differences in family response to inter – family competition in loblolly pine // Silvae genet. – 1986. - Vol. 35, № 2 – 3. – P. 112 – 118.

Резюме

Проведены исследования цитологических параметров мейоза у гибридов F₁ арбуза с разной онтогенетической приспособленностью. У растений низкоприспособленных гетерозигот выявлено повышение частоты хиазм, нетипичных бивалентов, мостов в анафазе I в экстремальных условиях. Сделан вывод о снижении точности кроссинговера у гибридов с низкой онтогенетической приспособленностью.

Проведено дослідження цитологічних параметрів мейозу у гібридів F₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю. У рослин низькоприспособлених гетерозигот виявлено зростання частоти хіазм, нетипових бівалентів, мостів в анафазі I в екстремальних умовах. Зроблено висновок про зниження точності кросинговеру та інтерференції обмінів у гібридів з низькою онтогенетичною пристосованістю.

There are conducted investigations of meiosis cytological in watermelon F₁ hybrids with different ontogenetical fitness. In plants of low-fitted heterozygotes there are revealed the frequency of chiasma, untypical bivalents, bridges in the anaphase I under extreme conditions. The conclusion is drawn about reduction of exchanges of crossing-over in hybrids with low ontogenetical fitness.

МУРАВЕНКО О.В.

*Институт молекулярной биологии им. В.А.Энгельгардта РАН,
Москва 119991 ул.Вавилова 32, тел.1359792, e-mail: chrom@eimb.ru*

ПОВЫШЕНИЕ РАЗРЕШАЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ АНАЛИЗА КАРИОТИПОВ МЕЛКОХРОМОСОМНЫХ РАСТЕНИЙ

Эволюция видов неразрывно связана с изменчивостью генома, поэтому изучение молекулярной и хромосомной организации геномов позволяет понять ее закономерности [1]. Первой ступенью в изучении геномов является точная идентификация хромосом – дискретных частей единого генетического целого. Для растений, геном которых богат повторяющимися последовательностями ДНК, а размеры хромосом в кариотипе более 5 мкм, анализ хромосом по рисункам С-дифференциального окрашивания, обычно, не

представляет проблем. Растения с мелкими хромосомами, как правило, имеют и небольшие размеры геномов, которые содержат значительно меньше повторяющихся последовательностей ДНК различных классов [2]. Морфологически особенности молекулярно-структурной организации небольших геномов выражаются в бедности рисунка С-дифференциального окрашивания по длине хромосомы [3], что, в свою очередь, ведет к невозможности распознавания таких хромосом. Проблема идентификации становится особенно актуальной для хозяйственно-ценных растений. Соотнесение генетических групп сцепления с цитологическим образом конкретной хромосомы генома соединяет в единое целое молекулярные, генетические и цитогенетические данные. Это открывает широкие возможности для проведения сравнительного картирования хромосом, анализа хромосомных перестроек, получения и изучения гибридов, исследования эволюции геномов культурных растений и их дикорастущих сородичей, а также переводит процесс получения новых устойчивых высокопродуктивных сортов на качественно новый уровень. В данной работе представлен эффективный подход к исследованию кариотипов растений с небольшими хромосомами.

Материалы и методы

Подход включает комплекс высокоразрешающих молекулярно-цитогенетических методов позволяющих получать на мелких хромосомах достаточное для распознавания число маркеров и проводить сравнительные исследования кариотипов. Варианты методик приготовления и окрашивания хромосом были разработаны нами под решение конкретных исследовательских задач при изучении кариотипов хлопчатников, ромашек, льнов и опубликованы ранее [4-9]. Использование компьютерных систем получения изображения хромосом и программ его обработки, а также специализированных программ хромосомного анализа дают возможность идентификации и сравнительного исследования хромосом самых малых размеров.

Результаты и обсуждение

Разработка подхода к анализу хромосом малых размеров велась в нескольких направлениях: увеличение длины хромосом, повышение разрешения дифференциального окрашивания, использование в качестве маркеров хромосомной локализации повторяющихся последовательностей ДНК.

При малых размерах метафазных хромосом для исследования используют прометафазные хромосомы или метафазные хромосомы, не достигшие своей максимальной степени конденсации, на которых разрешающая способность дифференциального окрашивания повышается либо можно использовать сами рисунки дифференциальной конденсации хромосом для их идентификации [10]. К числу агентов задерживающих конденсацию хромосом относятся интеркаляторы ДНК.

Нами разработана эффективная методика получения препаратов в большом числе прометафазных хромосом с помощью интеркалятора 9-аминоакридина [4]. Использование этой методики позволяет повышать разрешение рисунка С-окраски хромосом небольших размеров. Проведено исследование достоверности оценки размеров и положения С-бэндов на таких хромосомах. Показана применимость препаратов мелких хромосом растений удлинённых действием интеркалятора ДНК как для качественного (наличие-отсутствие района) так и для количественного (размер района) цитогенетического анализа. Установлено, что при исследовании С-окраски хромосом малых размеров наиболее оптимальной для анализа является длина хромосомы, превышающая размер максимально сконденсированной метафазной хромосомы в 2-3 раза. [5]. С использованием такого подхода идентифицированы хромосомы по рисунку С-окраски в кариотипах ромашки, гороха и льна [8,11].

С использованием 9-аминоакридина разработана модифицированная методика получения высокоразрешающего ОР-дифференциального окрашивания хромосом [4]. После обработки 9-аминоакридином окрашивание стандартными красителями

ацетокармином и ацетоорсеином выявляет на прометафазных хромосомах большое число полос – окрашивание сходное по типу с G/R-бэндингом хромосом млекопитающих. С помощью этого метода проведена полная идентификация прометафазных хромосом в Mch геноме ромашки аптечной, в AD-геноме хлопчатника тонковолокнистого и в геноме гороха посевного. Построены количественные идиограммы OR-окрашивания хромосом. [6]. В результате исследования рисунков OR-окраски хромосом у разных сортов изученных видов растений обнаружена внутривидовая консервативность этого типа бэндинга, что делает OR-окрашивание хромосом растений еще более похожим на G/R-окраску хромосом животных. Сравнение рисунков C-окраски и OR-окраски хромосом растений обнаружило, что C-положительные районы хромосом не окрашиваются ацетоорсеином. Последовательное окрашивание хромосом растений ацетоорсеином, а затем AT-специфичным флуоресцентным красителем DAPI показало, что позитивно окрашенные OR-районы обычно не окрашиваются этими флуорохромами и наоборот [6, 9]. Известно, что DAPI – окрашивание хромосом животных аналогично G-окраске, следовательно, весьма вероятно, что OR-окраску хромосом растений можно отнести к R-типу.

Разработана методика, позволяющая с помощью бромдезоксигуанидина выявлять на хромосомах растений воспроизводимый рисунок ранней репликации, который характеризуется большим числом окрашенных сегментов [7]. На крупных хромосомах ячменя было выявлено слишком большое число полос, что затруднило их идентификацию. Это привело нас к заключению о нецелесообразности использования этого метода с целью идентификации хромосом у растений с богатым рисунком C-окраски хромосом, что не исключает ее использование для точного физического картирования хромосом. На мелких хромосомах хлопчатника, полученный рисунок RB_e – окрашивания дал возможность их распознавания. Это позволило идентифицировать и провести сравнение мелких хромосом в A и (AD)₂ геномах хлопчатников. Обнаруженное сходство распределения ранореплицирующихся районов по длине хромосом не только в A-геноме и A₂-субгеноме, но и в D₂-субгеноме хлопчатников показало, что у растений, также как и у животных, рисунок репликации хромосом достаточно консервативен.

В качестве дополнительных маркеров для идентификации хромосом используют рисунки распределения повторяющихся последовательностей ДНК, выявляемые с помощью метода флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH). В качестве зондов могут быть использованы теломерные, центромерные повторы или сателлиты различной интеркалярной локализации, а также рибосомные гены.

Последовательности генов 45S и 5S рРНК очень консервативны поэтому при изучении их хромосомной локализации в качестве зондов обычно используют выделенные и клонированные последовательности рибосомных генов из генома пшеницы. Известно, что локализация рибосомных генов на хромосомах считается синапоморфным признаком, поэтому сравнительные исследования хромосомной локализации генов 45S и 5S рРНК, наряду со сравнительными исследованиями последовательностей межгенных спейсеров, успешно используется для исследования филогенетических взаимоотношений многих видов растений. Мы использовали этот подход для изучения происхождения льна [8].

Для идентификации хромосом при FISH-методе часто используют AT-специфичный флуоресцентный краситель DAPI. У растений на хромосомах небольших размеров выявляются рисунки DAPI-дифференциального окрашивания, которые практически совпадают с рисунками C-окраски. Изучена возможность применения десяти новых флуоресцентных красителей (димерные производные красителя Hoechst 33258, синтезированные в Институте молекулярной биологии РАН) для дифференциального окрашивания хромосом растений. При окрашивании этими флуорохромами на хромосомах льна выявлен рисунок по типу C\DAPI- дифференциального окрашивания. После окраски флуорохромами DB(8) и DB(17), рисунок был более контрастным, чем

после окраски DAPI, что дает основание предполагать перспективность использования двух новых АТ-специфичных флуорохромов в исследовании хромосом. [9].

Одновременное или последовательное использование в исследовании нескольких методов выявления на хромосомах молекулярно-цитогенетических маркеров позволяет успешно идентифицировать мелкие хромосомы. Кроме того, это дает возможность точно картировать на них определенные последовательности ДНК, установить наличие и тип хромосомных перестроек, локализовать точки разрывов, что необходимо при создании коллекций с перестроенными хромосомами и исследовании реорганизации кариотипов в процессе видообразования [8].

При анализе мелких хромосом особое значение приобретает оптимизация методов фиксации изображений хромосом и последующей их компьютерной обработки. Новые возможности по улучшению исследования самых мелких деталей рисунка дифференциального окрашивания хромосом отрывают методы цифровой обработки изображений. Среди них особое место занимают методы деконволюции изображений. Специализированные программы хромосомного анализа в значительной мере облегчают анализ кариотипов мелкохромосомных растений.

Работа поддержана грантами РФФИ 05-08-33607, 06-04-81007, 07-04-00268, 08-08-00391 и ПФИ «Динамика генофондов растений, животных и человека».

Выводы

1. Для увеличения разрешающей способности анализа мелких хромосом необходимо применение интеркаляторов ДНК, методик высокоразрешающего дифференциального окрашивания и FISH с различными маркерными последовательностями ДНК.

2. Оптимизация программно-аппаратного комплекса фиксации и анализа изображений позволяет успешно исследовать виды растений с мелкими хромосомами.

Литература

1. *Paterson AH, Bowers JE, Burow MD, Draye X, Elsiek CG, Jiang CX, Katsar CS, Lan TH, Lin YR, Ming R, Wright RJ.* Comparative genomics of plant chromosomes. *Plant Cell.* - 2000.- vol.12.- P.1523-1540.
2. *Gill N, Hans CS, Jackson S.* An overview of plant chromosome structure.// *Cytogenet Genome Res.*- 2008- vol.120,(3-4):194-201.
3. *Guerra M.* Patterns of heterochromatin distribution in plant chromosomes// *Genetics and Molecular Biology* -2000.-V. 23, 4.- P.1029-1041
4. *Muravenko OV, Amosova AV, Samatadze TE, Popov KV, Poletaev AI, Zelenin AV.* 9-Aminoacridine: An efficient reagent to improve human and plant chromosome banding patterns and to standardize chromosome image analysis // *Cytometry.*- 2003- vol. 51.- P. 52-57.
5. *Попов К.В., Муравенко О.В., Саматадзе Т.Е., Амосова А.В., Зеленин А.В.* Особенности изучения гетерохроматических районов в мелких хромосомах растений // *Докл.РАН.*- 2001-Т.381 №4.- С.562-565
6. *Муравенко О.В., Саматадзе Т.Е., Зеленин А.В.* Компьютерный и визуальный анализ рисунка G-подобного бэндинга хромосом ромашки аптечной.// *Биологические мембраны* -1998- т.15, N 6.- С. 670-678
7. *Muravenko OV, Fedotov A.R., Punina E.O., Fedorova L.I., Grif V.G., Zelenin A.V.* Comparison of chromosome BrdU-Hoechst-Giemsa banding patterns of the A₁ and (AD)₂ genomes of cotton.- *Genome* 1998 –, vol. 41.- P. 616-625.
8. *Muravenko O. V., Yurkevich O. Yu., Bolsheva N. L., Samatadze T. E., Nosova I. V., Zelenina D. A., Volkov A. A., Popov K. V., Zelenin A. V.* Comparison of genomes of eight species of sections *Linum* and *Adenolinum* from the genus *Linum* based on chromosome banding, molecular markers and RAPD analysis // *Genetica* – 2009. – vol.135.- P.245–255.

9. Попов К. В., Егорова Е. И., Иванов А. А., Громыко А. В., Жузе А. Л., Большева Н. Л., Юркевич О. Ю., Муравенко О. В., Зеленин А. В. Димерные бисбензимидазольные красители на основе НОЕСНСТ 33258 – новые ДНК-специфичные флуорохромы для цитогенетики человека и растений.// Биологические мембраны - 2008 - том 25, № 3.- С. 173-180.
10. Fukui K. and Mukai Y. Condensation pattern as a new image parameter for identification of small chromosomes in plants Jap. J. Genetics - 1988 -vol.63 , No.40. P.359-366
11. Саматадзе Т. Е., Муравенко О. В., Зеленин А. В. Сравнение С-окрашенных хромосом в кариотипах трех видов рода *Matricaria* L.// Генетика – 1998- т. 34, № 12.- С. 1720-1724.

Резюме

Предложен подход к анализу кариотипов растений с небольшими хромосомами, который объединяет комплекс высокоразрешающих методов приготовления, окрашивания, физического картирования и анализа хромосом, позволяющий идентификацию хромосом, картирование хромосомных перестроек и исследование геномов мелкохромосомных растений в эволюции и селекции.

The approach to the analysis of small size chromosomes in plants has been developed. It combines high-resolution techniques of chromosome preparation, banding FISH and image analysis. Its application allows chromosome identification, mapping of chromosome rearrangements and comparative study of small-chromosome plant genomes in evolution and selection by the set of chromosome-molecular markers.

НАУМЕНКО В.Д., ГУЩА М.І., ДЯЧЕНКО А.І., ДМИТРІЄВ О.П.

*Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України
Київ, 03143 вул.акад.Заболотного, 148, e-mail:dmyt@voliacable.com*

ВПЛИВ УФ-В ОПРОМІНЕННЯ ТА ПІДВИЩЕНОЇ ТЕМПЕРАТУРИ НА ФОРМУВАННЯ ТА АПЕРТУРУ ПРОДИХІВ У ОДНОДОЛЬНИХ ТА ДВОДОЛЬНИХ КУЛЬТУР

Зростання потоку УФ-В випромінювання, пов'язане зі зменшенням концентрації озону в атмосфері, приводить до посилення негативного впливу на всі живі організми. У багатьох видів рослин підвищені рівні УФ-В опромінення викликають зменшення фотосинтетичної активності і продуктивності, гальмування активності ферментів циклу Кребса і т.п. Відомо, що при УФ-В опроміненні листків спостерігається генерація активних форм кисню (АФК) [1], які беруть участь у димеризації нуклеотидів ДНК, ініціюють перекисне окиснення ліпідів, викликають утворення дисульфідних містків у білках і т.п. [2]. Припускають, що такі сполуки, як H₂O₂, NO, саліцилова (СК) та жасмонова кислоти (ЖК) діють як вторинні месенджери, які запускають реакції організму, які контролюються специфічними генами, у відповідь на дію УФ-В. При УФ-В опроміненні сигнальні системи запускають перебудову метаболізму опромінених тканин, що забезпечує відновлення пошкоджень та адаптацію до дії УФ-В радіації.

УФ-В опромінення справляє, також, істотний вплив на ріст та розвиток рослин і на багато фізіологічних процесів, зокрема, на моторику продохів (відкривання – закривання). Зміна функціональної активності продохового апарату листка є одним з найбільш важливих механізмів адаптації рослин до багатьох несприятливих факторів середовища, зокрема до посухи. У зв'язку з підвищенням рівня УФ-В опромінення та середньорічної температури довкілля важливо з'ясувати його роль в адаптації рослин до УФ-В опромінення.

Метою наших досліджень було вивчення формування продихового апарату за різних умов УФ-В опромінення і підвищеній температурі та з'ясування адаптивної відповіді замикаючих клітин продихів на дію УФ-В опромінення.

Матеріали і методи

Об'єктом дослідження були рослини однодольних (ячмінь сорту Скарлет, пшениця сорту Поліська 70, кукурудза сорту Титан) та дводольних (*Vicia faba*) культур. Насіння пророщували до накльовування на вологому фільтрувальному папері в чашках Петрі, після чого висаджували в ґрунт у пластикові посудини і вирощували за стандартних умов (освітлення лампами денного світла - 16 год, темрява – 8 год). Після появи перших сходів починалося УФ-В опромінення. Для цього скористалися лампами Philips TL20W/12RS, у спектрі яких переважає УФ-В випромінювання (280-320 нм). Опромінення проводили щодня протягом місяця за наявності фільтра, який відсікає короткохвильову частину УФ-В випромінювання ламп ($\lambda=295\text{-}320\text{нм}$, 11 кДж/м²/д) або без фільтра ($\lambda=280\text{-}320\text{нм}$, 40 кДж/м²/д).

На 11-й, 18-й та 25-й день опромінення відбирали середню частину 1-го, 2-го та 3-го листків, фіксували в розчині Бродського і підраховували кількість продихів та продиховий індекс (ПІ) – кількість продихів на 100 епідермальних клітин, виражений у процентах. Підрахунки проводили на адаксіальній (верхній) і абаксіальній (нижній) поверхнях листка.

Для вивчення впливу підвищених температур проростки щодоби зазнавали двогодинної обробки при температурі 40°C до початку УФ-В опромінення (295-320нм, 11 кДж/м²/д), або ж при 50°C (280-320нм, 40 кДж/м²/д, протягом тижня). Фіксацію листків проводили на 11-й та 18-й день. Вивчення ролі сигнальних систем в адаптивній відповіді замикаючих клітин продихів на дію УФ-В проводили на епідермальних клітинах листків кінського боба.

Результати та обговорення

Під впливом пролонгованого УФ-В опромінення (295 - 320 нм, 11 кДж/м²/д) в листках проростків кінського боба спостерігали зміни ПІ як у бік зменшення, так і в бік незначного підвищення, порівняно з одновіковими неопроміненими проростками, хоча, переважала тенденція до зниження ПІ на 5 – 15 % як на адаксіальній, так і на абаксіальній поверхнях (рис.1). Схожі зміни ПІ спостерігали також у проростків ячменю, пшениці та кукурудзи. Особливо значне зростання ПІ виявлено на адаксіальній поверхні листків кукурудзи.

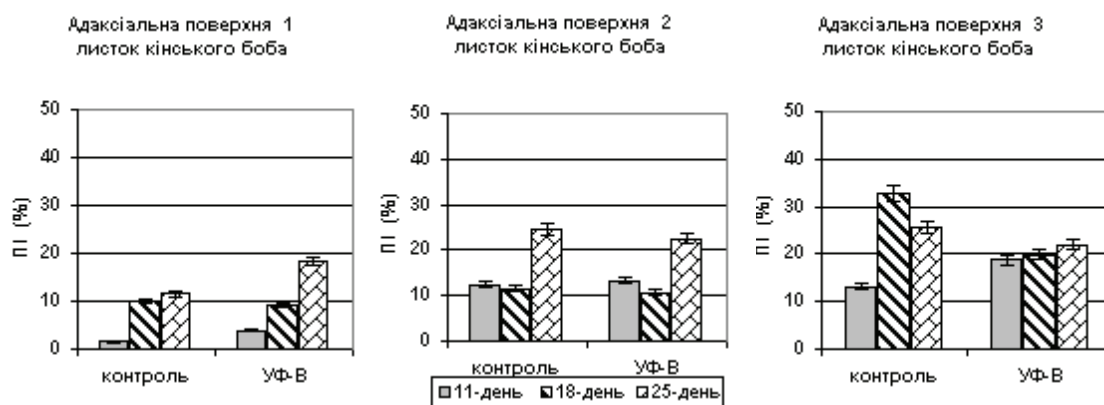


Рисунок 1. Вплив УФ-В опромінення на кількість продихів на адаксіальній поверхні різновікових листків кінського боба

Отже, динаміка формування продихів у рослин, які ростуть в умовах тривалого УФ-В опромінення, відрізняється від тієї, що спостерігається в контролі, причому, як на адаксіальній так і на абаксіальній поверхнях листка. Найбільш адекватним критерієм для кількісної оцінки щільності продихів є продиховий індекс. Тому, у всіх подальших дослідках визначали ПІ у 2-го листка, умови опромінення якого були найбільш однорідними.

УФ-В опромінення з вказаними вище параметрами викликало, як можна бачити, лише незначні коливання ПІ. Ціково було з'ясувати як зміниться динаміка формування продохів у присутності інших стресових факторів доквілля, зокрема, підвищеної температури.

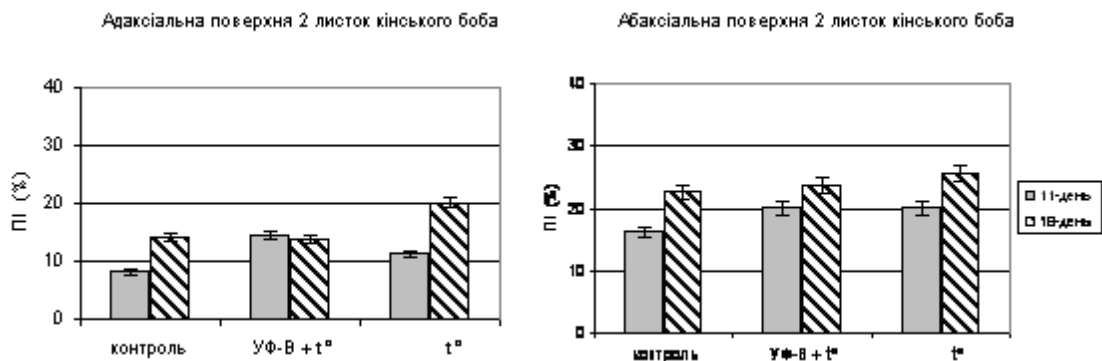


Рисунок 2. Комбінований вплив УФ-В опромінення (295-320 nm) та гіпертермії (40° С) на формування продохового апарату в листках кінського боба

При двогодинній щоденній обробці проростків (40°С) ПІ на адаксіальній поверхні листків ячменю практично не змінювався, а в листках кінського боба (під впливом як гіпертермії так і комбінованого впливу) від дещо підвищувався – до 10 % (рис. 2). На абаксіальній поверхні листків ячменю кількість продохів, а також ПІ зростала як під комбінованим впливом УФ-В опромінення і гіпертермії (особливо на 18-й день опромінення), так і під впливом лише підвищеної температури.

Отже, комбінований вплив УФ-В та помірної гіпертермії не викликає істотних змін ПІ у пшениці та кукурудзи. У ячменю та кінського боба також виявлено лише незначні зміни ПІ, хоча дещо більшими вони були на нижній поверхні листка. Слід зазначити, що зміни ПІ, які спостерігали в листках різного віку як у однодольних так і у дводольних, можуть бути пов'язані не тільки з впливом УФ-В або гіпертермії, але також і з фазою розвитку рослини і листка.

Вплив більш жорсткої гіпертермічної обробки (50°С, 2 години на добу) і більших доз УФ-В опромінення (40 кДж/м²/д, протягом тижня) з іншим спектром випромінювання, в якому присутня короткохвильова, найбільш біологічно ефективна, частина (280 - 320 nm) вже протягом тижня приводив до значного ушкодження рослин. Облік продохів та ПІ проводили на 11-й та 18-й день вирощування у 1-го та 2-го листків у рослин, які не зазнали суттєвих ушкоджень.

В листках рослин, які сформувалися за даних умов, ПІ зазнає значних змін, як на адаксіальній, так і на абаксіальній поверхнях, особливо у кінського боба (рис.3).

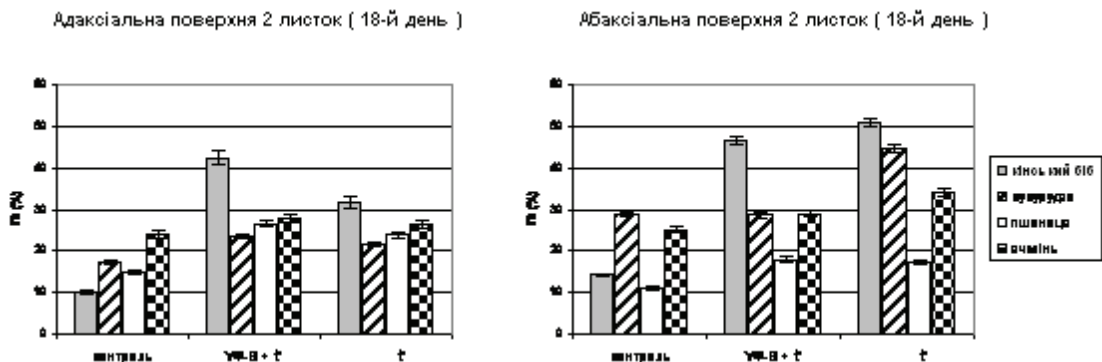


Рисунок 3. Комбінований вплив УФ-В опромінення (280 - 320 нм) та гіпертермії (50° С) на формування продихового апарату в листках рослин

На адаксіальній поверхні листка III був істотно більший (до 30%), ніж в контролі і ще більший на його нижній поверхні. Динаміка формування продихів в листках однодольних (ячменю, пшениці, кукурудзи) та дводольних (у кінського боба) культур істотно змінюється в умовах жорсткого комбінованого стресу.

III адаксіальної поверхні другого листка у рослин ячменю, пшениці, кукурудзи, і, особливо, кінського боба, які сформувалися в цих умовах ($T^0 + \text{УФ}$), більший, ніж в контролі під час 1-го і 2-го відбору зразків. На абаксіальній поверхні очевидне зростання III виявлене лише у листків кінського боба на час обох відборів зразків і у листків пшениці під час першого відбору. Цікаво, що в даному випадку вплив однієї лише гіпертермії викликав більше зростання III, ніж у випадку комбінованої дії двох стресових факторів.

Дані інших дослідників неоднозначні. Так, при природному і підвищених рівнях УФ-В опромінення листків бавовни кількість продихів зростала як на адаксіальній так і на абаксіальній поверхнях [3]. В той же час за даними [4] після 4-х недільного УФ-В опромінення проростків рису щільність продихів значно зменшувалась, особливо на верхній частині листка.

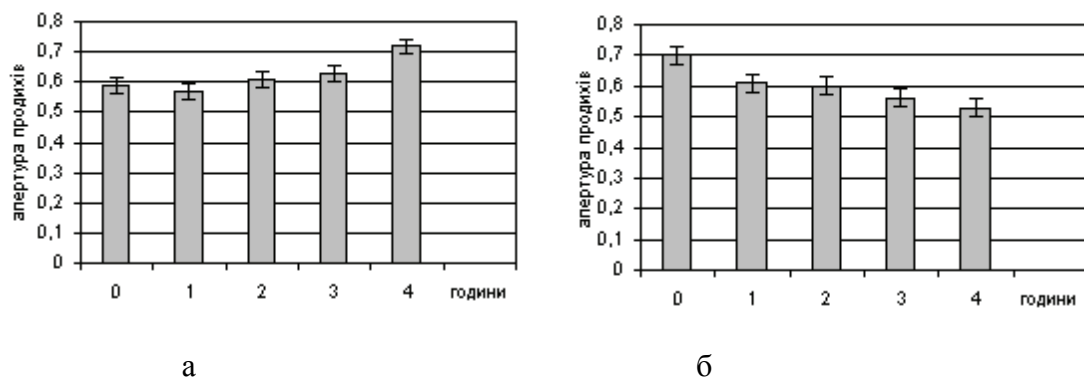


Рисунок 4. Вплив білого світла та УФ-В опромінення (280-320 нм) на функціональну активність продихового апарату у кінського боба

Важливим фактором адаптації рослин до несприятливих факторів середовища є зміна не тільки кількості продихів, але й ступеня їх розкривання - апертури продихів. Для з'ясування ролі різних сигнальних систем в адаптивній регуляції руху замикаючих клітин продихів фрагменти епідермісу з листка кінського боба інкубували певний час в чашках Петрі з розчинами інгібіторів сигнальних систем і опромінювали їх білим світлом або УФ-В. Чотиригодинна експозиція епідермісу кінського боба на білому світлі приводила до зростання апертури продихів (рис. 4а). УФ-В опромінення (280 - 320 нм) протягом 4-х годин, навпаки, приводило до її зменшення (рис.4б). УФ-В опромінення в діапазоні довжин хвиль 295 - 320 нм не впливало на апертуру продихів. Аналіз впливу інгібіторів сигнальних систем на здатність замикаючих клітин продихів реагувати зміною апертури буде наведено в наступній публікації.

Висновки

1.УФ-В опромінення однодольних і дводольних рослин у природному діапазоні довжин хвиль (295-320 нм) і при низькій інтенсивності викликало лише незначні зміни щільності продихів і продихового індексу (на 5 – 15 %) на 11-у, 18-у і 25-у добу з початку опромінення,

переважно в бік зниження, як на адаксіальній, так і на абаксіальній поверхнях. Найістотніші УФ-індуковані зміни ПІ виявлені у другого листка.

2. Комбінований вплив УФ-В опромінення з вказаними характеристиками та помірної гіпертермії (40⁰ C) не викликав істотних змін ПІ у всіх досліджених культур.

3. Комбінований вплив більш жорстких гіпертермії (50⁰ C) та УФ-В опромінення (280-320 нм) приводив до зростання ПІ особливо на абаксіальній поверхні листків усіх культур.

Література

1. Mackerness S.A.-H., John C.F., Jordan B., Thomas B. Early Signalling Components in Ultraviolet-B Responses: Distinct Role for Different Reactive Oxygen Species and Nitric Oxide // FEBS Lett. 2001. -vol. 489. P. 237 - 242.

2. Salmeen A., Andersen J.N., Myers M.P., Meng T.-C., Hinks J.A., Tonks N.K., Barford D. Redox Regulation of Protein Tyrosine Phosphatase 1B Involves a Sulfenil-Amide Intermediate // Nature.-2003.- vol. 423. P. 769 -773.

3. Kakani V.G., Reddy K.R., Zhao D. and Mohammed A.R. Effects of Ultraviolet B Radiation on Cotton (Gossypium hirsutum L.) Morphology and Anatomy // Ann. Bot. 2003. V. 91 (7). P. 817 - 826.

4. Quiujie Dai, Shaobing Peng, Arlene Q. Chavez and Benito S. Vergara. Effects of UV-B Radiation on Stomatal Density and Opening in Rice (Oryza sativa L.) // An.Bot.1995.- vol. 76 (1). P.65 -70.

Резюме

Вивчали вплив УФ-В опромінення на формування продихів в листках різних рослин. Показано, що у рослин, які протягом двох - трьох тижнів опромінювалися низькоінтенсивним УФ-В з природними характеристиками (295-320нм) щільність продихів зменшилася на 5 – 15%. При жорстких умовах гіпертермії (50 C⁰) та УФ-В опромінення (280-320 нм) показано зростання щільності продихів.

Изучали влияние УФ-В облучения на формирование устьиц в листьях разных растений. Показано, что у растений, которые на протяжении двух - трех недель облучались низкоинтенсивным УФ-В с природными характеристиками (295-320 нм) плотность устьиц снизилась на 5 – 15%. При жестких условиях гипертермии (50 C⁰) и УФ-В облучения (280-320 нм) показано увеличение плотности устьиц.

The effect of UV-B - radiation on the stomata formation in the leaves of different plants was investigated. It was shown the decrease of stomata density (5-15%) in plants, irradiated two - three weeks with low intensive UV-B with natural characteristics (295-320 nm). The increase of stomata density was shown at hard condition of UV-B - irradiation (280-320nm) and hyperthermia (50 C⁰).

ОПАЛКО А.І.^{1,2}, САВЧЕНКО С.П.², КОВАЛЬЧУК І.В.²

¹ Національний дендрологічний парк „Софіївка-5” НАН України

Україна, 20300, Умань, Черкаської обл., вул. Київська, 12А, e-mail: opalko_a@ukr.net

² Уманський державний аграрний університет

Україна, 20305, Умань, Черкаської обл., п/в „Софіївка-5”, e-mail: usau@usau.ic.uk.ua

ХАРАКТЕР УСПАДКУВАННЯ СТІЙКОСТІ ПРОСТИХ ГІБРИДІВ КУКУРУДЗИ ЩОДО ЛАМКОСТІ Й ВИЛЯГАННЯ СТЕБЛА

Кожна рослина є цілісним живим організмом, всі ознаки якого взаємопов'язані. Варіабельність будь-якої ознаки більшою чи меншою мірою корелює з мінливістю решти ознак цього організму. Залежно від сили взаємозв'язку зміна прояву одних ознак супроводжується зміною прояву інших по-різному. Для оцінювання зв'язку між ознаками, одна з яких (або й декілька) цікавлять селекціонера як господарсько-цінні, виконують

кореляційний аналіз, у процесі якого розраховують коефіцієнти кореляції як мірило такого взаємозв'язку. Академік О.О. Жученко [1] надавав великого значення вивченню коефіцієнтів кореляції між прямими й підрядними ознаками, а також компонентами і субкомпонентами, які визначають урожайність. Слабка кореляційна залежність або її відсутність у гібридів першого покоління у порівнянні з вихідними інбредними лініями на думку окремих авторів [2]. свідчить про складний характер успадкування ознаки, що вивчається.

У селекційній практиці при створенні гетерозисних гібридів кукурудзи намагаються здебільшого використовувати інбредні лінії з позитивним проявом найбільш цінних ознак, таких як: врожайність, висота рослин та висота закладання товарного качана, стійкість проти основних хвороб і шкідників, стійкість проти вилягання та ламкості стебла тощо [3–5]. З поміж них є альтернативні ознаки, що властиво за алельної взаємодії генів. Водночас більшість господарсько-значимих ознак характеризуються безперервною мінливістю, зумовленою взаємодією між декількома неалельними генами та генами й середовищем [6].

Стрімке зростання втрат врожаю та його якості від вилягання та ламкості стебла у Лісостепу України пов'язане з вирощуванням у виробництві сприйнятливих до даних ознак гібридів кукурудзи [7]. Саме це спонукало пошук та використання нових інбредних ліній кукурудзи як джерел стійкості проти вилягання та ламкості стебла. Успадкування ознак вилягання та ламкості стебла носить специфічний характер і не може бути повною мірою прогнозоване на основі прояву цих ознак у вихідних батьківських форм [5].

Матеріали і методи

З метою встановлення кореляційних зв'язків та особливостей успадкування окремих господарсько-цінних ознак було проаналізовано 128 інбредних ліній і 56 гібридних комбінацій, компоненти яких (15 інбредних ліній) були відібрані з попередньо вивченої колекції за комплексом господарсько-корисних ознак. Кореляційний аналіз проводили загальноновживаними методами [8].

Оцінку прояву ознак інбредних ліній гібридах F_1 виконували за коефіцієнтом ступеня фенотипового домінування (h_p), який розраховували за формулою Г.М. Бейла та Р.І. Аткинса [9].

$$h_p = \frac{F_1 - P}{P - MP},$$

де F_1 — середнє арифметичне ознак гібрида;

MP — середнє арифметичне обох компонентів схрещування;

P — середнє арифметичне компонента з більшим проявом ознаки.

Також визначили сім градацій прояву ступеня успадкування: наддомінування стійкості ($h_p < -1$), повне домінування ($h_p = -1$), часткове домінування ($h_p = -0,99-0$), проміжне успадкування ($h_p = 0$), часткове домінування стійкості ($h_p = 0,99-0$), повне домінування ($h_p=1$) та наддомінування ($h_p>1$) вилягання.

Результати та обговорення

Ламкість стебла інбредних ліній і гібридів кукурудзи позитивно корелювала з виляганням стебла та пошкодженням кукурудзяним метеликом (табл. 1).

Таблиця 1.

Кореляційна залежність між ламкістю стебла вивчених інбредних ліній і гібридів кукурудзи за окремими господарсько-значимими ознаками (УДАУ, 2003–2006 рр.).

Ознака		Коефіцієнт кореляції* по роках, r^{**}				
		2003	2004	2005	2006	середнє
Кількість днів від сходів до:	цвітіння	<u>-0,44</u>	<u>-0,15</u>	<u>-0,32</u>	<u>-0,40</u>	<u>-0,32</u>
	качанів	-0,22	-0,36	-0,24	-0,48	-0,32
	повної стиглості	<u>-0,22</u>	<u>-0,68</u>	<u>0,44</u>	<u>-0,46</u>	<u>-0,45</u>
		-0,04	-0,13	-0,06	-0,20	-0,11
Висота, см	рослин	<u>-0,28</u>	<u>-0,37</u>	<u>-0,31</u>	<u>-0,11</u>	<u>-0,26</u>
		-0,20	-0,06	0,13	0,28	0,04

	прикріплення качана	<u>-0,20</u> -0,19	<u>0,14</u> -0,09	<u>-0,24</u> -0,15	<u>-0,13</u> 0,15	<u>0,17</u> -0,07
Пошкодження кукурудзяним метеликом, шт.		<u>0,06</u> 0,05	<u>-0,02</u> 0,30	<u>0,47</u> -0,11	<u>-0,02</u> 0,25	<u>0,14</u> 0,12
Вилигання стебла, %		<u>0,10</u> 0,08	<u>0,21</u> 0,19	<u>0,73</u> -0,02	<u>0,20</u> 0,08	<u>0,31</u> 0,08
Вага качана, г		<u>-0,01</u> -0,25	<u>-0,42</u> -0,51	<u>-0,55</u> -0,18	<u>0,00</u> -0,20	<u>-0,24</u> -0,28
Врожайність, т/га		<u>-0,37</u> -0,29	<u>-0,47</u> -0,17	<u>-0,32</u> 0,01	<u>-0,03</u> -0,04	<u>-0,29</u> -0,12

* — над ризикою — г інбредних ліній, під ризикою — г гібридів;

** — $r = 0,28-0,99$ достовірно на 95-ти відсотковому рівні.

Однак, якщо у дослідах з інбредними лініями коефіцієнти кореляції вилигання з ламкістю стебла були щороку позитивними з коливаннями в межах 0,10–0,73 і середнім $r = 0,31$, то у гібридів встановлені зв'язки у більшості випадків можна розглядати лише на рівні тенденцій $r = 0,08(-0,02...+0,19)$. При цьому найбільший показник коефіцієнта кореляції спостерігали в інбредних ліній у 2005 році, коли було отримано найвищу середню врожайність, а коефіцієнт кореляції досягнув $r = 0,73$. Очевидно за наслідками аналізу відносно невеликої вибірки, до того ж апіорі відібраної за найбільшою стійкістю проти вилигання та ламкості стебла, не слід очікувати достовірних кореляцій за цими ознаками. Різницю у коефіцієнтах кореляції вилигання з ламкістю стебла інбредних ліній і гібридів можна пояснювати тим, що у гібридів маскується фенотипний прояв рецесивних генів, а також тим, що вилигання стебла контролюється більшою кількістю генів, ніж ламкість стебла кукурудзи. У 2005 році встановлено найбільшу середню висоту рослин і найбільші пошкодження кукурудзяним метеликом, що вплинуло на показник коефіцієнта кореляції ламкості стебла $r = -0,31$ (висота рослин) і $r = 0,47$ (пошкодження кукурудзяним метеликом). Показники ламкості стебла інбредних ліній кукурудзи знаходились у негативній залежності від урожайності зерна з найбільшим проявом в умовах низьковрожайного 2004 року, коли коефіцієнт кореляції досяг $r = -0,47$. Це означає, що збільшення урожайності не може бути причиною вилигання через ламкість стебла. Якщо у конкретного генотипу інбредної лінії кукурудзи формується міцне стебло, то умови росту і розвитку задовільні для цього генотипу, а значить і врожайність зазначеної інбредної лінії буде вищою, ніж у генотипів зі слабким стеблом.

Стосовно гібридів спостерігали схожі тенденції, однак показники коефіцієнта кореляції засвідчили значно меншу силу зв'язку, що можна також пояснювати полігенним характером корелюючих ознак та гетерозиготністю гібридів, як і в описаному вище випадку зі зв'язком прояву вилигання та ламкості стебла.

Коефіцієнти кореляції кількості днів від сходів до цвітіння качанів з ламкістю стебла були щороку негативними і у інбредних ліній, і у гібридів кукурудзи з коливаннями в межах $-0,15...-0,44$ (ліній) і $-0,22...-0,48$ (гібриди) з однаковим середнім $r = 0,32$. За рештою ознак були сильніші зв'язки у ліній, або спостерігалась негеноспецифічна залежність їхнього прояву від умов року.

За наслідками оцінювання частки полеглих рослин (%) гібридів та інбредних ліній (компонентів схрещувань, з яких отримані ці гібриди) розраховано розподіл за ступенем домінування схильності до вилигання рослин та ламкості стебла (табл. 2).

Таблиця 2

Ступінь домінування ознак вилигання рослин та ламкості стебла у простих міжлінійних гібридів кукурудзи

Рік	Частка гібридних комбінацій* з відповідним ступенем домінування (hp), %						
	< -1	-1	від 0 до -0,99	0	від 0 до 0,99	1	> 1

2004	<u>42,9</u> 0	<u>21,4</u> 50,0	<u>14,3</u> 1,8	<u>3,6</u> 0	<u>7,1</u> 0	<u>0</u> 0	<u>10,7</u> 48,2
2005	<u>21,4</u> 1,8	<u>26,7</u> 3,5	<u>16,1</u> 17,8	<u>0</u> 0	<u>3,6</u> 5,4	<u>1,8</u> 1,8	<u>30,4</u> 69,7
2006	<u>30,3</u> 17,8	<u>32,2</u> 39,3	<u>17,8</u> 16,1	<u>0</u> 1,8	<u>8,9</u> 8,9	<u>0</u> 0	<u>10,8</u> 16,1
Середнє	<u>31,5</u> 6,5	<u>26,8</u> 30,9	<u>16,1</u> 11,9	<u>1,2</u> 0,6	<u>6,5</u> 4,8	<u>0,6</u> 0,6	<u>17,3</u> 44,7

* — над рисою — вилягання рослин, під рисою — ламкість стебла.;

Мінливість ступеня домінування ламкості стебла у роки досліджень була значно вища, ніж ступеня домінування вилягання рослин тих самих гібридів кукурудзи. При цьому з найбільшою частотою траплялись гібриди з від'ємним наддомінуванням, повним та частковим домінуванням схильності до вилягання. Це означає наддомінування, повне та часткове домінування стійкості до вилягання стебла, відповідно 21,4–42,9%, 21,4–32,1% та 14,3–17,8%. На частку проміжного успадкування в середньому за роки проведення досліджень припало лише 1,2%. Частка гібридів з частковим домінуванням також була невеликою (3,6–8,9%), а з наддомінуванням вилягання була в межах 10,7–30,4%. Різниця у характері успадкування таких близьких за фенотипним проявом ознак як вилягання рослин та ламкість стебла і значно більша залежність останньої від умов року свідчать про дискретний характер контролю цих ознак та адитивний ефект генів, відповідальних за передавання ламкості гібридам F₁. При цьому, пряма залежність вилягання від ламкості спостерігається тільки у випадках коли місце зламу розташоване нижче господарсько-придатного качана. Ламкість такого типу фіксували переважно у рослин пошкоджених кукурудзяним метеликом.

Висновки

Сума середніх за роки досліджень часток гібридних комбінацій з домінуванням і наддомінуванням стійкості проти вилягання досягала близько 60%, що свідчить про добре успадкування стійкості у простих міжлінійних гібридів кукурудзи. Це дає підстави сподіватись на отримання високостійких гібридів внаслідок залучення у гібридизацію навіть одного компонента схрещування з високою стійкістю проти вилягання.

Література

1. *Жученко А.А.* Математическое моделирование при оптимизации селекционно-генетических исследований. — Кишинев: Штиинца, 1980. — 104 с.
2. *Стрельчук С.І.* Генетика з основами селекції / *С.І. Стрельчук, С.В. Демідов, Г.Д. Бердишев, Д.М. Голда.* — К.: Фітоцентр, 2000. — 292 с.
3. *Савченко С.П.* Параметри адаптивної здатності й стабільності інбредних ліній кукурудзи в умовах Правобережного Лісостепу України // Генетичні ресурси для адаптивного рослинництва: мобілізація, інвентаризація, збереження, використання: Тези доп. міжнарод. наук.-практ. конф. (29 червня – 1 липня 2005 р.). — Оброшино: ІЗІТЗР УААН, 2005. — С. 175–176.
4. Селекційна цінність інбредних ліній та отриманих на їхній основі гетерозисних гібридів кукурудзи уманської селекції / *А.І. Опалко, С.П. Савченко* // Зб. нук. праць НДП "Софіївка" — Умань: УВПП, 2006. — Вип. 2. — С. 123 – 132.
5. *Поліщук В.В.* Кореляційні зв'язки між окремими господарсько-цінними ознаками у інбредних ліній кукурудзи / *В.В. Поліщук, І.В. Ковальчук, С.П. Савченко* // Сучасні інтенсивні сорти і сортові технології у виробництво: Мат. наук. конф. — Умань: УДАУ, 2007. — С. 48–50.
6. *Лутова Л.А.* Генетика развития растений / *Л.А. Лутова, Н.А. Проворов, О.Н. Тиходеев* [и др.]: Под ред. С.Г. Инге-Вечтомова. — СПб.: Наука, 2001. — 480 с.
7. *Філінов Г.А.* Діагностика та добір селекційного матеріалу кукурудзи на стійкість за фізіологічними ознаками / *Г.А. Філінов* [и др.] // Бюлетень ІЗГ УААН. — 2001. — №

15–16. — С. 32–36.

8. *Єщенко В.О.* Основи наукових досліджень в агрономії / *В.О. Єщенко, П.Г. Копитко, В.П. Опришко, П.В. Костогриз.* — К.: Дія, 2005. — 288 с.
9. *Beil G.M.* Inheritance of quantitative characters in grain sorghum / *G.M. Beil, R.E. Atkins* // *Iowa J. Sci.* — 1965. — Vol. 39. — P. 345–358.

Резюме

Вивчали коефіцієнти кореляції і особливості успадкування стійкості проти вилягання стебла простими гібридами кукурудзи. Встановлено, що успадкування стійкості проти вилягання стебла компонентів схрещувань (інбредних ліній) простими гібридами кукурудзи відбувалось як прояв позитивного гетерозису з ефектами наддомінування (21,4–42,9%), повного (21,4–32,2%) і часткового (14,3–17,8%) домінування генів контролю ознак, тоді як на частку проміжного успадкування припадало не більше 3,6 %.

Изучали коэффициенты корреляции и особенности наследования устойчивости против стебля простыми гибридами кукурузы. Установлено, что наследование устойчивости против стебля происходило как проявление гетерозиса с эффектами сверхдоминирования (21,4–42,9%), полного (21,4–32,2%) и частичного (14,3–17,8%) доминирования генов контроля признаков, тогда как на промежуточного наследования приходилось не 3,6 %.

The correlation coefficient and inheritance of the lodging resistance of crossbreeding components (inbred lines) by single crosses of maize was studied. Details of dominance as well the inheritance of lodging and stem fragility characters of maize single-cross hybrids are determined. The inheritance of the lodging resistance of crossbreeding components (inbred lines) by single crosses took place as the development of positive heterosis with the effects of overdominance (21,4–42,9%), complete (21,1–32,2%) and partial (14,3–17,8%) dominance of the genes which control the features whereas the proportion of intermediary inheritance did not exceed 3,6%.

ОСАДЧА Ю.В.

*Національний університет біоресурсів та природокористування України,
вул. Героїв Оборони, 15, м. Київ, Україна, 03041, e-mail: seledat@ukr.net*

ОСОБЛИВОСТІ ЕМБРІОНАЛЬНИХ АНОМАЛІЙ У СТРАУСІВ ДВОХ ПІДВИДІВ

Інкубація страусових яєць має коротшу історію ніж в основних видів сільськогосподарської птиці і, в зв'язку з їх морфологічними особливостями, потребує подальшого удосконалення. Важливим є також виявлення ембріональних аномалій і чинників (спадкових або технологічних), що їх спричиняють. Більш повне розуміння природи походження аномалій дозволить покращити відтворні здатності страусів. Визначення причин ембріональної смертності дозволяє підвищити виводимість яєць, а також дає можливість вносити корективи в програми розведення батьківського стада страусів. Мета наших досліджень полягала у визначенні причин ембріональної смертності та особливостей ембріональних аномалій страусів двох підвидів (чорно- та блакитношиїх).

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили на племінній страусовій фермі АТЗТ «Агро-Союз» протягом травня-вересня 2008 року. Інкубацію яєць проводили в інкубаторах “VICTORIA” італійського виробництва. Всього було проінкубовано 5992 яйця (22 партії). Розтин відходів інкубації проводили за загальноприйнятою методикою [4]. У разі виявлення аномалій описували фенотипову картину загиблих зародків. Отримані дані оброблено з використанням методів варіаційної статистики на персональному комп'ютері за допомогою програми «Microsoft Excel».

Результати дослідження

Встановлено, що вивід страусенят та виводимість яєць були нижче ніж у основних видів сільськогосподарської птиці, наприклад у курей. Вивід страусенят склав $50,93 \pm 2,079$ %, виводимість яєць - $71,09 \pm 1,730$ %, що на 25% та на 12 % було нижче нормативних параметрів, встановлених при розведенні яєчних курей [2]. Було менше на 2-4 % одержано кондиційного добового молодняка. Крім того, слід відзначити досить широкі межі коливання даних показників. Різниця між мінімальним та максимальним значенням наведених вище показників складала від 11 % до 61 %. Це свідчить про те, що резерв покращення результатів інкубації страусових яєць ще не вичерпаний.

Із 204 яєць, що належали до відходів інкубації, 70 були від чорношиїх страусів, 64 – від блакитношиїх і 70 яєць від змішаних за генетичним походженням груп та сімей. З 204 розітнених відходів інкубації 70 не мали фенотипових проявів аномалій. Це були тумаци та ембріони, завмерлі на різних стадіях інкубації. Таким чином всього було проаналізовано 134 яйця, в тому числі чорношиїх страусів 54, блакитношиїх – 34, невідомого походження – 46.

Встановлено, що з 134 розітнених та проаналізованих відходів інкубації 89 (66 %) склали зародки, що мали дефекти розвитку технологічного походження і 39 (29 %) - аліментарного походження (так звані аліментарні дистрофії) та генетичного походження – 5 %. Фенотипові прояви дефектів були такі: викривлення та деформація кінцівок – 15 %, порушення будови лицевої частини черепа – 6 %, викривлення шиї – 6 %, деформація дзьоба – 2 %.

Таблиця 1. Розподіл відходів інкубації яєць за походженням вад

№ п/п	Показник	Підвид страусів					
		всього в досліді		чорна шиї		блакитна шия	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%
Технологічне походження вад							
1	Неправильне положення ембріона в яйці + не втягнутий жовтковий мішок*	78	58	32	59	23	68
2	Не використаний білок	9	7	3	6	3	9
3	Не використаний жовток	2	1,5	1	2	0	0
Аліментарне походження вад							
4	Аномалія голови	8	6	1	2	3	9
5	Аномалія дзьоба	3	2	1	2	0	0
6	Аномалія шиї	8	6	3	6	2	5
7	Аномалія кінцівок	20	15	9	17	3	9
Генетичне походження вад							
8	Екзенцефалія (відкрита черепна коробка)	2	1,5	2	3	0	0
9	Відсутність очей	2	1,5	0	0	0	0
10	Подвійний мутант (сіамські близнюки)	2	1,5	2	3	0	0
Всього		134	100	54	100	34	100

*Примітка: неправильне положення ембріона в яйці завжди співпадало з іншим дефектом - не втягнутим жовтковим мішком

Залежно від підвидового походження птиці, у чорношиїх страусів 36 випадків (67 %) склали зародки, що мали дефекти розвитку технологічного походження і 14 випадків (26 %) - аліментарного, у блакитношиїх страусів відповідно 26 (76 %) та 8 (24 %) випадків. Таким чином, смертність спричинена технологічними факторами була вища у блакитношиїх страусів на 9 %, а аліментарними факторами - у чорношиїх страусів на 2 %.

Спектр генетичних мутацій у страусів не вивчений, але в ході проведення досліду були виявлені ембріони з аномаліями, які підпадають під класифікацію Соумса [8]. Всього було виявлено три елементарні мутації, які зустрічалися окремо одна від одної (табл.1). Частота прояву виявлених ембріональних морфологічних мутацій по стаду страусів склала 1,2 %. Як відомо [6], у курей цей показник складає 7,3 %, у перепелів – 4,5 %, у індиків – 3,0 %. З виявлених нами у ембріонів страусів аномалій генетичного походження деякі, на нашу думку, мають специфічний характер. Так, один з зародків дожив до 39 доби інкубації. При огляді його тіла спостерігалось: черепна коробка - відкрита, верхня частина дзьоба - відсутня, покрив мозку зрісся з жовтковим мішком, який повністю закривав живіт, кінцівки – викривлені.

Ще у одного зародку, що дожив до 39 діб, була викривлена шия у середній частині. У верхній частині голови спостерігався нарост у вигляді гребеня (мозкова грижа), що простягався вздовж голови до основи шиї.

Наступний ембріон відносився до поліембріоній, а саме був роздвоєний в грудній частині тулуба за принципом «сіамських близнюків». Крім цього, у нього виявлені: на голові - мозкова грижа, на лицевій частині – монофтальмія (наявність одного правого ока), наддзьобок майже відсутній, має довжину 0,5 см, повернутий вліво, піддзьобок нормальної довжини, черевна порожнина відкрита, внутрішні органи виступають назовні, тобто спостерігається ектопія і целосомія, кінцівок – 4 шт.

На думку деяких дослідників [5], частота генетичних аномалій в стаді птиці, або генетичного вантажу, залежить від тривалості одомашнення виду. В нашому досліді такі мутації як: «відкрита черепна коробка» та «подвійний мутант» зустрічалися лише у чорношиїх страусів. У блакитношиїх страусів взагалі не було виявлено жодних аномалій генетичної природи.

Що стосується генетичних аномалій, то екзенцефалія описана у курей, індиків та перепелів, «відсутність очей» - у курей і перепелів, а «подвійний мутант» - лише у курей.

Таким чином, для ембріонів страусів характерна подібність спектра генетичних аномалій ембріонального розвитку до інших видів птиці, що узгоджується з законом Н.І. Вавилова про гомологічні ряди в спадковій мінливості [1].

Страуси мають найкоротшу історію доместикації – 150 років [7], в той час як індики – 450, перепели – 950 років, а кури не менше 5,25 тис. років. Таким чином порівнявши отримані нами дані з даними по інших видах сільськогосподарської птиці [3], була підтверджена лінійна залежність характеристик ембріонального мутагенезу від часу одомашнення птиці (табл. 2).

Таблиця 2. Хронологія мутагенезу в процесі одомашнювання

Вид птиці	Час одомашнювання виду, Т, років	Кількість закріплених ембріональних мутацій	Рівень генетичного вантажу
Кури	5250	9	7,3
Перепели	950	5	4,5
Індики	450	3	3,0
Страуси	150	3	1,2

Отже, це підтверджує теорію про те, що головним визначальним фактором, який впливає на прояв генетичного вантажу в популяціях птиці є тривалість періоду

одомашнювання певного виду птиці. Однак ця теорія справджується лише за умови аутбредного розведення, позаяк за допомогою інбридингу та накопичення інбредної депресії можна значно підвищити рівень генетичного вантажу лише за 5-10 поколінь.

Висновки

1. Смертність ембріонів страусів залежить від чинників, що мають технологічну, аліментарну та генетичну природу. Питома вага технологічних чинників становила 66-76%, аліментарних - 23-29 %, генетичних – 1-5 %.

2. Аномалії ембріонів технологічного фактору були: не втягнутий жовтковий мішок при одночасному неправильному положенні ембріона в яйці. Дефекти аліментарного характеру були: викривлення кінцівок та порушення в будові лицевої частини черепа.

3. Нами виявлено три види мутацій у страусів, які спостерігалися окремо одна від одної – «екзенцефалія», «відсутність очей» та «подвійний мутант».

4. Частота прояву мутацій («генетичного вантажу») у страусів склала 1,2 %, що найменше в порівнянні з іншими видами сільськогосподарської птиці. Це підтверджує лінійну залежність характеристик ембріонального мутагенезу від часу одомашнення птиці.

5. Виявлена подібність спектру спадково обумовлених ембріональних аномалій розвитку страусів до інших видів сільськогосподарської птиці, що пояснюється законом Н.І. Вавилова про гомологічні ряди в спадковій мінливості.

Література

1. *Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Вавилов Н. И. / Избранные произведения в 2-х томах. – Ленинград: Наука, 1986. – С.7-61.

2. Інструкція з бонітування сільськогосподарської птиці. Затверджена наказом Міністерства аграрної політики України від 22.06.2001 року, № 179. Зареєстрована в Міністерстві юстиції України 27 вересня 2001 року за № 846/6037.- К., 2001.

3. *Орлов М. В.* Биологический контроль в инкубации / Орлов М.В. – М.: Россельхозиздат, 1987. – 224с.

4. *Отрыганьев Г. К.* Болезни эмбрионов с.-х. птиц / Отрыганьев Г.К., Исаев Ю.В., Бессарабов Б.Ф. – М.: 1981. – С.38-41.

5. *Прокудина Н. А.* Методы биологического контроля в инкубации / Прокудина Н.А., Артеменко А.Б., Огурцова Н.С. [под ред. Рябоконея Ю.А.] – Борки: Институт птицеводства УААН, 2006. – 210 с.

6. *Ткачик Т. Э.* Генетический груз в популяциях сухопутной сельскохозяйственной птицы / Ткачик Т. Э., Кутнюк П.И., Бондаренко Ю.В. // Птахівництво: Міжвід. темат. наук. зб./ІП УААН. – Бірки, 2005. –Вип. 57. –С. 94-98.

7. *Deeming D.C.* Ostrich. Biology, breeding and diseases / Deeming D.C. - United Kingdom, Manchester university, 1999. – 342 p.

8. *Somes R.G.Jr.* Lethal mutant trains in chickens / Somes R.G.Jr. // Poultry Breeding and Genetics/ R/G/ Crawford, ed. – Amsterdam: Elsevier Sc. Publishers B.V/ - 1990. Ch. 11. – P. 293-316.

Резюме

В статті представлені результати інкубації страусових яєць та аналіз відходів інкубації. Наведений розподіл відходів інкубації за категоріями. Описані дані фенотипового аналізу особливостей ембріональних аномалій страусів двох підвидів.

The results of incubation ostrich's eggs and analysis of incubations waste are presented in this article. The distribution of incubations waste for category is presented. The information's of phenotypic analysis of embryonic anomaly peculiarities are described.

ПОЛЯКОВА Л.В.

Украинский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации НАН Украины,
Украина, 61024, Харьков, ул.Пушкинская, 24. e-mail: polyakova_lv@mail.ru

РАЗНООБРАЗИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ ФЕНОТИПОВ ДЕРЕВЬЕВ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО И ДУБА ПУШИСТОГО В СВЯЗИ С ВОСПРИИМЧИВОСТЬЮ К ЛИСТОВЫМ ПАТОГЕНАМ И ВРЕДИТЕЛЯМ

Растения, особенно древесные, синтезируют большое количество фенольных соединений (ФС), способных принимать участие в неспецифической биохимической защите клеток растений от внедрения патогенов либо вредителей. В отличие от компонентов специфической защиты (например, производные жасмоновой кислоты), образование которых активизируется действием биотических и абиотических стрессов [3,6], ФС присутствуют в растительных тканях постоянно. Вариабельность ФС проявляется в значительном разнообразии биохимических фенотипов в популяциях, часто связанных с разным уровнем устойчивости к тем или иным биотическим повреждениям.

На фоне изучения содержания первичных метаболитов – белка – биохимические фенотипы по вторичным метаболитам позволяют дать многостороннюю оценку индивидуальных деревьев, а по степени повреждения листьев фитопатогенами либо насекомыми появляется возможность более широко оценить преимущество либо недостатки тех или иных биохимических фенотипов в условиях биотического стресса.

В данной работе представлены материалы сопоставления разнообразных биохимических фенотипов деревьев дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в связи с разной устойчивостью к фитопатогенам и листогрызущим насекомым. В комплексе ФС листьев изучали содержание компонентов структуры гидролизуемых танинов (ГТ) и фенилпропаноидов (ФП), из последних определялось содержание флавонолов (ФЛ) и отношение их гликозилированных форм к свободным агликонам – показатель степени гликозилирования флавонолов – СГФ. Определялось также содержание белка (Б). Устойчивость к вредителям оценивалась в баллах от 0.2 (повреждено до 80% листьев) до 2-х (повреждено менее 10%).

Материалы и методы

Материалом для исследования служили листья дуба пушистого, собранные с деревьев в период распускания листвы и массово пораженных зеленой дубовой листоверткой (*Tortrix viridana* L.). Материал собран в Крыму, 4.05.08 г. (Мисхор). Листья дуба черешчатого собраны в Святогорском национальном природном парке (СНПП). Отобраны вековые и многовековые деревья, оценка на степень повреждения разными группами вредителей проведена в начале августа (9.08.08г.).

Содержание ФЛ определяли по методу В.В. Беликова [1]. Содержание ГТ определяли денситометрически с хроматограмм, окрашенных ферро-цианид комплексом [7], содержание белка по методу Бузун и др.[2]. Показатель СГФ определялся по соотношению гликозилированной формы ФЛ и свободных агликонов [5].

Результаты и обсуждение

Многолетнее изучение биохимического механизма защиты семян дуба черешчатого и взрослых деревьев в условиях инфекции мучнистой росой (*Microsphaera alphitoides*) показало, что на фоне разнообразного уровня содержания разных групп ФП структуры (катехины, проантоцианидины, ФЛ) наиболее четкая связь с устойчивостью была характерна для показателя СГФ [5]. Последний учитывает соотношение свободных и гликозилированных форм ФЛ, что отражает относительную активность фермента, отвечающего за скорость гликозилирования свободных агликонов – гликозил-трансферазы [8]. Учитывая то, что ФЛ синтезируются в хлоропластах, а их агликоновые структуры принимают участие в ингибировании фотосистемы П, показатель скорости их перевода из токсичной агликоновой формы в нетоксичную гликозилированную отражает с одной

стороны активность функционирования группы веществ вторичного обмена, а с другой, вследствие влияния агликонов на активность фотофосфорилирования в хлоропластах, затрагивает первичный обмен [4]. Последнее проявилось в том, что показатель СГФ и содержание ФЛ оказались тесно связанными не только с устойчивостью, но и с содержанием хлорофилла и Б : чем ниже было значение СГФ, тем выше была устойчивость как сеянцев так и взрослых деревьев к инфекции мучнистой росой; связь с содержанием хлорофилла и белка носила противоположный характер [5].

Содержание ГТ, по литературным данным, часто связывает положительная корреляционная связь с устойчивостью к листогрызущим насекомым [6]. Два компонента группы ГТ, два показателя группы фенолпропаноидов – содержание Фл и СГФ, а также общее содержание Б были определены в листьях дуба пушистого, большая часть деревьев которого была повреждена зеленой дубовой листоверткой. В зависимости от степени устойчивости биохимические показатели распределились следующим образом (табл.)

Таблица. Содержание ФС и Б в листьях дуба пушистого

Категория деревьев	ГТ-1,%	ГТ-2, %	ГТ-1± ГТ-2, %	Б,%	ФЛ Мг/г с.в.	СГФ отн. величина	Устойч., баллы
Воспр. гр. 8 особей	3.5±0.07	2.12±0.12	5.62±0.16	10.9±0.6	4.5±0.65	4.1±0.9	0.5±0.06
Устойчив. Гр.4ос.	3.12±0.06	1.76±0.12	4.87±0.17	10.6±0.33	3.75±1.0	3.25±0.8	1.85±0.12
T st	3.95**	2.2*	3.22**	0.51	1.55	0.73	6.28**

Примечание: ГТ-1 – пента-галлоилглюкоза; ГТ-2 – ди-галлоилглюкоза.

Материалы таблицы показывают, что с учетом баллов устойчивости обе группы деревьев достоверно отличаются по содержанию ГТ. Отличия затрагивают оба компонента этой группы и их сумму. По другим показателям, включая Б, отличия недостоверны. То есть в данном случае оказалась подтвержденной положительная корреляционная связь между накоплением в листьях группы ГТ и их восприимчивостью к листогрызущему вредителю. В таблице отражены средние данные по группам, однако сравнение фенотипов индивидуальных деревьев было таковым, что заметное снижение содержание ГТ в некоторых деревьях сопровождалось повышением в них уровня содержания Б, что проявилось в наличии средней силы негативной корреляционной связи между этими признаками ($r = -0.354$)

Материалы таблицы показали также, что ФП группа компонентов (ФЛ, СГФ) практически не связана с устойчивостью к данному вредителю.

Связь разных биохимических показателей с устойчивостью к листовым вредителям и патогенам была проверена при анализе 6-ти многовековых деревьев дуба черешчатого, произрастающих в СНПП. Анализ был выполнен в начале августа, когда степень повреждения листьев от разнообразных вредителей проявилась максимально. Из листовых патогенов учитывалось поражение листьев мучнистой росой, а также в баллах оценивалась степень объедания листьев разнообразными листогрызущими вредителями. Все побеги для анализа и подсчета поврежденности листы выполнялись на побегах одной световой экспозиции и яруса: нижний ярус, северная экспозиция. Биохимические фенотипы проанализированных деревьев, параллельно с фенотипами дуба пушистого приведены на рис 1.

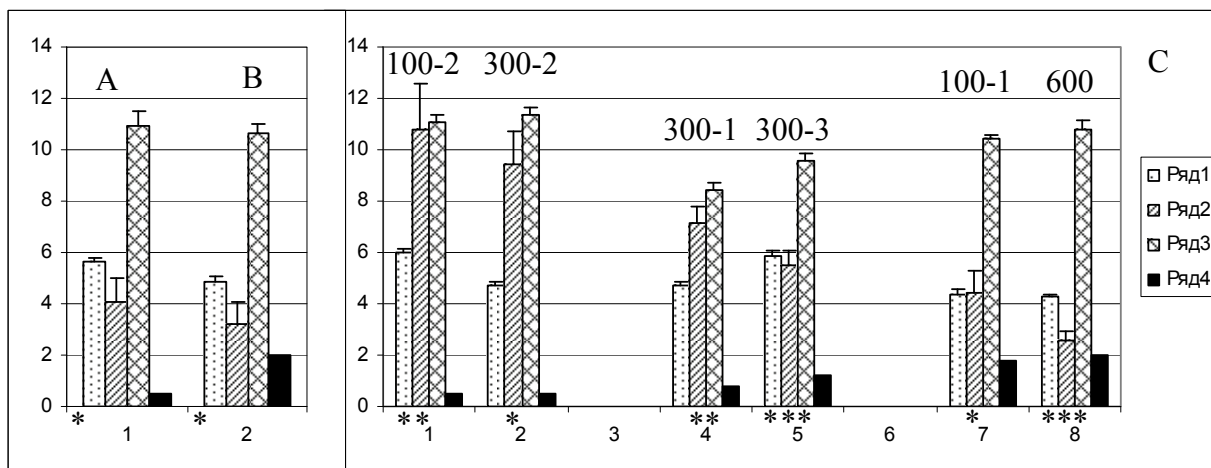






Рис. 1 Биохимические фенотипы листьев деревьев дуба пушистого (А – восприимчивая форма, 8 особей; Б – устойчивая форма, 4 особи) и дуба черешчатого (100-1, 100-2 и т.д. – возраст и порядковый номер деревьев), различающиеся по устойчивости к фитопатогенам и листогрызущим вредителям.

-  - сумма гидролизуемых танинов;
-  - степень гликозилирования флавонолов (СГФ);
-  - содержание белка;
-  - устойчивость в баллах (от 0,5 до 2)
- * - различия достоверны на уровне 0,95-0,99

Материалы сравнения показывают, что биохимические фенотипы каждого дерева дуба черешчатого (рис.1,С) индивидуальны и отличаются друг от друга. По степени устойчивости деревья были распределены на 3 подгруппы. Поскольку наиболее высокий балл устойчивости ко всем видам повреждений листьев был у 600-летнего дерева, с ним сравнивали все показатели других деревьев.

Наиболее восприимчивыми к инфекции мучнистой росой и листовым вредителям оказались деревья 100-2 и 300-2, для которых было характерным высокое содержание ГТ и очень высокие значения СГФ. Эти же деревья отличались самым высоким содержанием белка (11.8% и 11.4% соответственно).

По содержанию ГТ группа среднеустойчивых деревьев 300-1 и 300-3 была близка группе неустойчивых, однако для этих деревьев было характерным самое низкое содержание Б - 8.4% и 9.0% соответственно. Согласно имеющимся литературным данным повышенный уровень Б является одним из основных привлекательных для насекомых свойств растения-хозяина [6]. То есть, в данном случае практически равное содержание ГТ в восприимчивой и среднеустойчивой группах сопровождалось неравноценным содержанием Б, что могло быть причиной различий в их устойчивости.

В 3-ю группу вошли наиболее устойчивые деревья – 100-1 и 600-летнее. Для них оказался характерным пониженный уровень содержания ГТ, самые низкие показатели устойчивости к инфекции мучнистой росы - СГФ и среднее содержание Б (10.4 и 10.7% соответственно). Возможно, что комплекс признаков, состоящий из пониженного уровня ГТ, не очень высокого содержания Б и самого низкого значения СГФ помогает этим деревьям сохранить наиболее высокую устойчивость листьев к разнообразным повреждениям до конца сезона.

Выводы:

1. Наличие большого разнообразия по биохимическим фенотипам, вероятно, обеспечивает разную устойчивость и выживаемость деревьев в условиях действия

биотических повреждений, так как доступность питательных веществ в разных деревьях становится неравноценной.

2. Большую ценность представляют фенотипы многовековых деревьев, которые сохранились как единичные экземпляры от существовавших несколько веков назад насаждений, выдержали длительное давление отбора и дают представление о биохимических фенотипах, позволяющим деревьям выжить в условиях длительного воздействия биотических стрессов.

Литература

1. *Беликов В.В.* Оценка содержания флаванол-производных в плодах *Silybum marianum* (L.) // Раст.рес.- 1985.- В.3.- С.350-358.
2. *Бузун Г.А., Джемухадзе К.М., Милешко Л.Ф.* Определение белка в растениях с помощью амидо-черного // Физиол.раст.-1982.- Т.29.- С.198-204
3. *Ивашов А.В., Бойко Г.Е., Симчук А.П.* Модификация и утилизация фенольных соединений листьев дуба пушистого гусеницами зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда // Ж.общей биологии.-1992.-т.53.-№3.-С.384-393.
4. *Жесткова И.М., Молотковский Ю.Г.* Регулирование фотосинтеза в интактных хлоропластах шпината и клетках эвглены кверцетином и бикарбонатом // Физиол.раст.-1984.-Т.31.-С.266-272.
5. *Полякова Л.В.* Особливості мікроклонального розмноження сіянців дуба звичайного (*Quercus robur* L.) in vitro залежно від показників вторинного обміну // Лісівництво і агролісомеліорація.-2006.-в.109.-с.236-243.
6. *Haukioja E.* Plant defences and population fluctuations of forest defoliators: mechanism-based scenarios // Ann.Zool.Fennici..-2005.-v. 42.-P. 313-325.
7. *Julkunen-Tiitto R.* Phenolic constituents in leaves of northern willows: methods for the analysis of certain phenolics // J.Agric.Food Chem.-1985.-V.33.-P.213-217.
8. *MA Auger, Jaj-Allemand C., Bastien C., Geri C.* Quantitative variation of taxifolin and its glucoside in *Pinus sylvestris* needles consumed by *Diprion pini* larvae // Ann.Sci.For.-1994.-V.51.-P.135-146.
9. *Oszako N., Woodward St.* Oak dieback. In: Possible limitation of decline phenomena in broadleaved stands// Warsaw, Poland.-2006.-P.7-20.

Резюме

Изучали биохимические фенотипы деревьев дуба черешчатого и дуба пушистого в связи с устойчивостью к листогрызущим вредителям и патогенам (мучнистая роса). Фенотипы многовековых деревьев отражают закрепленные отбором варианты соотношения некоторых вторичных метаболитов и белка, обеспечивающих разную степень устойчивости к биотическим повреждениям.

Вивчали біохімічні фенотипи дерев дуба звичайного і дуба пухнастого у зв'язку із стійкістю до листогризів і патогенів (борошниста роса). Фенотипи багатовікових дерев відображають співвідношення деяких вторинних метаболітів і білка, що забезпечує різний ступінь стійкості до біотичних пошкоджень.

The biochemical phenotypes of *Quercus robur* and *Quercus pubescens* trees according their tolerance to insects and pathogens (*Microsphaera alphitoidea*) were studied. Phenotypes of old oak trees provide the different kinds of some second metabolites and protein proportion according their level of defense.

ПРОКОПИК Д.О., ТЕРНОВСЬКА Т.К.

Національний університет «Києво-Могилянська Академія» МОН України,
Україна, 04070, Київ, вул. Г. Сковороди, 2, e-mail: tern@ukma.kiev.ua

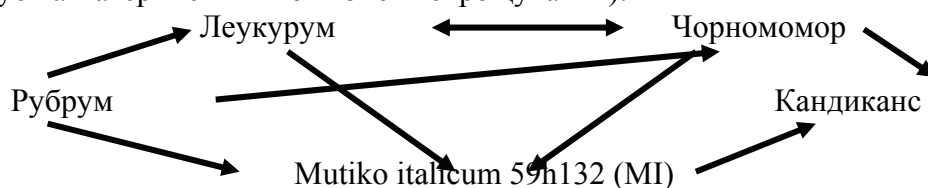
ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ОСТИСТОСТІ У ТВЕРДІЙ ПШЕНИЦІ (*Triticum durum* Desf.)

Відомо, що безостість у м'якій пшениці контролюється трьома генами: *Hd* (hooded, закритий капюшоном), *B1* та *B2* (tipped 1 й tipped 2, з наконечником), – розташованими на 4А, 5А і 6В хромосомах відповідно [1]. Ці гени є доміантними інгібіторами остистості, тобто повністю остиста рослина мусить бути рецесивною гомозиготою. Можливі також проміжні варіанти остистості. Зокрема, в рослини із геном *hd* ості будуть значно коротші та нахилені при основі; апікальні ості можуть бути загнуті чи закручені, а луска сплющена. В гомозигот за геном *b1* (tipped 1) ості в основі та посередині колосу є дуже короткими, проте на верхівці колосу вони сягають 1 см, розташовані прямо й не закручуються. В особин із фенотипом tipped 2 (*b2*) ості не перевищують 6 мм, можуть загинатися та більше сконцентровані посередині колосу. Присутність принаймні двох доміантних генів повністю пригнічує утворення остей. Ця інформація стосується виключно м'якої пшениці, на якій були проведені роботи із генетичного аналізу даної ознаки та фізичного картування генів за допомогою делеційних мутантів. Всі можливі варіанти остистості зустрічаються і серед твердих пшениць, хоча безостість для них, зазвичай, не характерна. Наразі невідомо, чи ті ж інгібітори втягнуті в контроль остистості в твердій пшениці, що і в м'якій [2]. Про промотори остистості відомо мало, і відомості суперечливі. Однак є декілька вказівок на те, що у диплоїдних та тетраплоїдних пшениць доміантною може бути ознака остистий колос [3]. Ще раніше Goud запропонував наявність множинних алелів, розташованих на різних хромосомах, для гену-промотору *a* у м'якій пшениці [4]. Позаяк, на сьогоднішній день, промоторні гени не входять до каталогу генів та генних символів пшениці McIntosh, і посилання на згадані роботи майже не зустрічаються в сучасних статтях [1], хоча дослідження генетичного контролю остистості вказують на складні механізми пригнічення утворення остей та взаємодію генів *Hd*, *B1* та *B2* [2]. З огляду на цитогенетичні дослідження, зараз припускають, що напівостистий стан зумовлений епістатичною взаємодією генів *B1* та *B2* та промоторних генів [5]. Крім того, гени *B1* та *B2* мають плейотропний вплив на форму луски. Загострена луска пов'язана із повною остистістю та з'являється лише в особин із генотипом *b1b1b2b2*. *B2* зменшує довжину краю луски (дзьобу) з утворенням гострого краю, *B1* – з утворенням тупого краю. При цьому *B1* епістатичний стосовно до *B2* [2].

Таким чином, питання про контроль ознаки остистість не є однозначним та вирішеним. Плейотропні ефекти генів-інгібіторів остистості можуть опосередкованим чином вказувати на регуляторну природу генів, які контролюють розвиток остей.

Матеріал та методика

Генетичним матеріалом дослідження слугували такі форми та сорти із геномною формулою AABB, $2n=28$: сорт озимої твердої пшениці Чорномор (автор – О. І. Паламарчук, м. Одеса), лінії твердої озимої пшениці Леукурум, Рубрум, Кандиканс, надані Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юрьєва, м. Харків, лінія твердої озимої пшениці Mutiko italicum 59h132, створена та люб'язно надана д.б.н. Т. К. Терновській селекціонером В. В. Костіним в КДІСГ, м. Краснодар. Серед вивчених зразків твердої пшениці, які було використано як компоненти схрещування, Mutiko italicum 59h132 (MI) був повністю безостий (БО), Кандиканс та Рубрум характеризуються остевидними відростками різного ступеня розвитку (ОВ), а сорти Леукурум та Чорномор мають добре розвинуті, типові для *T. durum*, ості (О). Зазначені зразки було використано у якості батьківських форм у циклічному схрещуванні за схемою (стрілка вказує на материнський компонент схрещування):



Насіння F_1 було висіяно у полі, рослини оцінено за остистістю та отримано покоління F_2 через самозапилення. Рослини F_2 було вирощено та оцінено за польових умов (табл. 1).

Результати та обговорення

Фенотип гібридів F_1 (табл. 1) показує, що в жодному випадку не було повного домінування ознаки, яка притаманна одному з компонентів схрещування. В усіх випадках спостерігається проміжне успадкування з ухилом в бік батька, який характеризується менш розвиненими остями. Оскільки ступінь розвитку остеподібних відростків не піддається об'єктивній оцінці, рослини F_2 у всіх комбінаціях схрещування класифікували на три фенотипні класи у відповідності до фенотипів батьківських форм та гібридів F_1 : остисті, безості з остеподібними відростками.

Таблиця 1.

Характеристика рослин F_1 та F_2 за ознакою остистіть

Комбінація схрещування	Фенотип рослин F_1	Фенотип та кількість рослин у F_2			Обсяг виборки
		Безості (БО)	З остевидними відростками (ОВ)	Остисті (О)	
МІ х Рубрум	БО зі слабкими ОВ	75	38		113
Кандиканс х МІ	БО зі слабкими ОВ	59	18		77
МІ х Чорномор	ОВ	23	56	23	102
МІ х Леукурум	ОВ	30	109	42	181
Леукурум х Рубрум	Розвинуті ОВ		71	38	109
Чорномор х Рубрум	Розвинуті ОВ		98	41	139
Кандиканс х Чорномор	Розвинуті ОВ		133	57	190
Леукурум х Чорномор	Остисті			177	177
Чорномор х Леукурум	Остисті			45	45

Відсутність розщеплення за остистістю у F_2 для схрещування Леукурум х Чорномор у реципроках, а також відсутність фенотипної різниці між компонентами схрещування та гібридами F_1 для цієї комбінації є основою для твердження, що ці генотипи мають однакову генетичну основу для ознаки остистий колос. Для комбінацій схрещування, F_2 яких мали по два фенотипних класи, перевірили гіпотезу про моногенний контроль ознаки (табл. 2), яка виявилась вірною для трьох комбінацій схрещувань з п'яти. Для двох інших визначитися щодо прийняття або спростовування гіпотези про моногенний контроль не вдалося.

Сорти Чорномор та Леукурум є твердою пшеницею і немає відомостей, що в їх родоводах брала участь м'яка пшениця, *T. aestivum*. Навпаки, про генотипи МІ, Рубрум та Кандиканс достеменно відомо, що вони пішли від схрещування *T. aestivum* х *T. durum* з наступним неконтрольованим самозапиленням пентаплоїдного гібрида AABBD, $2n = 35$, та добором тетраплоїдних форм просто за типовим для твердої пшениці фенотипом (персональне повідомлення авторів цих форм, В.В. Костіна, Краснодарський НДІСГ, та В.Н. Чередниченко, Харківський ІР). За свідцтвом В.В. Костіна, генотип *Mutiko italicum* 59h132 має у своєму родоводі сорт м'якої пшениці Аврора. Сорт Аврора має ген *B1* на хромосомі 5AL [1], який обумовлює розвиток безостого фенотипу.

Таблиця 2.

Перевірка гіпотез про генетичний контроль ознаки остистіть колоса

Комбінація схрещування	Теоретичне співвідношення класів	Емпіричні обсяги класів у F_2	Значення χ^2

МІ х Рубрум	3:1	75 Б + 38 ОО	4,49*
Кандиканс х МІ	3:1	59 Б + 18 ОО	0,11
МІ х Чорномор	3:10:3	23 Б + 56 ОО + 23 О	2,51
МІ х Леукурум	3:10:3	30 Б + 109 ОО + 42 О	2,52
Леукурум х Рубрум	3:1	71 ОО + 38 О	5,65*
Чорномор х Рубрум	3:1	98 ОО + 41 О	1,50
Кандиканс х Чорномор	3:1	133 ОО + 57 О	2,53

$$* \chi^2_{st0,01} > \chi^2 > \chi^2_{st0,05}$$

Цілком можливо, що безостій фенотип лінії МІ пояснюється наявністю у її геномі саме гена *В1*. При схрещуванні лінії МІ із сортами твердої пшениці, які не мали у родоводі м'якої пшениці, у F_2 спостерігається три фенотипні класи, співвідношення між якими свідчить про участь у контролі ознаки двох генів. Для вихідних форм можна запропонувати такі генотипи та дії алелів генів: МІ $aaBB$, *В* - ген безостості з неповним домінуванням; Чорномор та Леукурум $AAbb$, *А* - ген-промотор остистості з неповним домінуванням. Взаємодія між генами *А* та *В* може бути охарактеризована як звичайна адитивна полімерія. Тобто у присутності одного гена *А* ген *В* поводить як напівдомінантний. Звідси маємо таку відповідність між генотипами та фенотипами від розщеплення дигетерозиготи:

Генотип	9A–B–	3A–bb	3aaB–	1aabb
Фенотип	Остеподібні відростки як у F_1	Остисті як сорт Чорномор та Леукурум	Безості як лінія МІ	Остеподібні відростки через відсутність домінантних промоторів певних станів

За результатами наших досліджень, пов'язаних з одночасною оцінкою рослин F_2 за ознакою остистості та за електрофоретичним спектром альфа-амілази, промотор остистості може бути локалізований у хромосомі 6В [6]. Якщо остеподібні відростки розвиваються у присутності гомозиготних рецесивних алелів обох генів, сортам Рубрум та Кандиканс можна приписати саме такий генотип. Проте, остеподібні відростки у цих форм різні, більш розвинені у Кандиканса, ніж у Рубрума. Звичайно, можна збільшувати кількість генів, та залучати до розщеплення гіпотетичні гени-модифікатори. Але не можна виключити можливість існування різних алелів одного й того самого гена *В*, які сприяють розвитку остеподібних відростків різного ступеню, від таких, що наближаються до безостих колосів, до таких, які нагадують напівостисті і можуть бути описані як остисті колосся.

Тоді від схрещування з генотипом МІ очікуємо співвідношення 3 безостих та 1 остеподібні відростки. Дійсно, у комбінації Кандиканс х МІ спостерігається саме таке розщеплення (табл. 2), а в комбінації МІ х Рубрум має місце деяка нестача безостих рослин. На наш погляд, це пов'язано із дуже низькою зимостійкістю лінії МІ. При зимуванні популяції F_2 могла мати місце вибіркова загибель рослин з генотипом, близьким до цієї лінії.

Від схрещування тих самих генотипів з сортами твердої пшениці, для яких ми запропонували формулу генотипу $bbAA$, слід очікувати один клас повністю остистих рослин з генотипом $bbAA$, всі інші генотипи сприятимуть розвитку остеподібних відростків різного ступеня. Нестача рослин у фенотипному класі ОО та надлишок остистих рослин слід розглядати як підтвердження нашого припущення про різний ступень розвитку остей у залежності від алельного складу генотипу, що ускладнює класифікацію рослин за фенотипом.

Результат дослідження дає змогу висловити декілька припущень про генетичний контроль ознаки остистості у представників твердої пшениці. Як і у м'якої пшениці, ці

представники мають домінуючі гени-інгібітори остистості. В нашому випадку, можливо, це ген *В1* генотипу МІ. У генофонді твердої пшениці є гени-промотори остистості. Вони діють як гени з адитивною міжалельною взаємодією та взаємодіють з генами —інгібіторами остистості також адитивно. Не можна також виключити, що гени, які контролюють остистість у пшениці, характеризуються множинним алелізмом.

Література

1. *McIntosh R.A. et al.* Catalogue of gene symbols for wheat. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>
2. Sourgille P., Cadalen T., Gay G. et al. Molecular and physical mapping of genes affecting awing on wheat // *Plant Breeding*. – 2002. – Vol. 121., P. 320–324.
3. Goncharov N. P. Comparative-genetic analysis – a base for wheat taxonomy revision. *Czech J. Genet and Plant Breed.* – 2005 – Vol. 41. Special issue. – P. 52–54.
4. Goud J. V., Sadananda A. R. Two new awn promoter genes in bread wheat // *Genetics*. – 1978. – Vol. 43. – P. 12–16.
5. Ma W., Zhang W., Gale K. R. Multiplex-PCR typing of high molecular weight glutenin alleles in wheat // *Euphytica*. – 2003. – Vol. 134. – P. 51–60.
6. Prokopyk D. O., Antonyuk M. Z., Ternovskaya T. K. The genetic control of the α -amylase isozymes of the durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Cytology and Genetics*. – 2009. – 43. – N 3. – P. 3–9.

Резюме

Генетический анализ пяти генотипов твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) разного происхождения по признаку остистость колоса выполнен с использованием F_1 F_2 от циклических скрещиваний. Показано участие в контроле признака двух генов, одного промотора остистости и одного ингибитора остистости. Межалельное и межгенное взаимодействия аддитивны.

Генетичний аналіз п'яти генотипів твердої пшениці (*Triticum durum* Desf.) різного походження за ознакою остистість колосу виконано з застосуванням F_1 та F_2 від циклічних скрещувань. Показано участь у контролі ознаки двох генів, одного промотора остистості та одного інгібітора остистості. Міжалельна та міжгенна взаємодії адитивні.

Genetic analysis of five *durum* wheat genotypes (*Triticum durum* Desf.) for a character awned spike using F_1 and F_2 from cyclic crosses was performed. The character was shown to be controlled by two genes, an awn promoter and an awn inhibitor with additive interaction between alleles and genes.

**РАДИОНОВ Д. Б.¹, АНДРИЕВСКИЙ А. М.¹, ТОЦКИЙ В. Н.¹,
КОЗЕРЕЦКАЯ И. А.²**

1 – Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина, e-mail: pankova@yandex.ru

2 – Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 64, Киев, 01033, Украина, e-mail: kozeri@gmail.com

ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ГЕНОТИПОВ И АЛЛЕЛЕЙ ПО ЛОКУСУ β -СПЕЦИФИЧНОЙ КАРБОКСИЭСТЕРАЗЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER* УКРАИНЫ

Генетическая изменчивость популяций, как движущий фактор эволюции, складывается из двух компонент: 1) накопленная и поддерживаемая в популяции унаследованная генетическая изменчивость (генетический полиморфизм); 2) *de novo* возникающие мутации в репродуктивном поколении, или собственномутационный процесс. Совместно, эти два фактора составляют генетический полиморфизм [1]. Спектр и частоты

аллелей в популяции определяют ее генетическую структуру и общее направление микроэволюции [2].

Одним из методов исследования генетической структуры популяций является изучение их белкового полиморфизма [3]. Для этого часто используют электрофоретический анализ аллозимов, позволяющий, в частности, определить частоты встречаемости целого ряда различных аллелей генов в исследуемой популяции, гетерогенной по тому или иному локусу [4 – 7]. Сравнительные популяционные исследования генетической структуры в пространстве и во времени позволяют судить о микроэволюционных процессах в природных популяциях, в том числе и у *Drosophila melanogaster*.

Целью данной работы являлось сравнительное изучение частот встречаемости генотипов и аллелей по локусу β -специфичной карбоксиэстеразы в популяциях *Drosophila melanogaster*, обитающих в различных регионах Украины.

Материалы и методы

Для исследований использовали имаго *Drosophila melanogaster* трехсуточного возраста восьми лабораторных популяций, разводимых методом массовых скрещиваний в течении 4-х поколений, основатели которых были изъяты в 2008 году из природных популяций обитающих на различных территориях Украины: *Водоем – охладитель ЧАЭС, Чернобыль, Пирятин, Одесса, Магарач, Киев, Варва и Лубны*. Мух содержали на простой питательной среде в стандартных условиях при 25 °С. Путем центрифугирования индивидуальных гомогенатов тканей (8 самцов и 7 самок) имаго получали экстракты ферментов, которые разделяли методом электрофореза в 7% полиакриламидном гелевом блоке. Разделенные фракции эстераз идентифицировали гистохимическим методом с использованием синтетических субстратов – α - и β -нафтилацетатов и соли диазония. F – и S – формы β -специфичной карбоксиэстеразы определяли по различной подвижности этих аллозимов в полиакриламидном геле (R_f составлял 0,330 и 0,350 соответственно), после чего подсчитывали частоту генотипов по локусу β -est и аллелей, кодирующих разные формы β -специфичной карбоксиэстеразы. Теоретические частоты генотипов и аллелей рассчитывали с помощью уравнения Харди – Вайнберга. Статистическую обработку данных проводили методом χ^2 при помощи программы «Excel» из пакета MS Office.

Результаты и обсуждение

Анализ частот встречаемости генотипов двух аллозимов β -специфичной карбоксиэстеразы у потомков мух полученных из различных природных популяций Украины (табл. 1) показал наличие гетерогенности локуса β -Est. Исключение составила только *Одесская* популяция, в которой все проанализированные особи являлись гомозиготами по S – аллозиму β – эстеразы (β -Est^S / β -Est^S). Для остальных популяций характерны различные частоты гетеро- и гомозигот по исследуемому локусу. Частота встречаемости гомозигот β -Est^S / β -Est^S наиболее высокая в популяциях *Одесская* (достигает 1) и *Магарач* (~ 0,71). Самой низкой встречаемостью носителей данного генотипа характеризуются популяции *Киева* и *Лубны* с частотами 0 и 0,07 соответственно. Остальные популяции *D. melanogaster* по данному признаку занимают промежуточные положения. В свою очередь, частота встречаемости гомозигот β -Est^F / β -Est^F самая высокая в *Киевской* популяции и составляет 0,73. Самые низкие частоты данного генотипа наблюдались нами в популяциях *Пирятин, Магарач, Одесса* (во всех указанных популяциях

Таблица 1

Частоты встречаемости генотипов по локусу β -специфичной карбоксиэстеразы в природных популяциях *Drosophila melanogaster*, гетерогенных

Популяции	Типы генотипов	Частота генотипов наблюдаемая	Частота генотипов ожидаемая	χ^2
Киев	β -Est ^S / β -Est ^S	0,00	0,02	4,4
	β -Est ^S / β -Est ^F	0,27	0,23	
	β -Est ^F / β -Est ^F	0,73	0,75	

Лубны	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,07	0,19	4,8
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,73	0,49	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,20	0,32	
Варва	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,29	0,29	0,0
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,50	0,49	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,21	0,22	
Пирятин	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,53	0,59	1,9
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,47	0,36	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,00	0,05	
Одесса	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	1,00	1,00	0,0
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,00	0,00	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,00	0,00	
Магарач	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,71	0,73	0,0
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,29	0,25	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,00	0,02	
Водоем – охладитель ЧАЭС	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,20	0,32	4,4
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,73	0,49	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,07	0,19	
Чернобыль	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,54	0,48	0,67
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,38	0,43	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,08	0,09	

гомозиготы по данному аллелю обнаружены не были) и *Чернобыль* ($\sim 0,08$). В структурах популяций *Водоем - охладитель* и *Лубны* частоты гетерозигот были наивысшими, и составляли 0,73 в обоих случаях. Следует отметить, что частоты генотипа $\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$ во всех популяциях не опускались ниже 0,27. Обращает на себя внимание факт, что наблюдаемая практически во всех популяциях частота генотипов статистически достоверно не отличалась от теоретически рассчитанной с помощью уравнения Харди – Вайнберга (таб. 1). Это, очевидно, позволяет считать все проанализированные популяции равновесными, т.е. такими, в которых частоты аллелей определяют частоты генотипов.

Анализ распределения частот аллелей в указанных популяциях *D. melanogaster* свидетельствует, что статистически достоверных различий, при попарном их сравнении, в основном не наблюдается. Исключение составляют потомки природной популяции *Киев*, у которых частота аллеля $\beta\text{-Est}^S$ значительно ниже частоты $\beta\text{-Est}^F$ (0,13 и 0,87 соответственно), что статистически достоверно отличает их от всех остальных проанализированных популяций (табл. 2). Выяснение причин такого явления требует проведения дальнейших, более детальных исследований.

Таблица 2

Частоты встречаемости аллелей в природных популяциях *Drosophila melanogaster*.

Аллели β – эстераз	Популяции							
	Варва	Лубны	Пирятин	Одесса	Магарач	Киев	Водоем – охладитель ЧАЭС	Чернобыль
S	0,54	0,43	0,77	1,00	0,86	0,13	0,57	0,69
F	0,46	0,57	0,23	0,00	0,14	0,87	0,43	0,31

Кроме того, при электрофоретическом разделении, у одной из мух популяции обитающей возле водоема – охладителя ЧАЭС (популяция *Водоем-охладитель*), обнаружена слабоподвижная форма β -специфичной карбоксиэстеразы ($Rf = 0,300$), которая ранее нами не наблюдалась в спектре эстераз лабораторных и природных популяций дрозофилы.

Выводы

1. Исследуемые популяции *D. melanogaster* характеризуются высоким уровнем гетерогенности по локусу β -Est.
2. Частоты встречаемости аллелей β -Est^S и β -Est^F у потомков популяции *Kиев* статистически достоверно различаются по сравнению со всеми остальными исследованными природными популяциями.
3. Частота наблюдаемых гетерозигот β -Est^S/ β -Est^F в большинстве популяций превышает теоретически ожидаемые частоты.

Литература

1. Захаров И. К., Ваулин О. В., Илинский Ю. Ю. и др. Источники генетической изменчивости в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Вестник ВОГиС.- 2008.- т. 12., № 1/2.- С.112 – 126.
2. Veuille M, Baudry E, Cobb M, Derome N, Grivot E Historicity and the population genetics of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* // *Genetica*.- 2004.- т. 120, № 1-3.- P.61-70.
3. Morton R.A., Choudhary M., Cariou M.L., Singh R.S. A reanalysis of protein polymorphism in *Drosophila melanogaster*, *D. simulans*, *D. sechellia* and *D. mauritiana*: effects of population size and selection // *Genetica*.- 2004.- т. 120, № 1-3.- P.101 – 14.
4. Baker A. J. *Molecular methods in Ecology*. – Blackwell. Oxford.- 2000.- 420 p.
5. Mateus R. P., Sene F. M. Population genetic study of allozyme variation in natural populations of *Drosophila antonietae* (Insecta, Diptera) // [Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research](#).- 2007.- Vol. 45, № 2. - P.136-143.
6. Андриевский А. М., Тоцкий В. Н. Генетическая структура экспериментальной популяции *Drosophila melanogaster*, полиморфной по локусу β -фильной карбоксиэстеразы // *Цитология и генетика*.- 2006.- Т. 40, № 6.- С.3 – 10.
7. Андриевский А. М., Радионов Д. Б., Тоцкий В. Н., Козерецкая И. А. Частоты встречаемости и функциональная активность аллелей локуса β -est в лабораторных популяциях *Drosophila melanogaster*, происходящих от мух Чернобыльской зоны отчуждения. // Харьков. Сб. наукових праць I міжнародної конференції „Дрозофіла в експериментальній генетиці та біології” 2008 р. с. 72 – 75.

Резюме

Используя метод щелочного электрофореза в полиакриламидном геле, определяли частоты встречаемости генотипов и аллелей по локусу β -специфичной карбоксиэстеразы (β -est) в популяциях *Drosophila melanogaster*, обитающих в различных регионах Украины. Проведен сравнительный анализ генетической структуры географически отдаленных популяций по локусу β -est.

Використовуючи метод лужного електрофорезу в поліакриламідному гелі визначали частоти зустрічальності генотипів та алелей β -специфічної карбоксиестерази в популяціях *Drosophila melanogaster*, що мешкають в різних регіонах України. Проведено порівняльний аналіз генетичної структури популяцій по локусу β -Est.

Using the method of alkaline polyacrylamide gel electrophoresis we have determined the frequency of genotypes and alleles of β -specific carboxylesterase in *Drosophila melanogaster* populations from different regions of Ukraine. A comparative analysis of the genetic structure of populations at locus β -Est are given.

Keywords: β -specific carboxylesterase, nature populations of *Drosophila melanogaster*, the frequency of alleles and genotypes.

РОСТОВА Н.С.¹, БУРЛЯЕВА М.О.²

¹*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

²*Государственный научный центр РФ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия,
e-mail: m.burlyayeva@vir.nw.ru*

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДЕТЕРМИНИРОВАННОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, БИОХИМИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ КОРМОВОЙ СОИ РАЗНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Ускорение селекционного процесса и его результативность в большой степени зависят от подбора исходного материала и методов отбора, идентификации генотипов по фенотипам, реализуемым в определенных условиях среды. Оценка перспективности образцов сои усложняется множеством селективируемых свойств и их варьированием в разных условиях произрастания. Выявление закономерностей изменчивости признаков имеет первостепенное значение для определения путей оптимизации селекционного процесса. Для успешного решения актуальных задач селекции кормовой сои и выделения исходного материала для создания сортов, специализированных по направлениям использования в сельском хозяйстве необходим анализ закономерностей изменчивости хозяйственно-биологических признаков.

Целью настоящей работы было: изучение межсортовой изменчивости и детерминированности морфологических, фенологических, биохимических и хозяйственных признаков у 270 образцов кормовой сои разного направления использования (зеленоукосного, сеного, силосного) из мировой коллекции ВИР.

Материалы и методы

Полевые эксперименты проводились в 1989, 1992, 1994 годах на Кубанской опытной станции ВИР, расположенной в степной части Прикубанской равнины. Годы проведения опытов характеризовались контрастными метеорологическими условиями. В 1989 г. сумма активных температур выше 10°C составила 3590°C, в 1992 г. - 3156°C, в 1994 г. - 3578°C. Количество осадков, выпавших за вегетационный период, в 1989 г. равнялось 394,7 мм, в 1992 г. - 334,3 мм, в 1994 г. - 177,1 мм. В 1989, 1992 гг. осадки превышали среднемноголетнюю норму, а в 1994 г. были значительно меньше нормы. Высокая влагообеспеченность в 1992 году наблюдалась только в первую половину вегетации, вторая половина лета характеризовалась незначительным количеством осадков.

Для изучения изменчивости морфометрических и хозяйственно-ценных признаков сои кормового использования из мировой коллекции ВИР были отобраны 270 образцов отечественной и иностранной селекции, различного эколого-географического происхождения. Посев образцов осуществляли по схеме коллекционного питомника. Каждый образец высевали на однорядковой четырехметровой делянке, с шириной междурядья 70 см. Расстояние между растениями в рядке - 10 см. В качестве стандарта использовали сорт Комсомолка (к-5980), районированный в Краснодарском крае, который размещали через 10 номеров. Фенологические наблюдения и ботанико-морфологические описания образцов проводили в соответствии с “Международным классификатором СЭВ рода *Glycine* Willd.” (1990) и “Методическими указаниями по изучению коллекции зерновых бобовых культур” (1975). Урожайность зеленой массы оценивали в фазу укосной спелости (начала налива бобов). Массу ветвей, листьев и бобов определяли в это же время у 10 растений каждого образца. После созревания сои анализ проводили также на 10 растениях, отобранных из середины рядка.

Содержание сухого вещества, клетчатки, белка в зеленой массе, масла и белка в семенах, определяли в лаборатории биохимии Кубанской опытной станции, содержание трипсина, химотрипсина в семенах в отделе биохимии ВНИИР по “Методам биохимических исследований” (Ермаков А.И., 1987). Анализ биохимического состава зеленой массы проводили во время измерения урожайности зеленой массы - в фазу укосной спелости.

Для определения закономерностей изменчивости и коррелированности морфологических и хозяйственно-ценных признаков, выяснения их информационной ценности, корректировки первоначального набора признаков была проведена статистическая обработка данных, которая включала в себя дисперсионный, корреляционный, факторный и дискриминантный анализ 92 хозяйственно-биологических признаков.

Для изучения особенностей варьирования признаков в разных условиях среды у сои разного кормового использования проводили анализ их детерминированности и изменчивости (средний коэффициент детерминации – R^2 и коэффициент вариации – CV). Этот подход позволяет выявить природу изменчивости признака, зависимость его варьирования от внешней среды или от специфики генотипа (группы использования), определить признаки наиболее сильно скоррелированные с другими или практически независимые от последних (Ростова, 2000, 2002). Обработка данных проводилась на персональных компьютерах с использованием программ Statistica.7 for Windows и Excel 7.0.

Результаты и обсуждение

В результате исследований было установлено, что наиболее стабильными признаками в исследованном наборе образцов являются: характеристики вегетационного периода, качество зеленой массы и семян, размеры листочка и черешка, число узлов на главном стебле, размеры бобов и семян. Остальные количественные признаки имели высокие коэффициенты вариации (>20-25). Максимальное разнообразие проявлялось по признакам соцветия и зеленой массы, величина которых изменялась как по годам исследования, так и по группам использования.

Изменчивость коэффициентов вариации разных признаков в большой степени зависела от условий среды. Многие признаки сои характеризовались сходной вариабельностью коэффициента вариации при смене условий произрастания. При этом некоторые признаки с похожей изменчивостью коэффициента вариации в разных средах характерны для всех образцов (для вида), другие для групп, выделенных по направлению использования. Такие признаки как масса одного листа, содержание клетчатки и белка в зеленой массе, количество белка в семенах, период всходы – укосная спелость, ширина листочка, длина венчика, число цветков в верхушечном соцветии, число узлов на главном стебле, число бобов в узле, размеры боба, число семян в бобе, ширина семени и длина рубчика имеют одинаковую реакцию на изменения условий у всех групп сортов. Большая часть этих признаков отличается незначительными CV . По-видимому, сходная изменчивость этих признаков генетически закреплена.

Образцы сенной группы как филогенетически более старые (полукультурные) имели самые высокие коэффициенты вариации по всем признакам. Данные образцы могут быть использованы для селекции кормовой сои в качестве источников ценных признаков, потерянных в результате многолетнего отбора зерновых сортов. Ряд признаков силосных образцов отличается изменчивостью коэффициентов вариации, характерной для сенных генотипов, другой ряд - для зеленоукосных. Наибольшей изменчивостью количественных признаков отличаются как недавно возникшие сорта, так и слабокультурные формы. Самые большие различия по годам и группам сортов свойственны признакам с высоким коэффициентом вариации (признаки соцветия и ветвления), которые являются основными в обеспечении приспособления (пластичности) сортов и выживания растений.

Анализ изменчивости и детерминированности показал, что признаками, зависящими от условий среды и имеющими наибольший размах изменчивости в пределах определенной группы и сильные связи с другими показателями (высокие R^2 и CV), во всех исследованных группах являются: продуктивность зеленой массы, масса ветвей и листьев, число листьев с одного растения (рис.1). К признакам с более слабой изменчивостью и сильной согласованностью с другими параметрами (низкий CV и высокий R^2) принадлежат: продолжительность периодов всходы - укосная спелость, всходы – созревание, параметры боба и семени. Согласованность и изменчивость других изученных признаков зависели от группы использования и условий культивирования. Самые стабильные и независимые от

остальных – число узлов на главном побеге и качественные характеристики зеленой массы. В зависимости от года и группы использования ряд признаков попадал то в группу характеристик со слабой изменчивостью и слабой детерминированностью (низкий CV и низкий R^2), к признакам с сильно варьирующей и слабо согласованной изменчивостью (высокий CV и низкий R^2).

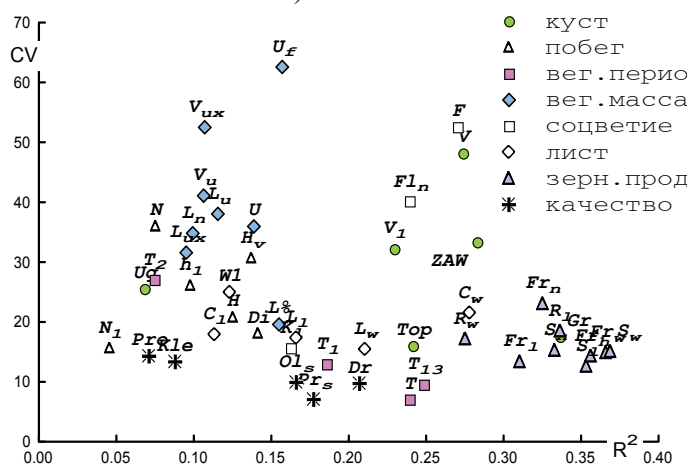


Рис.1. Изменчивость (CV) и детерминированность (R^2) морфологических, биохимических и хозяйственно ценных признаков кормовой сои.

В результате анализа изменчивости и детерминированности признаков сортов разного кормового направления была выявлена закономерность в варьировании этих параметров в разных условиях среды. При незначительном ухудшении условий произрастания происходит незначительное снижение скоррелированности всех признаков. В более жестких условиях изменяется поведение признаков генеративной и вегетативной сферы. Признаки вегетативных органов либо уменьшают, либо увеличивают показатели изменчивости (CV) и детерминированности (R^2), признаки, связанные с семенной продуктивностью, резко увеличивают коэффициенты детерминации, при этом их изменчивость может варьировать в зависимости от природы признака. Такое разделение признаков продуктивности зеленой массы и семян по степени коррелированности у сенных и зеленоукосных сортов наблюдалось при их развитии во время засухи, у силосных образцов - при вегетации в год с избыточным увлажнением в первые фазы роста, и недостаточном во второй половине лета. Разница в критических периодах у сортов разного направления использования была связана с характером ветвления в этих группах. Силосные сорта, отличающиеся небольшим количеством ветвей или их отсутствием, не подвергались в это время столь жесткому влиянию засухи. Для них самым неблагоприятным был год с затяжным периодом роста вегетативных органов (фаза до начала цветения) и недостаточным количеством влаги в период массового цветения, и образования бобов. Таким образом, не всегда продуктивность зерна и зеленой массы связаны прямой и сильной корреляцией, на взаимосвязь между этими признаками влияют как условия года, так и особенности сорта.

Для зеленоукосных сортов признаками, отражающими согласованную изменчивость (высокие CV и R^2) растений в меняющихся условиях среды являлись характеристики продуктивности зеленой массы, число ветвей и узлов на растении. У силосных образцов признаками с наиболее широким размахом изменчивости и сильными связями с другими показателями были также признаки продуктивности зеленой массы, число узлов и ветвей на растении, длина междоузлия главного стебля и характеристики соцветия. Сенные сорта отличались самой сильной изменчивостью и детерминированностью практически всех признаков.

К показателям общего состояния растения (морфогенетическим) (высокие R^2 и незначительные CV) у зеленоукосной группы относились: диаметр и высота главного стебля, длина межфазных периодов, ширина листочка, биохимический состав зеленой массы и семян, признаки семенной продуктивности. В силосной группе к этим признакам принадлежали: длина периодов вегетации, параметры листа, высота растения, признаки

биохимического состава семян и зеленой массы, семенной продуктивности. Сенные образцы имели высокие значения R^2 и небольшие CV у признаков: длина межфазных периодов, размеры боба и семени, длина и ширина листочка. Анализ показателей изменчивости и детерминированности в разных группах образцов выявил снижение значений этих показателей у более специализированных сортов.

Выводы

В результате проведенных исследований было выявлено, что максимальное разнообразие образцов кормовой сои выражено по характеристикам зеленой массы, интенсивности ветвления, размерам соцветия; именно эти признаки наиболее сильно скоррелированы. Слабее всего выражена дифференциация образцов по качественным признакам зеленой массы (содержание белка, клетчатки), размерам листочка, боба и семени, общей длине вегетационного периода; согласованность изменчивости этих показателей также минимальна.

В годы с разными погодными условиями и в группах образцов разного направления использования размах варьирования и степень скоррелированности (детерминированности) исследованных признаков значительно изменяются, причем степень и направление этих изменений определяется условиями роста и спецификой реакции образцов.

Литература

1. *Ермаков А.И.* Методы биохимического исследования растений. – Ленинград.- 1987. - 430 с.
2. *Корсаков Н.И., Адамова О.П., Буданова В.И.* и др. Методические указания по изучению коллекции зерновых бобовых культур. - Ленинград: ВИР.- 1975. - 59 с.
3. *Ростова Н.С.* Структура и изменчивость корреляций морфологических признаков цветковых растений. // Автореф. дис на соиск. степ. д-ра биол. наук. - Санкт-Петербург.- 2000.- 39 с.
4. *Ростова Н.С.* Корреляции: структура и изменчивость. // Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей. - Санкт-Петербург.-2002.- Сер.1., т. 94- 307с.
5. *Щелко Л., Седова Т., Корнейчук В.* и др. Международный классификатор СЭФ рода *Glycine Willd.* - Ленинград: ВИР.- 1990. - 46 с.

Резюме

Проведено исследование межсортовой изменчивости и детерминированности кормовой сои разных направлений использования (зелено-укосного, сеного, силосного) по комплексу морфологических, биохимических и хозяйственно ценных признаков. Установлено, что размах варьирования и степень скоррелированности (детерминированности) исследованных признаков значительно изменяются, причем степень и направление этих изменений определяется условиями роста и спецификой реакции образцов разных групп.

Intercultivar variation and degrees of determination have been studied in soybeans of different application type (for green forage, hay, or silage) for a complex of morphological, biochemical and economically important traits. It has been established that the range of variation and degree of correlation (determinancy- R^2) of the studied traits change significantly, the degree and direction of these changes being determined by growth conditions and specificity of response of accessions from different groups.

РОСТОВА Н.С.

*Санкт-Петербургский Государственный университет,
Россия, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9 биолого-почвенный ф-т,
e-mail: ns-rostova@yandex.ru*

КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ: ПРИМЕНИМОСТЬ И ПЕРСПЕКТИВЫ В

ИССЛЕДОВАНИЯХ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Проблема исследования и оценки мирового разнообразия культурных растений несмотря на многолетнюю работу в этом направлении до сих пор является важной и актуальной: хорошей иллюстрацией такого положения являются материалы II Вавиловской международной конференции (Генетические ресурсы... 2007). Существенное значение в связи с этим приобретают методы анализа получаемых данных, их осмысленное и корректное применение.

Применяемые в рассматриваемой области методы обработки результатов условно можно разделить на две большие группы: классический статистический и многомерный («разведочный») анализ. В первом случае исследователи оценивают степень надежности обнаруженных различий между изучаемыми формами (образцами, сортами, линиями) по каждому отдельному признаку. Во втором – на основании согласованной изменчивости многих признаков получается определенное упорядоченное распределение всех изучаемых объектов (их ординация) по комплексу характеристик,

Преимущества многомерного анализа: а) замена большого числа более или менее формальных традиционно измеряемых признаков на несколько комплексных независимых характеристик, отражающих наиболее существенные особенности изучаемых объектов (Ростова, 1980, 1988; Ростова, Аристархова и др., 1985; Ростова, Пороховинова и др., 2002), б) более высокая устойчивость комплексных характеристик (за счет нивелирования ошибок измерения и других случайных погрешностей), в) выявление «скрытых» корреляций при анализе (Гладышева и др. 1976, 1977).

Наиболее часто используемый метод многомерной ординации - метод главных компонент (РСА= Principal Component Analysis) опирается на анализ корреляционной матрицы. Соответственно, отношения между структурой исходных данных и особенностями вычисляемых по этим данным матриц заслуживают специального внимания.

В прикладных исследованиях анализ и интерпретация корреляционной матрицы часто ошибочно сводится к оценке составляющих ее коэффициентов методами, предназначенными не для полной матрицы, а только для отдельных независимых коэффициентов. Сравнение нескольких таких матриц также обычно ограничивается перечислением отдельных «стабильно проявляющихся» или «изменяющихся» связей. Применение метода корреляционных плеяд (Терентьев, 1959, 1960) позволяет более содержательно описать структуру связей в отдельной матрице, но не помогает в тех случаях, когда таких матриц несколько. Простой метод попарного сравнения матриц корреляций по структуре РС1 был предложен В.Н.Андреевым (Андреев, Решетников, 1978).

Комплекс эвристических методов сравнительного анализа структуры и уровня корреляций для множества матриц (Ростова, 1980, 1985, 1988, 2002) основанный на принципах многомерного анализа и отдельной оценке сходства по уровню связей и их структуре позволяет не только определить степень их сходства, но и объективно разделить относительно стабильные и более изменчивые характеристики. Использование этого подхода при сравнении корреляционных матриц у различных объектов (виды и формы из 17 родов растений, некоторые зоологические объекты), а также в природных популяциях и в экспериментальных условиях выявило значительные изменения системы взаимосвязей, что доказывает его применимость для поставленных целей исследования. Интересно отметить, что изменения системы связей между клиническими характеристиками была обнаружена в некоторых наших (совместных с медиками), а также - в независимо выполненных медиками в сотрудничестве с математиками исследованиях (Евстафьев и др., 2000; Горбань и др., 1996-2007), что позволяет предполагать значимость этих характеристик для диагностики течения различных заболеваний

Прежде всего обнаружено (Анащенко, Ростова, 1991; Коваль, Ростова, 1986; Ростова, 1986; Ростова, Анащенко и др., 1985; Ростова, Брач, 1989; Ростова, Бурляева, 2007; Ростова Седловский, 1986, 1991) что вся система корреляций между признаками закономерно

перестраивается под влиянием внешних воздействий и при генотипических изменениях. Масштабы выявленных различий в матрицах корреляции тем больше, чем сильнее воздействие и различия между объектами, что позволяет считать их отражением не случайных отклонений, а реальных изменений. Закономерность и определенная направленность изменения взаимосвязей выявляется лишь при сопоставлении полных корреляционных матриц или их частей (внутри- и межплеядные связи, связи отдельных признаков), что доказывает системный характер этих изменений. Анализ относительной изменчивости (CV) и детерминированности (интегрированности - R^2_{ch}) отдельных признаков позволил разделить их на группы, различающиеся по роли экзо- и эндогенных факторов в их варьировании. Анализ изменчивости отдельных коэффициентов корреляции не обнаружил определенной зависимости между силой связи и ее стабильностью.

Значительные различия обнаружены между корреляциями в индивидуальной и межгрупповой, индивидуальной и метамерной изменчивости морфологических признаков, на разных этапах онтогенеза, в изменчивости дефинитивных значений признаков и в динамике, по реакции на внешние воздействия. Связи в межгрупповой, метамерной и динамической изменчивости в большинстве случаев сильнее, чем в индивидуальной изменчивости дефинитивных значений. Различия по структуре связей в разных видах и уровнях изменчивости выражены сильнее, чем между индивидуальной изменчивостью в разных условиях и у форм разной степени родства.

Ухудшение условий среды и снижение адаптированности в большинстве случаев вызывает общее повышение силы связей. Различия по структуре связей соответствуют более значительным воздействиям, приближающимся к экстремальным, и/или - более значительным изменениям генотипа.

Изменения структуры связей отдельных признаков тем сильнее, чем ниже их детерминированность. Наиболее стабильна структура связей признаков, образующих "ядра" основных корреляционных плеяд (эколого-биологические и биологические индикаторы); корреляции между ними могут значительно варьировать по силе, но состав плеяд при этом остается постоянным. Высокая изменчивость структуры связей характерна для признаков - "сателлитов" основных плеяд.

Особую роль играют признаки, характеризующиеся высоким уровнем связей с остальными и значительной изменчивостью структуры этих связей. Это показатели, имеющие высокое адаптивное значение и, как следствие - пластичную систему зависимостей (множественное обеспечение надежной реализации). В большинстве случаев такие признаки имеют сильные связи не с одной, а с двумя - тремя корреляционными плеядами.

Сравнение матриц корреляции у объектов разной степени родства показало общее соответствие между степенью сходства самих объектов и структурой связей исследованных признаков, но аналогичного параллелизма по связям отдельных признаков не обнаружено. Выявленные различия системы корреляций сильнее проявляются в сравнительно благоприятных условиях среды. Повышение "жесткости" системы, вызванное ухудшением условий, нивелирует специфику структуры связей у разных объектов.

Различия системы корреляций у разных объектов (сортов и их групп, форм, таксонов) выражаются также в степени пластичности ее структуры. Более высокая пластичность структуры связей характерна для эврибионтных форм и является дополнительным механизмом адаптации к существованию в разнообразных и/или меняющихся условиях среды. Специализированные группы, сформировавшиеся в результате жесткого отбора (в том числе - сорта культурных растений новейшей селекции), отличаются снижением или утратой этой пластичности.

В практическом применении анализа корреляционных матриц и основанного на этих матрицах анализа главных компонент наиболее содержательные результаты можно получить при разделении разных видов и уровней изменчивости. Например, даже при небольшом объеме выборки характеристика корреляций в индивидуальной изменчивости возможна на основе объединенной матрицы, вычисляемой по центрированным (в пределах каждого образца

(выборки) значениям.⁹ Межгрупповая изменчивость и корреляции определяются при использовании средних значений признаков, вычисленных для каждой группы (варианта). Такие относительно простые операции дают гораздо более содержательные результаты, чем некоторые специально разработанные методы; такие, как «иерархический» компонентный анализ и СРСА (= Common Principal Component Analysis; Flury, 1984, 1988). Следует отметить, что в некоторых случаях при использовании обычного РСА вектор «межгрупповой изменчивости» выделяется в виде первой компоненты, но это происходит далеко не всегда, а получение соответствующих корреляционных матриц требует дополнительных вычислений.

«Ресамплинговая» оценка структуры получаемых в ходе анализа и сравниваемых корреляционных матриц возможна с использованием «перестановочного теста» Мантеля (permutation test; Mantel, 1967), который позволяет также определить степень сходства не только между разными матрицами по их структуре, но и вероятность их отличия от «случайной матрицы» (Sokal, Rohlf, 1995: p.813-818).

Литература

1. Анащенко А.В., Ростова Н.С. Корреляционный и факторный анализ морфологических и хозяйственных признаков рапса.// Сельскохозяйственная биология – 1991 - № 4 - с.129-135..
2. Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Анализ фенетической изменчивости географически отдаленных популяций одного вида// Математические методы в экологии и географии – Владивосток – 1978 – с.98-110.
3. Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке// Санкт-Петербург – 2007 – 694с.
4. Гладышева Н.М., Ростова Н.С., Смирнов В.Г. Изучение корреляций между морфологическими признаками диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи и их устойчивостью к полеганию. // Вестн.ЛГУ – 1976 – № 21 - с.146-154.
5. Гладышева Н.М., Ростова Н.С., Смирнов В.Г. Анализ системы корреляций между морфологическими признаками диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи и их устойчивостью к полеганию// Цитология и генетика – 1977 - № 2 - с. 145-149.
6. Евстафьев В.В., Левин М.Я., Самцов А.В., Солнцев В.Н. Иммунный статус псориаза: системный анализ. Смоленск – 2000 - 148 с
7. Горбань А.Н. и др. 1996-2007 (на сайте <http://adaptometry.narod.ru/>)
8. Коваль С.Ф., Ростова Н.С. Структура корреляций элементов продуктивности у низкорослых изогенных линий Новосибирской-67// Сельскохозяйственная биология – 1986 - № 8 - с.61-67.
9. Ростова Н.С. Корреляционный анализ (корреляционные плеяды; метод главных компонент) и проблема системности биологических объектов// Докл.Моск.общества испытателей природы за II полугодие 1978 года, М, Наука – 1980 - с.79-82.
10. Ростова Н.С. Сравнительный анализ корреляционных структур// В сб.: Исследование биол.систем математическими методами (Тр.БиНИИ ЛГУ – 1985 - в.37 - с.37-54.
11. Ростова Н.С. Изменчивость корреляций у культурного подсолнечника. 1. Декоративная форма.// Вестн.ЛГУ – 1986 - в.2 - № 4 - 44-57.
12. Ростова Н.С. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях// В сб.: Экология популяций – М - 1988 - с.66-68.
13. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость// СПб – 2002 - 307 с
14. Ростова Н.С. Корреляции в макро- и микроэволюции// Материалы конф. «Современные проблемы биологической эволюции» - 2007 - С. 286-288.
15. Ростова Н.С., Анащенко А.В., Рожкова В.А. Сравнительный анализ корреляций признаков продуктивности у гибридов подсолнечника.// Сельхоз.биология – 1985 - № 12 - с.64-72.
16. Ростова Н.С., Аристархова М.Л., Курцева А.Ф. Изучение изменчивости морфологических и хозяйственных признаков проса методом факторного анализа//

⁹ Компьютерное получение таких матриц (pooled) возможно, например, в пакете STATISTICA for Windows.

- Научно-техн.бюлл. ВИР – 1985 - N 150 - с.53-57.
17. *Ростова Н.С., Брач Н.Б.* Генотипические и экологические корреляции некоторых признаков льна-долгунца// Тр. по прикл.ботанике, генетике и селекции – 1989 - т.125 - с.56-64.
 18. *Ростова Н.С., Бурляева М.О.* Изменчивость структуры корреляций морфологических и хозяйственных признаков у сои разных направлений кормового использования //Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Материалы II международной конференции. СПб. 26-30 ноября 2007 - С.342-344.
 19. *Ростова Н.С., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б.* Изучение хозяйственно ценных признаков линий генетической коллекции льна. Сообщение I. Корреляции и их изменчивость// Научно-информ. Бюлл. ВИР им. Н.И.Вавилова – 2002 - Вып. 241 - с. 37-43.
 20. *Ростова Н.С., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б.* Изучение хозяйственно ценных признаков линий генетической коллекции льна. Сообщение II. Комплексная оценка линий// Научно-информ. Бюлл. ВИР им. Н.И.Вавилова – 2002 - вып. 241 - с. 44-50.
 21. *Ростова Н.С., Седловский А.И.* Взаимосвязи элементов продуктивности у разных сортов риса в зависимости от условий выращивания// Сельскохозяйственная биология .- 1986 - № 7 - с.13-20.
 22. *Ростова Н.С., Седловский А.И.* Изменчивость взаимосвязей компонентов продуктивности разных сортов риса после обработки мутагенами// Сельскохозяйственная биология – 1991 - № 3 - с.100-107.
 23. *Терентьев П.В.* Метод корреляционных плеяд// Вестн. Ленингр. Ун-та, 1959 - №9 – с.137-141,
 24. *Терентьев П.В.* Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд// Применение математических методов в биологии – Л – 1960 – с.27-36,
 25. *Flury B.N.* Common Principal Components in “k” groups// J. Amer. Stat. Assoc. – 1984 - v.84 – pp. 892-898.
 26. *Flury B.N.* Common Principal Components and related multivariate models. 1988 – NY – 258 pp.
 27. *Mantel N.* The detection of disease clustering and a generalized regression approach// Cancer Res. -1967 - v.27 - P. 209-220.
 28. *Sokal R., Rolf F.* Biometry. 1995 - N-Y – (3 ed.) - 888 pp

Резюме

Описаны результаты применения эвристических приемов сравнения матриц корреляции по структуре и силе связей (в исследованиях генетических ресурсов в естественных и экспериментальных условиях). Метод позволяет оценить степень изменчивости связей по множеству матриц, а также для отдельных признаков.

Results of heuristic comparisons of correlation matrices measuring differences in structure and strength of correlations are presented (in studies of genetic resources from natural and experimental conditions). Method allows one to estimate amount of variation in correlations for a set of complete matrices, as well as for characters.

СТРАШНЮК В.Ю., ТАГЛИНА О.В., ГОРЕНСКАЯ О.В., ШАКИНА Л.А.

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина,
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы, 4, e-mail: strashnyuk@univer.kharkov.ua*

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛИТЕННЫХ ХРОМОСОМ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ПРИ ГЕТЕРОЗИСЕ

Разработка теоретических основ гетерозиса имеет важное значение в связи с широким практическим применением этого явления. Удобным модельным объектом для этого является

плодовая мушка – дрозофила, и в особенности большой интерес представляют исследования политенных хромосом, являющихся модификацией активно функционирующих интерфазных хромосом. На этом объекте удастся исследовать основные проявления функциональной активности ядерного генома, такие как синтез ДНК и РНК, что отражается, соответственно, в степени умножения генома и пуфовой активности. Наряду с этим исследования политенных хромосом дают возможность изучить некоторые вопросы, связанные с пространственной организацией генома в клеточном ядре, что, по современным представлениям, является существенным в выполнении его генетических функций.

Целью данной работы было исследовать особенности структуры и функции политенных хромосом у инбредных линий и гибридов дрозофилы, важные для понимания механизмов гетерозиса.

Материалы и методы

Исследования проведены на инбредных, селективируемых линиях и межлинейных гибридах *F₁ Drosophila melanogaster* Meig. Политенные хромосомы исследовали на давленных ацетоорсеиновых препаратах слюнных желез [1].

Результаты и обсуждение

В предшествующих исследованиях показано увеличение частоты спонтанного асинапсиса у межлинейных гибридов дрозофилы по сравнению с инбредными родительскими линиями [2, 3]. Гибриды *F₁* отличаются более быстрой активацией пуфов теплового стресса в условиях *in vivo* и экдизонстимулируемых пуфов при действии экдистерона *in vitro* [4, 5]. . Нами установлено также превосходство гетерозисных гибридов над инбредными линиями по степени политении хромосом [6], что характеризует репликативную функцию хромосом. Приведенные результаты свидетельствуют не только об общем увеличении уровня экспрессии генов, но также характеризуют особенности регуляции генной активности у гетерозисных гибридов.

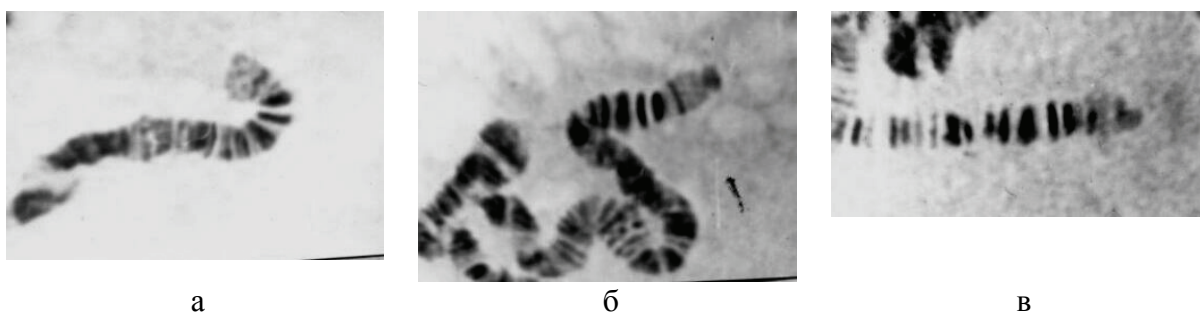


Рис. 1. Различия в морфологии теломерных концов хромосомы 2L у линий и гибридов дрозофилы: а – гомозиготное состояние «коротких» недореплицированных концов теломер в линии HA; б - гомозиготное состояние «длинных» концов теломер в линии VA; в – гетерозиготное состояние теломер у гибридов *F₁* HA × VA

Наряду с приведенными данными мы наблюдали влияние генотипа на некоторые структурные характеристики хромосом. Показаны отличия в морфологии теломерных концов хромосомы 2L у селективируемых инбредных линий HA (низкоактивная) и VA (высокоактивная) селекции Л.З. Кайданова [7]. Линия HA характеризуется недорепликацией нескольких концевых дисков. У гибридов морфология теломеры отличается от исходных линий, у них сохраняются терминальные диски гомолога, происходящего от линии VA, и остается недореплицированным теломерный конец хромосомы от линии HA. В результате мы наблюдаем промежуточный фенотип (рис. 1).

Как уже было сказано, гибридизация влияет на частоту спонтанного асинапсиса гомологов. Показано, что терминальные точки асинапсиса соотносятся с гетерохроматиновыми районами, которые, как известно, отличаются высоким полиморфизмом [8]. Характер взаимодействия гомологичных хромосом определенным

образом влияет на генную активность. На рис. 2 приведены примеры гетерозиготности по пуфам на участках асиапсиса у межлинейных гибридов дрозофилы.



Рис. 2. Гетерозиготность по пуфам в районах асиапсиса политенных хромосом: а – межлинейный пуф 25AC (гибрид F_1 ВА × НА); б – поздний экдизоновый пуф 71CE (гибрид F_1 Or-R × C-S)

Размеры пуфов отличаются на асиаптирующих участках гомологичных хромосом, происходящих от разных родителей. Существует достаточно много таких примеров, они также характерны для межвидовых гибридов, у которых наряду со спонтанным часто встречается регулярный асиапсис [9]. В литературе обсуждаются различные причины этих явлений. Среди них возможны мутации регуляторных последовательностей, разное время активации локусов гомологичных хромосом. Эшбернер указывает на влияние наличия или отсутствия физического контакта гомологов на генную активность. В условиях асиапсиса, по его мнению, возможна коррекция повреждений, приводящая к восстановлению генной активности, что отражается на морфологии пуфов [10]. В настоящее время доказана возможность восстановления нормального фенотипа в результате взаимодействия поразному поврежденных генов, находящихся в гомологичных хромосомах при условии их физического спаривания. Это явление получило название трансвекции [11]. Наряду с гомологичным возможно также негомологичное, или эктопическое спаривание хромосом. В работе [12] показана зависимость спонтанного асиапсиса теломерных районов от неспецифических межтеломерных ассоциаций хромосом. Показано уменьшение частоты межтеломерных эктопических конъюгаций у гибридов по сравнению с лучшей из родительских линий, чему сопутствует увеличение частоты расхождений теломер гомологов. Наши новые данные касаются зависимости асиапсиса гомологов от внутривидового эктопического контакта [13]. Мы обнаружили наличие эктопической конъюгации между районными 100F и 92 EF в хромосоме 3R в линии *Oregon-R* (Or) со 100-процентной частотой, и его отсутствие в линии *Canton-S* (C-S) (рис. 3). У гибрида F_1 C-S × Or и Or × C-S частота эктопического спаривания составляла, соответственно 60,00 и 77,78 %, что отличает гибриды от обеих родительских линий. В то же время показано влияние генотипа и наличия эктопического контакта на частоту асиапсиса в исследуемом участке хромосомы 3R: в линии C-S он встречался с частотой 1,67 %, в линии Or – 21,65 %, а у гибридов – 68,12 %.



Рис. 3. Эктопическая конъюгация и асиапсис гомологов в хромосоме 3R: а – эктопическая конъюгация между районами 100F и 92 EF; б- нарушение асиапсиса при эктопической конъюгации между районами 100F и 92 EF; в – нарушение асиапсиса в отсутствие эктопической конъюгации между районами 100F и 92 EF

Приведенные в настоящем исследовании данные свидетельствуют о том, что в механизмах гетерозиса существенную роль могут играть некодирующие последовательности, в частности, относящиеся к областям гетерохроматина. Именно гетерохроматиновые районы, как правило, транскрипционно неактивные, обуславливают упорядоченность пространственной организации клеточного ядра, обеспечивая связь хромосом с внутренней ядерной мембраной, эктопические контакты хромосом, локальные изменения гомологии, обуславливающие явление асинапсиса. Гетерозиготность по этим районам, как показывают приведенные данные, может существенным образом влиять на пространственную организацию клеточного ядра. В свою очередь, указанные факторы являются весьма существенными в обеспечении взаимодействия функционально связанных локусов, включая взаимодействие генов с регуляторными последовательностями. Эктопические контакты, кроме того, могут участвовать в формировании жизнеспособных перестроек хромосом, через них могут также осуществляться транспозиции мобильных генетических элементов, что служит дополнительным источником генетической изменчивости.

Необходимость учитывать интегральные свойства ядерного генома при объяснении механизмов гетерозиса неоднократно подчеркивал в своих работах В.Г. Шахбазов [14]. На возможную роль гетерохроматиновых районов в эффекте гетерозиса указывала А.А. Прокофьева-Бельговская в связи с теорией гетероцикличности клеточного ядра [8].

Выводы. В работе приведены данные, свидетельствующие о том, что механизмы гетерозиса определенным образом связаны со структурными особенностями хромосом гибридов, имеющих отношение к их пространственной организации и способных влиять на проявление генетических функций клеточного ядра.

Литература

1. Полужктова Е.В., Евгеньев М.Б. Техника приготовления препаратов политенных хромосом // Методы биологии развития – М.: Наука, 1974. – С. 517–519.
2. Ланга Г.Е., Шахбазов В.Г. Нарушение конъюгации политенных хромосом инбредных линий и межлинейных гибридов *Drosophila melanogaster* // Генетика.- 1976.- Т. 12, № 2.- С. 121-125.
3. Таглина О.В. Изучение спонтанного асинапсиса политенных хромосом слюнных желез *Drosophila melanogaster* у высокоинбредных линий, комбинированных линий и их гибридов // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна: Серія біологія.- 2006.- № 729.- С. 136 – 140.
4. Шахбазов В.Г., Таглина О.В. Особенности динамики пухов теплового шока у высокоинбредных линий и гетерозисных гибридов *Drosophila melanogaster* // Генетика.- 1990.- Т. 26, № 1.- С. 43-47.
5. Страшнюк В.Ю., Таглина О.В., Шахбазов В.Г. Экдизонзависимые изменения активности пухов онтогенеза в слюнных железах дрозофилы, культивируемых *in vitro*, в связи с эффектом гетерозиса и отбором по адаптивно важным признакам // Генетика. - 1991. - Т. 27, № 9. - С. 1512-1518.
6. Страшнюк В.Ю., Ненейвода С.Н., Шахбазов В.Г. Цитоморфометрическое исследование политенных хромосом *Drosophila melanogaster* Meig. в связи с эффектом гетерозиса, отбором по адаптивно важным признакам и полом Генетика. - 1995. - Т. 31, № 1. - С. 24-29.
7. Кайданов Л.З., Мыльников СВ., Галкин А.П., Иовлева О.В., Кузнецова О.В., Зимица Н.В. Генетические эффекты дестабилизирующего отбора при селекции по адаптивно важным признакам в линиях НА *Drosophila melanogaster* II Генетика. - 1997. - Т. 33, №8. - С. 1102-1109.
8. Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом.- М. : Наука, 1986.- 432 с.
9. Жимулев И.Ф. Хромомерная организация политенных хромосом.- Новосибирск: ВО Наука. Сибирская издательская фирма, 1994.- 565 с.

10. Эшбернер М. Генетический и гормональный контроль пуфинга политенных хромосом *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. - 1974. - Т. 5, №2.-С. 107-121.
11. Гвоздев В.А. Пространственное расположение хромосом в клеточном ядре определяет активность генов // Соросовский образовательный журнал.- 2000.- Т. 7, № 2.- С. 4- 10.
12. Ланга Г.Е., Шахбазов В.Г. Анализ специфичности эктопической конъюгации теломерных концов политенных хромосом *Drosophila melanogaster* // Генетика.-1986.- Т. 22, № 5.- С. 121 – 125.
13. Шакина Л.А., Страшнюк В.Ю., Шахбазов В.Г. Особенности гомологичного и негомологичного спаривания политенных хромосом у инбредных линий и гибридов дрозофилы // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна: Серія біологія.- 2005.- № 709.- С. 105-110.
14. Природа, проявления и прогнозирование гетерозиса.- Киев.: Накова думка, 1992.- с.

Резюме

В работе приведены данные о структурных особенностях политенных хромосом у межлинейных гибридов дрозофилы, имеющих отношение к их пространственной организации и способных влиять на проявление генетических функций клеточного ядра.

У роботі приведені дані про структурні особливості політенних хромосом у міжлінійних гібридів дрозофіли, що мають відношення до їх просторової організації і здатні впливати на прояв генетичних функцій клітинного ядра.

Data presented shows the structural peculiarities of polytene chromosomes of drosophila interlinear hybrids, which relates with its space organization and can influence on the genetic function of cell nucleus.

ТЕРНОВСЬКА Т.К.

Національний університет «Києво-Могилянська Академія МОН України,
Україна, 04070, Київ, вул. Г. Сковороди, 2, e-mail: tern@ukma.kiev.ua

ПРОБЛЕМА СПОТВОРЕННЯ РОЗЩЕПЛЕННЯ У ГЕНЕТИЧНОМУ АНАЛІЗІ РОСЛИННОГО МАТЕРІАЛУ З ВКЛЮЧЕННЯМИ ЧУЖИННОГО ХРОМАТИНУ

Встановлення генетичного контролю ознаки завжди починається з встановлення кількості генів, які беруть участь у її контролі. Воно базується на встановленні величини n , яка вказує ступінь поліному $(1:2:1)^n$, що кладеться у основу розрахунку теоретичних співвідношень розщеплення. Сьогодні, коли генетичний аналіз бажано завершувати на рівні встановлення нуклеотидних послідовностей гена, який контролює ознаку, що вивчається, особливо велике наше прагнення мати справу тільки з моногенними розбіжностями, адже в іншому разі ускладнюється процес генетичного маркерування цільового гену та його молекулярної ідентифікації. Ми прагнемо привернути увагу дослідників до фактів спотворення картини розщеплення проти очікуваної на основі моногенних розбіжностей через наявність у геномах компонентів схрещувань чужинного хроматину. Саме цим характеризуються всі інтрогресивні лінії пшениці, які достатньо широко залучаються у процес гібридологічного аналізу. Причому нічого нового немає в тих чинниках, які сприяють формуванню розходжень між емпіричними співвідношеннями фенотипних класів та теоретично очікуваними. Це відхилення у частках формування гамет двох сортів моногетерозиготою від співвідношення 0,5:0,5, різниця у життєздатності гамет з різною кількістю хромосом та різниця у життєздатності зигот на різних стадіях онтогенетичного розвитку, коли оцінювалась ознака, яка вивчається. При використанні для генетичного аналізу інтрогресивних ліній м'якої пшениці, стійких до борошністої роси і тому надзвичайно привабливих для генетичного аналізу, нами було показано експериментально, як легко можна зробити помилку в інтерпретації результатів генетичного аналізу щодо

кількості генів, які беруть участь у розщепленні, якщо не враховувати показники цитологічної стабільності самих ліній та особливо гібридів F₁ від їх схрещування одна з однією чи з нативним генотипом пшениці.

Матеріал та методика

Матеріалом для дослідження слугували: остисті інтрогресивні лінії *Triticum aestivum/Aegilops sharonensis*, що є похідними геномно-заміщеної форми Аврозис (AABBS^{1S}), їх гібриди одна з однією; інтрогресивні лінії того ж походження, стійкі до борошнистої роси, та їх гібриди одна з однією та з сортами озимої м'якої пшениці Аврора (AABBDD), Ніконія, Одеська 267, Тіра, сприйнятливі до борошнистої роси у різному ступені. Оцінку стійкості проводили за 9-бальною шкалою. Статистичну обробку результатів виконували згідно загальноприйнятих методів.

Результати та обговорення

Сорт Аврора безостий, має домінуючий інгібітор *B1* (5AL). За нашими попередніми даними, у хромосомі 6D можлива наявність промотора остеподібних відростків *b_n*, гіпостатичного до *B1*. Колос *Ae. sharonensis* має слабо розвинені ості. Через гомеологію хромосом у представників *Triticinae*, можна припустити розташування промотора остистості *awn^P* у хромосомі 6S¹. Появу у інтрогресивних лініях рецесивної ознаки можна пояснити втратою гена *B1* через перебудову хромосом під час створення ліній. Всі чотири з наведених у таблиці остистих ліній мають у мітотичних пластинках телоцентричну хромосому. Така наочна перебудова хромосом дає змогу припустити генотип для остистих ліній *del del b_nb_n awn^Pawn^P*, де *del* є делеція плеча 5AL з геном *B1*. Від схрещування остистих ліній одна з однією очікували відсутність розщеплення. Проте у F₂ від 5 комбінацій схрещування серед 693 рослин було 10 з остеподібними відростками. Вивчення цитологічної стабільності ліній показало, що кількість хромосом у корінцях паростків для всіх ліній коливається від 40 до 43. Зважаючи на результати багаторічного дослідження цього рослинного матеріалу можна стверджувати, що певна цитологічна нестабільність ліній *T. aestivum/Ae. sharonensis* є їх перманентною особливістю. У схрещування залучалися рослини без попередньої перевірки їх числа хромосом. Моносоміки та трисоміки у пшениці життєздатні та фертильні. За результатами вивчення цитологічної стабільності інтрогресивних ліній та картини хромосомних конфігурацій у M1 мейоза МКП слід вважати, що поява рослин з неочікуваним фенотипом є проявом спотворення розщеплення проти теоретично очікуваного через цитологічну нестабільність компонентів схрещування.

Таблиця 1.

Характеристика остистих ліній та розщеплення серед гібридів F₂

Комбінація схрещування	Максимальна асоціація хромосом у M1 МПК	Відомості про наявність інтрогресій		Обсяги фенотипних класів у F ₂	
		1-й компонент схрещування	2-й компонент схрещування	Остисті	Остеподібні відростки
932 x 834	20 ¹¹³ + 1 ^{110(t)} + 0 ¹	7S ¹	7S ¹	102	0
932 x 835	19 ¹¹³ + 1 ^{110(t)} + 2 ¹	7S ¹	–	171	4
1076 x 1077	18 ¹¹³ + 2 ^{110(1t)} + 1 ¹	7S ¹	–	216	6
1076 x 1079	18 ¹¹³ + 1 ¹¹⁰ + 4 ^{1t}	7S ¹	–	38	0
1077 x 1079	20 ¹¹³ + 1 ^{110(t)} + 0 ¹	–	–	136	0

Схрещування стійких інтрогресивних ліній з сортами Ніконія, Одеська 267 та Тіра підтвердило домінуючу природу гену стійкості, переданого до інтрогресивних ліній від егілопса Шарона у складі хромосоми 3S¹ чи її транслокації, що раніше нами було показано на гібридах між лініями та сортом Аврора [1]. Результати розщеплення у поколінні F₂ (табл. 2) показують нестачу чутливих рослин, якщо прийняти за нульову гіпотезу про моногенний контроль ознаки. Крім того, при схрещуванні стійких ліній у F₂ постійно вищеплюються

сприйнятливі форми, що також підтверджує припущення про участь у контролі ознаки не одного гена.

Таблиця 2.

Результати оцінки популяцій F₂ від схрещування стійких інтрогресивних ліній з сортами м'якої пшениці та одна з однією за ознакою стійкості до борошнистої роси

Комбінація схрещування	Кількість рослин		Комбінація схрещування	Кількість рослин	
	Стійких (9б.)	Чутливих		Стійких (9б.)	Чутливих
834 x Ніконія	64	3	933 x Аврора	147	12
791 x Ніконія	89	8	932 x 933	64	0
791 x Тіра	123	16	791 x 932	113	2
835 x Од.267	47	0	834 x 932	118	0
933 x Од.267	54	2	834 x 1077	87	0

Лінії 834, 835, 932 та 933 вивчено щодо асоціації хромосом у M1 МПК гібридів F₁ з Авророю, всі гібриди мають пару обов'язкових унівалентів та відкриті біваленти. Отже, лінії мають одну пару чужинних та транслокованих хромосом. Судячи з результатів вивчення мейозу у гібридів вказаних ліній одна з однією, вони не відрізняються за структурою геному, отже дані розщеплення можна об'єднати. Для гібридів з м'якою пшеницею гіпотези про моногенний контроль не пройшла ($\chi=120,56$). Гібрид з лінією 791 має чотири уніваленти з сортом Аврора та зі всіма іншими лініями. Ген стійкості розташований у цілій чужинній хромосомі, яка не створює бівалент з хромосомою пшениці у гібридних рослинах, або у транслокації на пшеничну хромосому. Е. Сірсом було показано, що для пшеничного унівалента імовірність відійти до полюсу складає 0,25, а бути втраченим у цитоплазмі – 0,75. При однаковій життєздатності всіх гамет частина чутливих рослин складе 0,563 (табл.3), тобто частка буде ще більша за одну з чотирьох. Якщо припустити, що серед чоловічих гамет функціонують тільки 21-хромосомні, частка рослин без опушення скоротиться до 0,375, але все ж залишиться занадто високою. Якщо це припущення розповсюдити також і на жіночі гамети, ми отримаємо 0,25 рослин без опушення, тобто ту четверту частину, невідповідність якої даним оцінювання вже було показано.

При роботі з інтрогресивними лініями та їх гібридами кидається в очі неповна озерненість колосів. Всі лінії походять від гібрида AABBD^{S1}, який містив хромосому S¹, відому своїм сильним гаметоцидним ефектом. За нашими даними, лінії 834, 835, 932, 933 та 1077 позбавлені цієї хромосоми, проте завжди, з року в рік, характеризуються низькою фертильністю. Лінія 791 має хромосому 4S¹. Порівняння показників цитологічної стабільності ліній та гібридів F₁, озерненості колосся від реципрокних гібридів дає всі підстави зробити висновок про диференційну життєздатність гамет та зигот з різними хромосомними конституціями. За нашими даними, зниженою життєздатністю характеризуються гамети та зиготи, які не містять чужинних хромосом. Це розглядається нами як післядія гаметоцидної хромосоми, яка була присутня у ініціюючому гібриді. За даними оцінки розщеплення у гібридних нащадків з застосуванням молекулярно-генетичного маркера з кодомінантним типом успадкування було встановлено, що життєздатність зигот, що не містять жодної чужинної хромосоми складає V = 0,1. Якщо врахувати параметр життєздатності зигот з його експериментальною оцінкою 0,1, від схрещування ліній з однією заміщеною хромосомою та сортами м'якої пшениці очікуваний розподіл рослин у клас стійких та чутливих у F₂ складає 12 та 318, а спостерігали 18 та 312 (табл. 2), $\chi^2=0,87$, розраховано з поправкою Єйтса.

Таблиця 3.

Частоти гамет та зигот серед нащадків гібрида 3D3S¹ за умов участі у заплідненні різних типів гамет

Типи гамет та їх частоти материнського компоненту	Типи гамет та їх частоти батьківського компоненту схрещування
---	---

схрещування	3D 0,19	3S ¹ 0,19	3D3S ¹ 0,06	00 0,56
3D 0,19	0,0361	0,0361	0,0114	0,1064
3S ¹ 0,19	0,0361	0,0361	0,0114	0,1064
3D3S ¹ 0,06	0,0114	0,0114	0,0036	0,0336
00 0,56	0,1064	0,1064	0,0336	0,3136
0,5625 чутливі, 0,4375 стійкі				
	3D 0,50	3S ¹ 0,50		
3D 0,19	0,095	0,095		
3S ¹ 0,19	0,095	0,095		
3D3S ¹ 0,06	0,030	0,030		
00 0,56	0,280	0,280		
0,375 чутливі, 0,625 стійкі				

Наслідок цитологічної нестабільності гібридів має також виявитися при схрещуванні інтрогресивних стійких ліній одна з однією, якщо вони мають різну хромосомну структуру. Дійсно, серед трьох комбінацій схрещування (тїбл. 2) тільки в одному випадку гібриди F₁ мали у M1 чотири уніваленти і саме в цьому випадку серед нащадків F₂ вищипилося 2 чутливі рослини. Наше дослідження свідчить, що це є наслідок втрати унівалента у мейозі та формування анеуплоїдних рослин, які не несуть ген стійкості у складі чужинного хроматину і тому є чутливими. Тому розрахунки часток різних гамет ми зробили, маючи на увазі 4 можливих унівалента. Як завжди ми вважаємо, що серед чоловічих гамет функціонують тільки еуплоїдні, а серед жіночих – ті, що мають не менше 21-хромосоми. Оскільки всі гамети з виключно пшеничними хромосомами за цією умовою не беруть участь у заплідненні, показник життєздатності у цьому випадку не враховуємо. Чи решта гамет не бере участі у заплідненні, чи має місце загибель зигот з незбалансованими наборами хромосом, але результат буде один: у популяції F₂ від схрещування двох стійких ліній, стійкість яких обумовлено одним та тим же геном чужинного походження, будуть вищеплюватися сприйнятливі рослини, і це не пов'язано з розщепленням за критичним геном, а обумовлено наявністю у метафазі мейозу унівалентних хромосом замість бівалентів. Теоретично очікуване розщеплення 0,978 стійких : 0,022 сприйнятливих. Фактично спостерігали 113 та 2. Відсутність сприйнятливих рослин серед нащадків F₂ від схрещування ліній з подібною структурою геному показує, що утворення еуплоїдних гамет, позбавлених критичної хромосоми з геном стійкості, та їх об'єднуватися у життєздатні зиготи, є подією якщо й можливою, але досить рідкісною.

Отже, основним висновком з наведених результатів є те, що генетичний аналіз ліній за ознакою, що контролюється генами чужинного походження, треба виконувати на значно більших вибірках, ніж при аналізі генів, що розщеплюються за умов нормальній кон'югації хромосом у мейозі. Очікувані частоти фенотипних класів мають складатися тільки після цитологічного вивчення ліній, що аналізуються, стосовно їх цитологічної стабільності, особливостей кон'югації хромосом у мейозі гібридів F₁ та фертильності рослин F₂. Тому при виконанні генетичного аналізу з залученням інтрогресивного рослинного матеріалу потрібно виконувати ретельне попереднє вивчення ліній за насінневою фертильністю, схожістю, успіхом при схрещуванні з різними партнерами.

Література

1. *Vdovychenko Zh.V., Antonyuk M.Z., Ternovskaya T.K.* Genetic analysis of the *T. aestivum/Ae. sharonensis* introgressive lines of common wheat for resistance to powdery mildew // *Cytology and Genetics*. – 2005. – V. **39**, N. – P. 21–30.

Резюме

Гибридологический анализ с участием интрогрессивных линий растений должен сопровождаться цитологическим контролем стабильности интрогрессивных линий и изучением картины поведения хромосом в M1 МКП растений F₁. В противном случае нельзя

правильно определить теоретические частоты фенотипических классов расщепления, что скажется на выводе о количестве расщепляющихся генов.

Гібридологічний аналіз за участю інтрогресивних ліній рослин має супроводжуватися цитологічним контролем стабільності інтрогресивних ліній та вивченням картини поведінки хромосом у М1 МКП рослин F₁. В іншому разі не можна правильно визначити теоретичні частоти фенотипних класів розщеплення і це відіб'ється на висновку про кількість генів, що расщеплюються.

The hybridological analysis involving the plant introgressive lines must be accompanied by the cytological control of the introgressive lines as to their stability and study of chromosome behavior in M1 of PMC in the F₁ hybrids. In a different way, the theoretical frequencies of the phenotype classes under segregation could not be determined correctly. It will affect on the conclusion about gene number.

ШЕРЕПТКО Д.В., ЗЛАЦЬКА А.В.

Український інститут експертизи сортів рослин,

Україна, 03041 Київ, вул. Генерала Родимцева 15, e-mail: supervirusok@gmail.com;

zlatska@hotmail.com

ДОСЛІДЖЕННЯ ПОЛІМОРФІЗМУ СОРТІВ СОЇ (*Glycine max (L.) Merril*), ПРИДАТНИХ ДО ПОШИРЕННЯ В УКРАЇНІ, ЗА SSR-МАРКЕРАМИ ЗЧЕПЛЕНИМИ З ЛОКУСОМ *Rsv4*, ЩО ЗУМОВЛЮЄ СТІЙКІСТЬ ДО ВІРУСУ МОЗАЇКИ СОЇ

Серед бобових культур соя займає виняткову позицію завдяки різноманітним напрямкам її використання. Вони зумовлені в першу чергу особливістю хімічного складу насіння: разом з високим вмістом білка – від 30 до 45%, соя містить від 16,5 до 24% олії, тому з позицій енергетичної цінності соєву рослину можна назвати унікальним створінням природи. Внаслідок сприятливого поєднання таких цінних ознак соя широко застосовується як харчова, кормова і технічна рослина. Крім того, ця культура є одним з кращих попередників у сівозмінах, зважаючи на її здатність до симбіотичної азотфіксації [1]. Проте врожай та якість соєвих бобів можуть суттєво знижуватися з причин ураження посівів сої вірусними хворобами, реальну шкодочинність яких оцінити досить складно [2]. Двадцять сім вірусів з 67 відомих, що здатні репродукуватися в рослинах сої, на сьогодні вважаються потенційно небезпечними або проблемними для світової системи соєвого виробництва. Зміни в популяціях комах-переносників протягом останніх років призводять до зростання поширеності вірусів сої у світі. Слід відмітити також проблему змішаних вірусних інфекцій на сої, яка останнім часом постає найбільш гостро [3]. Не зважаючи на значні досягнення сучасної молекулярної біології та генетики в галузі вивчення механізмів взаємодії вірусу та рослини, все ще виникає набагато більше запитань ніж отриманих відповідей [4].

Вірус мозаїки сої (ВМС; рід *Potivirus*; родина *Potiviridae*) є збудником хвороби сої, яка є однією з основних та найбільш шкодочинних вірусних інфекцій цієї культури, що зустрічається в більшості регіонів світу. ВМС може спричиняти значні втрати врожаю, що в деяких випадках сягають близько 90%, хоча в середньому втрати врожаю від ВМС досягають 40%, якщо рослини інфікуються перед або в період квіткоутворення. Ураження на пізніх фазах розвитку має обмежений вплив на врожай і якість зерна. Особливого значення ВМС надає його здатність до передачі з насінням, яка коливається в межах від 0 до 68%. Крім того помічено, що при ураженні ВМС зростає сприйнятливості до іншого патогенна – гриба *Phomopsis sojae* [3,5,6]. Інтенсивно досліджувалася патогенна мінливість серед ізолятів ВМС. Класифіковано різноманітні групи штамів ВМС в різних регіонах світу, проте філогенетичний взаємозв'язок між ними не встановлено. Зокрема відомо 17 штамів (SC1–

SC17) в Китаї та 5 штамів (А-Е) в Японії [7]. Є повідомлення про появу в Кореї нових ізолятів ВМС здатних долати всі відомі гени стійкості [8]. В США на основі класифікації 98 ізолятів ВМС було сформовано сім штамових груп (G1-G7), що базувалася на різній реакції визначених генотипів сої [9]. Серед світової колекції сортів сої було виявлено такі, що проявляли стійкість до ВМС. Генетичні дослідження показали, що в більшості випадків стійкість контролюється одиночним домінантним геном. На сьогодні відомо три окремі локуси *Rsv1*, *Rsv3* та *Rsv4*, що контролюють стійкість до ВМС [10]. В локусі *Rsv1*, картованому в молекулярній групі зчеплення (МГЦ) F, ідентифіковано дев'ять алелів, які забезпечують стійкість до штамів вірусу з першої (G1) по шосту (G6) групи [11]. Три алелі з локусу *Rsv3*, що знаходиться в МГЦ В2, підтримують стійкість до штамів G5- G7 [10]. *Rsv4* визначає стійкість до всіх семи штамів ВМС на ранніх стадіях розвитку рослини, проте на пізніх проявляє (затриману) сприйнятливність. Ймовірний механізм дії гену *Rsv4* пов'язують з обмеженням руху вірусу по рослині. Локус *Rsv4* картований в молекулярній групі зчеплення D1b та фланкований багатьма близько зчепленими молекулярними маркерами (SSR, ESTs) (рис.1), які можуть виступати цінним інструментом для молекулярної селекції направленої на конструювання стійких до ВМС генотипів [12].

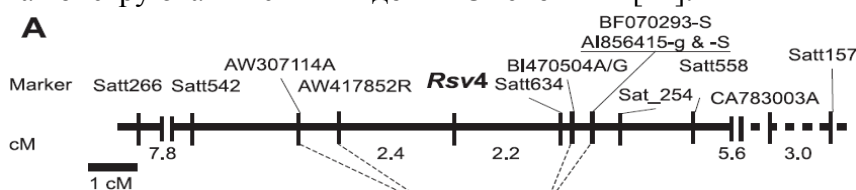


Рис. 1. Фрагмент генетичної карти D1b групи зчеплення

Використання природної генетичної стійкості є найбільш ефективним та економічно вигідним шляхом контролювання вірусних хвороб рослин. Одним із селекційних підходів направлених на досягнення множинної (ефективної) та довготривалої стійкості є поєднання різних генів стійкості в одному цільовому генотипі. Проте провести комплексні добори рослин з множинними генами стійкості на основі лише фенотипної реакції є складною задачею для селекціонера, зважаючи на епістатичний тип взаємодії між цими генами. Саме тому для ідентифікації та добору генів стійкості широко застосовуються методи молекулярно-генетичного маркування [10]. Зокрема SSR-маркери мають високу точність і відтворюваність, та характеризуються кодомінантним типом успадкування, що робить їх ідеальним інструментом для селекції. Метою нашої роботи було дослідити поліморфізм сортів сої, придатної до поширення в Україні за SSR маркерами, близько зчепленими з геном стійкості до ВМС (*Rsv4*), з метою встановлення можливості подальшого їх використання в селекційному процесі.

Матеріали і методи

Об'єктом дослідження виступали 20 сортів сої, занесених до Державного реєстру сортів рослин, придатних до поширення в Україні та два зразки дикої сої PI 468399C та PI 339732 (*Glycine soja*). Рослини сої без видимих симптомів оцінювали як стійкі, а з проявом системного ураження як вразливі. В якості контролю використовували марковані сорти сої іноземної селекції: вразливий – Essex (*rsv*) та стійкі – V94-5152 (*Rsv4*), Columbia (*Rsv3Rsv4*). Інфікування ВМС (штами вірусу відібрано в Україні, але не ідентифіковані) проводили методом інокуляції листкової пластинки свіжим соком уражених рослин. Екстракцію ДНК проводили з семиденних проростків сої СТАВ методом [13]. Полімеразну ланцюгову реакцію SSR-маркерів проводили згідно стандартної методики [14] з температурою обпалення 50⁰С та 55⁰С для Satt542 та Satt634 відповідно. Розділення продуктів ампліфікації проводили в 2% агарозному гелі та в 10% неденатуруючому ПААГ з подальшою візуалізацією за допомогою бромистого етидію.

Результати та обговорення

За результатами вивчення стійкості до ВМС двадцять досліджених нами сортів було поділено на дві групи: 11 стійких сортів та 9 вразливих (Табл.1). Оскільки лише один ген *Rsv4* забезпечує стійкість до усіх штамів ВМС, а також відомо, що локус *Rsv4* фланкований двома SSR-маркерами: з однієї сторони Satt542 на відстані 4,7cM, а з іншої-Satt634 на

відстані 2,2 сМ [12], нами було вирішено перевірити ефективність застосування цих двох маркерів для прогнозування стійкості до ВМС у сої. При дослідженні стійких сортів з геном *Rsv4* було виявлено, що для них характерна наявність алелів 122п.н. і 130п.н. мікросателіту Satt634, та 225п.н. і 210п.н. мікросателіту Satt542, а для вразливих маркерних сортів – 139п.н. маркеру Satt634 та 205п.н. маркеру Satt542 (Рис.2). При чому дика вразлива соя мала такий же алель, що і культурна за маркером Satt634, а за Satt542 – алель характерний для стійкої культурної форми. Стійка дика форма мала інший алель, лише за локусом, маркованим Satt542. Тобто алель 210п.н. Satt542 вже на цьому етапі дослідження, показав, що він нездатний повністю диференціювати вразливі та стійкі генотипи.

Таблиця 1. Результати аналізу досліджених сортів сої за алельним складом мікросателітних локусів Satt634 та Satt542

Сорт	Країна походження	Стійкість до ВМС	Розмір алеля SSR-маркера, п.н.			
			Satt634		Satt542	
Вінничанка	Україна	R*	-	122	-	210
Галина	Сербія	R	139	122m*	205	-
Горлиця	Україна	R	-	122	-	210
Ки-Він	Україна	R	139	-	205	-
Колбі	Канада	R	139	-	205	-
Подільська 1	Україна	R	-	122	205	-
Срібна	Україна	R	139	-	-	210
Сула	Сербія	R	139	-	205	-
Смуглянка	Україна	R	-	122	205	-
Ірина	Сербія	R	-	122	205	-
Антошка	Україна	R	139	122m	205	-
Ентерпрайз	Канада	S*	139	122	-	210
Таврія	Сербія	S	-	122	205	-
Фарватер	Україна	S	-	122	-	210
Особлива	Україна	S	139	122m	-	210
Полтава	Україна	S	-	122	-	210
Предатор	Сербія	S	139	-	205	-
Антарес	Україна	S	139	-	205	-
Луна	Сербія	S	-	122	-	210
Поєма	Сербія	S	-	122	-	210
Essex	США	S	139	-	205	-
V94-5152	США	R	130	-	-	210
Columbia	Корея	R	-	122	-	225
PI 468399C	<i>Glycine soja</i> , Китай	R	-	122	190	-
PI 339732	<i>Glycine soja</i> , Корея	S	139	-	-	210

R* - стійкий; S* - сприйнятливий; m* - мажорний амплікон

При аналізі алельного складу досліджених нами сортів, придатних до поширення в Україні, було виявлено два алелі Satt634 окремо чи в комплексі 139п.н. і 122п.н. та два Satt542 - 205п.н. і 210п.н. (Рис.2). Два алелі Satt634 були пропорційно представлені між вразливими та стійкими сортами у співвідношенні приблизно 50%:50%. Це свідчить про те, що цей маркер не може бути діагностичним в цій популяції сортів. Натомість частота алелю 205п.н. Satt542 серед стійких сортів складала 73%, хоча для сортів, маркованих геном *Rsv4*, цей алель був не властивим, натомість алель 210п.н., виявлений у стійкого маркованого сорту, зустрічався з частотою 67% серед вразливих досліджених нами сортів. Тобто результати виявилися протилежні очікуванім.

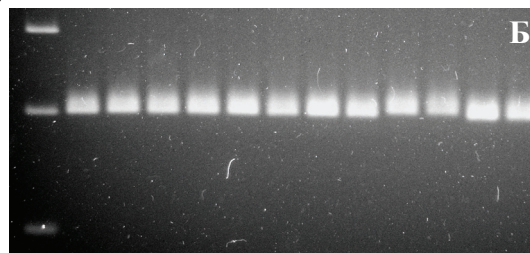
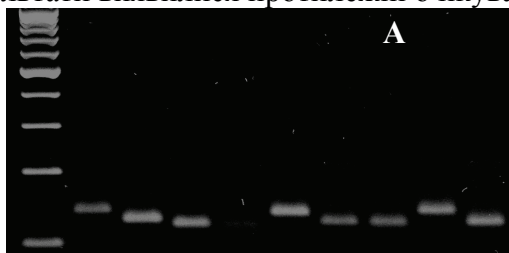


Рис. 2. Електрофореграма продуктів ампліфікації по локусам: **Satt 634(A)**; 1- маркер 100п.н.; 2- Essex; 3- V94-5152; 4- Columbia; 6-Ки-Він; 7-Горлиця; 8-Вінничанка; 9- Колбі; 10- Фарватер; **Satt 542(Б)**; 1- маркер 100п.н.; 2,3-Колбі; 4,5-Ки-Він; 6,7-Подільська 1; 8,9-Ірина; 10,11-Срібна; 12,13- Essex

Висновки. Оскільки більш тісно зчеплений з геном *Rsv4* маркер Satt634 не виявився ефективним при аналізі досліджених нами сортів, можна зробити припущення, що вони не є носіями цього гену. Ймовірно, що їх стійкість зумовлена іншими генами *Rsv1* і *Rsv3*, що знаходяться в інших групах зчеплення, але остаточно це припущення може підтвердити тест на алелізм або застосування алель-специфічного маркера гену *Rsv4*, який на сьогодні ще не створений. З іншого боку, встановлені нами діагностичні властивості маркеру Satt542, що виявилися цілком протилежні очікуванім, може свідчити про те, що в локусі, який фланкує ген *Rsv4* у предкових форм певних досліджених нами сортів, відбулася рекомбінація, що дещо змінила картину зчеплення цього локусу, але це вже предмет дослідження іншого напрямку молекулярних досліджень - асоціативного маркування.

Література

1. *Леценко А.К., Сичкарь В.И., Михайлов В.Г., Марьюшкин В.Ф.* Ботаническая и биологическая характеристика культурной сои и ее диких сородичей. Соя-Киев: Наукова думка. - 1987. - С.17-32.
2. *Московець С.М. Краєв В.Г., Порембська Н.Б., Білик Л.Г.* Віруси і вірусні хвороби бобових культур на Україні. -К.: Наукова думка. - 1971. -1 36с.
3. *Tolin S.A., Lacy G.H.* Viral, Bacterial, and Phytoplasmal Diseases of Soybean. Soybean: Improv., Production, and Uses. 3rd ed. - ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.-2004.-P. 765–819.
4. *Бойко А.Л., Шеренітко Д.В., Шеренітко В.В.* Генотипні відмінності за вірусостійкістю сої // Вісник аграрної науки. - 2005. - 12.- С.46-49.
5. *Hill J.H.* Soybean Mosaic Virus. In: Hartman GL, Sinclair JB, Rupe JC (eds) Compendium of soybean diseases. The American Phytopathological Society. St. Paul, MN. - 1999. - P.70–71.
6. *Ross J.P.* Effect of single and double infection of soybean mosaic and bean pod mottle viruses on soybean yield and seed characters // Plant Dis. Rep. - 1968. - 52.-P. 344-348.
7. *Guo D.Q., Zhi H.J., Wang Y.W., Gai J.Y., Zhou X.A., Yang C.L.* Identification and distribution of strains of soybean mosaic virus in middle and northern of Huang Huai Region of China // Soybean Sci. -2005.- 27.-P.64–68.
8. *Choi B.K., Koo J.M., Ahn H.J., et al.* Emergence of Rsv-resistance breaking soybean mosaic virus isolates from Korean soybean cultivars // Virus Res. – 2005. - 112. - P.42–51.
9. *Cho EK, Goodman RM.* Strains of soybean mosaic virus: classification based on virulence in resistant soybean cultivars // Phytopathology - 1979. - 69. - P. 467–470.
10. *Shi A, Chen P, Li D, Zheng C, Zhang B, Hou A.* Pyramiding multiple genes for resistance to soybean mosaic virus in soybean using molecular markers // Mol. Breed. -2008.-23.-P.113-124.
11. *Chen P, Choi C.W.* Characterization of genetic interaction between soybean and soybean mosaic virus. In: Rao GP (ed) Molecular diagnosis of plant viruses.- Studium Press, Houston, TX. - 2007. - P. 389–422.
12. *Hwang T.Y., Yu S., Yang K., Kim H.M., Jeong S.C.* Application of comparative genomics in developing molecular markers tightly linked to the virus resistance gene *Rsv4* in soybean // Genome - 2006. - 49. - P.380–388.
13. *Keim P., Olson T.C., Shoemaker R.C.* A rapid protocol for isolating soybean DNA // Soybean Genet. Newsl. -1988-15-P.150–152.
14. *Cregan P.B., Quigley C.V.* Simple sequence repeat DNA marker analysis. In *Caetano-Anollos G. and Gresshoff P.M.* (ed.) DNA markers: Protocols, applications, and overviews. J. Wiley & Sons, New York. - 1997. - P. 173–185.

Вивчено поліморфізм 20 сортів сої, придатних до поширення в Україні, за SSR – маркерами Satt542 та Satt 634, що зчеплені з геном стійкості до вірусу мозаїки сої *Rsv4*. Виявлено діагностичні властивості у маркеру Satt542, але для визначення природи стійкості цих сортів необхідні подальші дослідження.

Изучен полиморфизм 20 сортов сои, допущенных к возделыванию в Украине, по SSR – маркерам Satt542 и Satt 634, сцепленными с геном устойчивости к вирусу мозаики сои *Rsv4*. Установлены диагностические свойства у маркера Satt542, но для определения природы устойчивости этих сортов необходимы дальнейшие исследования.

Polymorphism of 20 soybean varieties realized in Ukraine was studied by utilization of SSR markers Satt542 and Satt 634 linked with gene of resistance to soybean mosaic virus *Rsv4*. Diagnostic properties were identified for marker Satt542, however in order to reveal the nature of resistance of those varieties further investigations will be required.

ЯКИМЧУК Р. А.

*Уманський державний педагогічний університет ім. Павла Тичини,
Україна, 20300, Умань, вул. Садова 2, e-mail: peoplenature@rambler.ru*

ВПЛИВ НИЗЬКИХ ДОЗ РАДІАЦІЇ НА МІНЛИВІСТЬ ВИДИМИХ ОЗНАК В ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

Природний мутаційний процес, який відіграє важливу роль в еволюції [1], є також джерелом різної патології. В результаті господарчої діяльності людини величезні території України виявилися під впливом пошкоджуючих антропогенних факторів: забруднення промисловими відходами, отрутохімікатами, добривами, радіоактивними викидами та ін. [4]. Серед них особливо небезпечним є збільшення техногенного радіаційного забруднення оточуючого середовища і радіаційного навантаження на біосферу, що викликає підвищений інтерес учених до біологічних ефектів пролонгованої дії низькоінтенсивного випромінювання [2, 3]. Проблема правильної оцінки радіобіологічних наслідків низькодозового опромінення пов'язана в першу чергу з розумінням механізмів дії малих доз радіації, тих безпосередніх і віддалених ефектів, які вони викликають [5].

З метою вивчення ефективності впливу низьких доз радіації на мінливість організмів, в досліді насіння озимої пшениці сортів Донецька 48 та Альбатрос одеський опромінено γ -променями в дозах 0,5, 1, 5, 10 і 25 Гр. Рослини першого покоління (M_1) вирощено в суцільних посівах на ділянках по 10 м². Для вивчення змінених ознак у M_2 , з кожного варіанту M_1 відібрано не менш ніж по 500 колосів, насіння з яких висіяне окремими сім'ями. Сім'єю вважали покоління з одного колоса. Вивчення мінливості озимої пшениці здійснювали протягом всіх фаз росту і розвитку рослин.

Із збільшенням дози опромінення озимої пшениці в діапазоні 0,5-25 Гр, спостерігається поступове зростання частоти виникнення змінених ознак (табл. 1). Дія мінімальної дози, що представлена в досліді 0,5 Гр, у порівнянні з контролем, викликає статистично достовірне підвищення кількості змінених форм. Помічено, що частота їх появи у сортів Альбатрос одеський та Донецька 48 перевищує контроль у 2,9 та 7,4 рази. Подальше підвищення доз опромінення від 1 до 5 Гр не викликає стрімкого зростання кількості змінених сімей. Проте поява їх з частотою 5,53±1,02 і 7,24±1,16% у сорту Альбатрос одеський та 4,31±0,92 і 4,04±0,89% у сорту Донецька 48 суттєво перевищує контроль, що складає 1,37±0,51 і 0,41±0,29%, відповідно. Виявлено, що збільшення дози у 10-20 разів від мінімальної викликає достовірне зростання кількості змінених сімей у сорту Альбатрос одеський, частота яких – 7,24±1,16-11,51±1,42%. Такі ж підвищення дози опромінення насіння не спричиняють суттєвого зростання частоти видимих змін рослин сорту Донецька 48, що свідчить про його вищу генетичну стабільність.

Доза 25 Гр виявилася значно ефективнішою за здатності індукувати видимі зміни в поколінні M_2 рослин озимої пшениці. Її дія на повітряно сухе насіння досліджуваних сортів викликає суттєво більшу кількість змінених сімей у порівнянні як з контролем, так і з дією більшості нижчих доз. Так, частота їх виникнення у сортів Альбатрос одеський і Донецька 48

достовірно перевищує контроль і дію мінімальної дози досліду 0,5 Гр в 9,8 та 3,4 рази й 14,9 та 2,0 рази, відповідно.

Дія низьких доз γ -променів розширює спектр видимих змінених ознак рослин M_2 озимої пшениці, кількість типів яких із зростанням величини дози збільшується. Мінливості зазнають переважно ознаки, що пов'язані з висотою рослин, морфологією й структурою колоса, строками дозрівання зерна. Форми остисті/безості, з високим і низьким стеблом виявлено з частотою, що знаходиться в лінійній залежності від величини дози опромінення та разом з скверхедами, щільноколосими і пізньостиглими зустрічаються у всіх варіантах досліду. Окремі змінені ознаки, такі як короткий (0,20-0,79%), напівостистий (0,20-0,60%), крупний (0,20-1,39%) колос, інтенсивний ріст (0,20-0,40%) і воскова поволока (0,20-1,19%) при опроміненні дозами 0,5, 1, 5, 10, 25 Гр зафіксовано як типові для сорту Альбатрос одеський. Такою характерною ознакою для Донецької 48 є череззерниця (0,20-0,62%), яка з'являється в результаті редукції окремих колосків колоса.

Таблиця 1

Частота змінених ознак озимої пшениці (M_2),
індукованих низькими дозами γ -променів

Варіант впливу	Альбатрос одеський			Донецька 48		
	Кількість вивчених сімей	Змінені сім'ї		Кількість вивчених сімей	Змінені сім'ї	
		шт.	%		шт.	%
контроль (вода)	512	7	1,37±0,51	490	2	0,41±0,29
0,5 Гр	503	20	**3,98±0,87*	460	14	**3,04±0,80*
1 Гр	506	28	**5,53±1,02*	487	21	4,31±0,92*
5 Гр	497	36	**7,24±1,16*	495	20	4,04±0,89*
10 Гр	504	58	11,51±1,42*	492	18	3,66±0,85*
25 Гр	500	67	13,40±1,52*	492	30	6,10±1,08*

* – різниця з контролем статистично достовірна при $P_{0,05}$.

** – різниця з 25 Гр статистично достовірна при $P_{0,05}$.

Привертає увагу той факт, що доза 0,5 Гр, проявляючи високу активність, індукує змінені ознаки довгий колос (0,60%), неповний вихід колоса в трубку (0,20%), відсутність воскової поволоки (0,20%), ранньостиглість (0,20%) у сорту Альбатрос одеський та циліндричний колос (0,22%) у сорту Донецька 48 з частотою, що прирівнюється до частоти їх виникнення при опроміненні найвищою дозою 25 Гр. Характерними зміненими ознаками, викликаними максимальною дозою впливу на озиму пшеницю є нещільний (0,80%), спельтоїдний (0,80%), дрібний (0,20%), стерильний (0,40%), недорозвинений колос (0,20%), череззерниця (0,60%) у сорту Альбатрос одеський та довгий (0,81%), крупний (0,41%), із закрученою віссю (0,20%) колос, розлогий кущ (0,20%), інтенсивна воскова поволока (0,61%) у сорту Донецька 48. Виникнення деяких поодиноких змінених ознак виявилось характерним наслідком дії лише окремих доз: конусовидний колос (1 Гр), жовте забарвлення листка (5 Гр), інтенсивне кушіння, червоне забарвлення стебла (10 Гр) сорту Альбатрос одеський та відсутність воскової поволоки (1 Гр), карлик (5 Гр), червоний колос, інтенсивний ріст (10 Гр) сорту Донецька 48.

Рослини M_2 зі зміненими ознаками в межах однієї сім'ї переважно зустрічаються поодинокі. Проте виявлено ряд випадків появи нової ознаки у рослин всієї сім'ї, що дозволяє фіксувати ці зміни як мутації. Частота їх виникнення, в залежності від дози опромінення, знаходиться в межах 0,20-0,80% для Альбатросу одеського та 0-0,44% для Донецької 48. Серед них зустрічаються форми з комплексом мутацій: пізньостигла, скверхедний колос (0,5 Гр), високостеблова, інтенсивна воскова поволока (5 і 25 Гр), низькостеблова, безостий колос та високостеблова, червоне забарвлення стебла (10 Гр), низькостеблова, безостий скверхедний колос (25 Гр) сорту Альбатрос одеський і

низькостеблова, остистий колос (0,5 Гр), високостеблова, ранньостигла (1 Гр), високостеблова, інтенсивна воскова поволока, розлогий кущ (25 Гр) сорту Донецька 48.

Загалом частка особин з комплексом змінених ознак при низькодозовому опроміненні є досить високою і складає 28,4-65,1% у сорту Альбатрос одеський і 36,1-44,5% у сорту Донецька 48. Серед них виділено форми з наступним їх поєднанням: ранньостигла, високостеблова, нещільний колос; низькостеблова, пізньостигла, щільний колос; спельтоїдний, безостий колос; високостеблова, червоне забарвлення стебла; високостеблова, безостий, щільний колос; череззерниця, скверхедний, безостий колос; дрібний, нещільний колос; низькостеблова, безостий, скверхедний колос; високостеблова, ранньостигла, відсутність воскової поволоки в сорту Альбатрос одеський і високостеблова, спельтоїдний колос; низькостеблова, остистий колос; низькостеблова, короткий, нещільний колос; напівостистий колос, відсутність воскової поволоки; карлик, остистий колос; низькостеблова, пізньостигла, короткий, щільний колос; ранньостигла, червоне забарвлення колоса; високостеблова, інтенсивна воскова поволока, розлогий кущ; низькостеблова, пізньостигла, скверхедний колос; пізньостигла, неповний вихід колоса в трубку, остистий колос у Донецької 48. Поєднання ознак короткого стебла і скверхедного колоса виявилось типовим практично для всіх варіантів дії низьких доз опромінення.

Таким чином, дія низьких доз γ -променів викликає у другому поколінні високу частоту змінених ознак у рослин озимої пшениці. Мінімальна доза 0,5 Гр виявилась високоефективною і в більшості випадків за наслідками індукування змінених форм суттєво не поступається дозам, які вищі в 2-20 разів. Встановлено, що у другому поколінні рівень мінливості ознак та інтенсивність її зростання при радіоактивному опроміненні в діапазоні низьких доз можуть бути показниками генетичної нестабільності організмів.

Література

1. Булах А.А. Формирование потомков радионуклидов и дозовых нагрузок в системе «почва – многолетние растения» на территории 30-км зоны ЧАЭС // III з'їзд з радіаційних досліджень (радіобіологія і радіоекологія). Закономірності системної відповіді організму на дію гострого, пролонгованого і хронічного опромінення (Київ, 21-25 травня 2003 р.): Тез. доп. – Київ, 2003. – С. 134.
2. Демина З.А., Барыляк И.Р. Чернобыльская авария и острая лучевая болезнь // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2004. – Т. 2, №1. – С. 84-103.
3. Жижина Г.П. Связь структурных характеристик ДНК эукариот и ее чувствительности к действию малых доз ионизирующей радиации // Радиационная биология. Радиоекология. – 2000. – Т. 39, № 1. – С. 41-48.
4. Крапивенко Е.Ф., Шилева И.В., Рачковская М.М. Влияние внешних факторов на наследственный аппарат растений // Цитолого-эмбриологические исследования высших растений: Государственный Никитский ботанический сад. Сборн. науч. труд. – Т.113. – Ялта, 1992. – С. 23.
5. Пелевина И.И., Готлиб В.Я., Кудряшова О.В. и др. Нестабильность генома после воздействия радиации в малых дозах (в 10-километровой зоне аварии на ЧАЭС и в лабораторных условиях) // Радиационная биология. Радиоекология. – 1996. – Т. 36, № 6. – С. 546-560.

Резюме

Встановлено, що дія низьких доз γ -променів викликає у другому поколінні високу частоту змінених ознак у рослин озимої пшениці. Мінімальна доза 0,5 Гр виявилась генетично високоефективною. При низьких дозах опромінення частота й інтенсивність мінливості в поколінні M_2 можуть бути показниками генетичної нестабільності організмів.

Установлено, что действие низких доз γ -лучей вызывает во втором поколении высокую частоту измененных признаков у растений озимой пшеницы. Минимальная доза 0,5 Гр оказалась генетически высокоэффективной. При низких дозах облучения частота и

интенсивность изменчивости в поколении M₂ могут быть показателями генетической нестабильности организмов.

It is established, that action of low doses γ -rays causes in the second generation high frequency of the changed signs in winter wheat plants. The minimum dose 0,5 Гр has appeared genetically highly effective. At low doses of irradiation frequency and intensity of variability in generation M₂ can be indicators of genetic instability of organisms.

¹BORISENKO A.V., ¹ANTONUK M.N., ²AISENBERG V.L., ²KAPICHON A.P.,
²STOYKO V.A.

¹National University of Food Technology vul. Volodymyrska, 68, Kyiv, 01033. Ukraine

²D.K.Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, Ukrainian National Academy of Sciences, vul. Acad-Zabolotny, 154, Kyiv, 03680. Ukraine

RHIZOPUS sp. 2000 FM – THE ACTIVE FUNGI EXOLIPASE PRODUCER

Some physiological-biochemical properties of the new fungus strain Rhizopus sp. 2000 FM being active source of exolipase. The highest levels of lipolytic activity (LA) were obtained at the fungus cultivation at the substrate with: sun-flower oil, sucrose and with starch. The LA evaluation was performed with the use of the spectrophotometric method and n-nitrophenyl-palmitate as a chromogenic substrate. This method was approved experimentally in the Department of Physiology and Systematic of Micromycetes, D.K.Zabolotny Institute of Microbiology and Virology National Academy of Sciences of Ukraine (NASU)/ We have not established the direct correlation between the level of biomass accumulation and LA level. The data obtained on the studies of carbon nutrition on the growth and LA of the new perspective source of lipase allows to optimize its nutrition substrate in future. Selection work on the fungi cultures creation and modification to use them as the sources of the ferments with the new properties is one of the most significant biotechnology direction. Among the variety of the known ferments only few have the same perspectives as the lipases do.

The lipolytic ferments could be determined as the hydrolases of the fat acids' esters with the long chain. The substrates for the lipases action are the lipids. According to the Ferments Nomenclature, the lipase has the name of triacylglycerolhydrolase (KF 3.1.1.3). Lipases are the ferments of the surface action and activate being localized on the surface of the substrate non-dissolvable in water [1]. Being the natural, fats' splitters, the lipolytic ferments are very interesting for those branches of industry, where the total or partial hydrolysis of fats and oils is needed and for the medical and industrial branches of application [2]. Lipases are widely used in food industry (cheese production and non-alcoholic drinks); in confectionery for chocolate and caramel production: in flour-milling and bakery for bread quality amelioration and its storage term prolongation. Lipases will find application in the technology creation of essential fat acids for food and drugs production [2]. Lipolytic ferments could be used as well for esterification and re-esterification of fat acids in glycerins, what, in turn, opens wider possibilities for creation of the fat products with needed functional properties. New technologies with the use of immobilized microbial lipases are being introduced. Lipases are actively used in medicine as a therapeutic means for the gastroenterological diseases and in medical diagnostics [4].

The lipases' significance is high both in cosmetics, in fur and skin industries for bettering the elasticity of the products and excellent natural appearance, in natural silk production for fat removal through its hydrolysis with the use of lipolytic fermentative preparations. The need in thermophilic lipases' sources of microbial origin is high in textile industry as well where the wax type substances are removed by lipases under the temperatures in the range from 40 °C to 60 °C. The introduction of the thermostable lipases into national industry of washing products is not less perspective for the fats removal from waste waters, especially for the canalization communications and wastes

processing. Lipases could be successfully used in agriculture for the development of animal food preparation with the scope of metabolism bettering [1, 3, 5].

Nowadays, the lipolytic ferments production in Ukraine is not organized and, thus, the creation of the competitive national technology of these compounds is an actual. The determining and limiting factor in the lipolytic ferments' production is the lack of the stable and productive microorganisms - the producers, which could be introduced into technological circle effectively. The fungi, in difference from bacteria, which accumulate mainly the inner cell lipase produce mainly the out-cell ferment [6].

The significant input to the experimental mycology was made by the staff members of the Department of Physiology and Systematic of Micromycetes, D.K.Zabolomy Institute of Microbiology and Virology, NASU, (DPSM-Zabolotny-NASU) who perform the research on the extraction and identification of fungi isolates from various substrates [7]. One of the main directions of the biologically active fungal metabolites studies is the estimation of the conditions of their effective biosynthesis and demonstration their properties.

The scope of the work was the research of physiological and biochemical properties of the new active producer of out-cell lipase - *Rhizopus* sp. 2000 FM, especially, of the influence of the carbon nutrition sources on the activity of the fungi produced ferment.

Materials and methods

The object of the research was the thermotolerant fungus *Rhizopus* sp. 2000 FM. The deep cultivation was performed on the nutritive substrate under investigation during 72 hours at the temperature of 39 – 40 °C. For *Rhizopus* sp. 2000 FM cultivation the nutritive substrates with Chapek ambient were used with the addition of different carbon sources in various concentrations. The influence of the carbon nutrition components on LA and fungus *Rhizopus* sp. 2000 FM growth was studied experimentally through the change of carbon sources in equivalent relation. The following plants oils were used as the carbon sources: sunflower, olive, lemon, castor, raps, walnut, maize; carbohydrates (glucose, arabinose, maltose, xylose, sucrose, lactose, starch); polyatomic alcohols (inosit, sorbit, doulcit) and surface-active compound (SAC) - twin-20.

One of the causes met by researchers studying the microorganisms' ability to exolipase synthesis is i he absence of the express and correct method of LA evaluation. Spectrophotometric method (SPM) used in the present work for LA evaluation was approved at the DPSM-Zabolotny-NASU.

The reasoning of the SPM: the micromycetes cultural liquid's lipase action on chromogenic substrate -phenolic ester of palmitate acid with the release of n-nitrophenole (n-NP) as a result of reaction what. :n turn, stimulates the changes of optical density of the reaction mixture what is registered by spec-trophotometer at the wavelength of 410 nm. As the unit of LA was taken such quantity of the ferment in 1 ml which catalizes the freeing of 1 nM of n-NP from the emulgated substrate during 1 minute at 3 °C. The level of the biomass accumulation in the cultural ambient was detected by weighting method [9].

Results and discussion

During research, the intensive growth of aerobe culture was detected on mash agare. It is isolated from the soil specimen. The strain creates white colonies with light yellow coloring. The fungus is the thermotolerant one with temperature range of the growth from 19 °C to 50 °C. Temperature optimum of the growth is 36-39°C speculation 40-42 °C

The results obtained during the cultivation of the fungus *Rhizopus* sp. 2000 FM on the nutritive substrate with different oils as the carbon sources in various concentrations have shown that the highest level of LA for the fungus is achieved on the substrate with the sunflower oil (1 %). It was shown that the presence of the oils: sunflower, castor, walnut taken in concentration induces the exolipase synthesis by fungus *Rhizopus* sp. 2000 FM.

Substantial LA was detected on the substrates with the use of sucrose and starch. During the *Rhizopus* sp. 2000 FM cultivation on the substrates with polyatomic alcohols and with twin-20 as the carbon sources, the low growth and the LA absence were registered. The fungus *Rhizopus* sp. 2000 FM strain under the cultivation on the studied sources has demonstrated moderate growth rate.

The greatest biomass accumulation was registered during the fungus cultivation on the substrate with the addition of 1% of walnut oil at the comparatively low LA. The direct correlation between the biomass accumulation and its LA was not established. The culture growth on the substrate with the addition of sunflower oil was accompanied by medium oxidation from 7.0 (pH of the medium before cultivation) to 5.0.

The experimental results support the fact that the sunflower oil is the effective inductor of exolipase biosynthesis. The high values of LA demonstrated on the medium with sucrose and starch addition are exponents of the physiological and biochemical properties of the strain *Rhizopus* sp. 2000 FM.

Maximal activity is registered for the substrate with addition of the 1% sunflower oil. Further increase of this oil caused the decrease of the fermentative activity, thus, one could consider the sunflower oil to be not only the inductor but also the repressor of the lipase biosynthesis. What concerns the growth and biomass accumulation we could state that the addition of the significant quantity of the sunflower oil, stimulates the growth of the micromycete *Rhizopus* sp. 2000 FM.

The data on the growth rate and LA of the fungus strain *Rhizopus* sp. 2000 FM on the carbon sources, along with the detection of other components of the medium, is believed to support the optimization the content of the nutritive medium for the cultivation of the new active exolipase product – fungus *Rhizopus* sp. 2000 FM.

Literature

1. *Gracheva I.M.* Technology of Fermentative Preparations (in Russian) - 3rd Edition. Moscow: ELEVAR Publishing, 2000.–512 pp.
2. *Brockerhof H., Jensen R.* Lipolytic Ferments - Moscow: MIR Publishers, 1978.- 388 pp.
3. *Yakovenko E.P.* Fermentative Preparations in Clinical Practice (in Russian) // Clinical Pharmacology and Therapy.– 2004.-N1– p. 17-20.
4. *Pyrog T.P.* General Microbiology (in Ukrainian): Manual. -Kyiv. National University of Chemical Technology, 2004.–p.187-204.
5. *Bilay VI.* Fundamentals of General Mycology (in Russian) 2nd Edition. - Kyiv: Vyshcha Shkola Publishers, 1980. -360 pp.
6. *Zbdanova N.N.* Development of the Research in the Field of Experimental Mycology (in Russian)//Journal of Microbiology (Russia) – 2002 – v.60. N 5. – p.48 - 54.
7. *Bekker Z.E.* Physiology and Biochemistry of Fungi. -Moscow: MIR Publishers 1988. – 230 pp.
8. *Aisenberg V.L., Karpel V.I., Svrchm S.A., Kapicbon A.P.* Quantitative Method of Lipolytic Activity Evaluation with the Use of Chromogenic Substrate (in Russian)//Journal of Microbiology (Russia). - 1995- -v.5 -N5 - p.84-89.
9. *Bilay Y.I.* Methods of Experimental Mycology (in Russian). Data Book - Kyiv: Naukova Dumka Publishers. 1982. -550 pp.

АФОНИН А.А.

Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского
Россия, 241036, Брянск, ул. Бежицкая, 14, e-mail: afonin.salix@gmail.com

СЕЛЕКЦИЯ ИВ НА РАЗНООБРАЗИЕ РИТМОВ РАЗВИТИЯ

Ивы (род *Salix* L.) – это исключительно неприхотливые, быстрорастущие древесные и кустарниковые растения, которые широко используются для создания защитных (противоэрозионных, илофильствующих, водорегулирующих) и рекреационно-декоративных насаждений, энергетических плантаций; специфическими продуктами иводства являются прут и кора, маломерные сортименты (балансы) [1, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12].

Ивы издавна являются объектами селекционной работы. Этому способствует как относительная легкость отдаленной гибридизации, так и возможность сохранения полученных генотипов (биотипов, клонов) путем черенкования [13, 14]. Селекция ив традиционно ведется по следующим направлениям: увеличение выхода прута и повышение его качества, увеличение выхода древесины, коры и качества таннидов, создание новых декоративных форм [6, 13, 14]. Большое внимание уделяется селекции на общую продуктивность с целью получения биомассы [8, 13, 14]. Отмечается необходимость выведения клонов, различающихся по устойчивости к неблагоприятным факторам среды, болезням и вредителям [15, 16], но, к сожалению, селекции ив на устойчивость к комплексу неблагоприятных факторов-стрессоров до сих пор уделяется недостаточно внимания. На наш взгляд, это одна из причин медленного развития ивовой энергетики.

В простейшем случае устойчивость системы (включая искусственные экосистемы) определяется устойчивостью ее отдельных элементов. Однако получить элементы-клоны, устойчивые к множеству стрессоров на протяжении эволюционно длительного времени, фактически невозможно. Поэтому необходимо разработать методологию создания насаждений, устойчивых не за счет устойчивости отдельных клонов, а за счет устойчивости динамики системы, образованной элементами с нелинейно изменяющимися параметрами [2, 4].

Материалы и методы

В качестве материала использовались сеянцы ивы белой (*S. alba* L.). В 2003 г. на базе салицетума Брянского государственного университета была создана искусственная популяция *S. alba* из 6 семей: **al 1...6**. Семена собирались в пойме р. Десны в зеленой зоне г. Брянска с маточных деревьев, обладающих комплексом типичных видовых признаков *S. alba* L. Методика негативного многоступенчатого индивидуального и индивидуально-семейного отбора описана нами ранее [2, 4].

Для описания ритмов развития побегов на протяжении периода активной вегетации (конец мая – конец августа) каждые 7...10 дней на каждом сеянце замеряли длину однолетнего лидерного побега (h , см) и диаметр несущего (прошлогоднего) побега на расстоянии 20 см от его основания (d , мм). Эмпирические ряды выравнивались методом скользящей средней по 3 точкам. В данном исследовании использованы результаты, полученные в 2006 г. с наиболее благоприятными метеорологическими и фитопатологическими условиями. Для окончательного анализа использовались высокопродуктивные сеянцы без следов повреждений: **al2-5** (♂), **al2-8** (♀), **al6-1** (♂).

Для выявления индивидуальных различий в динамике нарастания побегов по длине (Δh , см) и диаметру (Δd , мм) использовали случайные функции [7]:

$$\Delta h = u(t); \Delta d = v(t),$$

где u и v – случайные функции, $\Delta h = (h_k - h_{k-1}) / (t_k - t_{k-1})$ – среднесуточный прирост по длине лидерного побега (высоте дерева), $\Delta d = (d_k - d_{k-1}) / (t_k - t_{k-1})$ – среднесуточный прирост по диаметру несущего побега, k – порядковый номер наблюдения, t – порядковый день активной вегетации (с 1.06. по 12.08.2006).

Динамику среднесуточного прироста Δh и Δd аппроксимировали с помощью полинома 4-й степени. Совместная изменчивость Δh и Δd описывалась с помощью вычисленных DH -кривых, параметрически заданных парой вышеприведенных уравнений, по разработанному нами алгоритму [3].

Результаты и обсуждение

Динамика изменения Δd и Δh показана на рис. 1, 2.

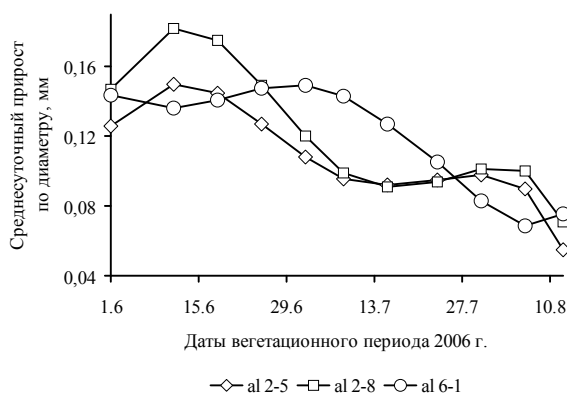


Рис. 1 – Динамика нарастания несущих побегов по диаметру

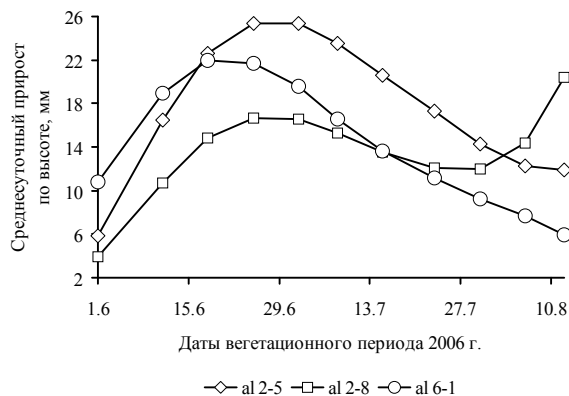


Рис. 2 – Динамика нарастания лидерных побегов по длине

Сравнительный анализ рядов динамики нарастания по диаметру показал, что сеянцы *al2-5* и *al2-8* характеризуются двумя пиками активности камбия: основным раннелетним (середина июня) и дополнительным позднелетним (начало августа); в середине лета у этих сеянцев наблюдается период относительного покоя. Сеянец *al6-1* отличается относительно устойчивым нарастанием по диаметру в первой половине лета, а в конце июня (когда у сеянцев *al2-5* и *al2-8* начинается снижение прироста по диаметру) активность камбия у *al6-1* даже несколько возрастает. Уменьшение прироста по диаметру у этого сеянца начинается в середине лета и продолжается почти до самого конца активной вегетации, и лишь в середине августа наблюдается некоторое повышение активности камбия. Таким образом, сеянец *al6-1* отличается от сеянцев *al2-5* и *al2-8* смещением пика активности камбия примерно на 2 недели и смещением периода относительного покоя примерно на 3 недели.

Анализ нарастания лидерных побегов по длине позволяет выявить определенный параллелизм в динамике этого показателя у сеянцев *al2-5* и *al6-1* с той разницей, что в период с конца июня и до конца активной вегетации $\Delta h(t)$ у *al2-5* выше, чем у *al6-1*. Зато сеянец *al2-8* характеризуется двумя пиками прироста по длине: раннелетним (конец июня) и позднелетним (середина августа); эти пики разделены периодом относительного покоя в конце июля. Таким образом, все три сеянца представляют собой три разных дендроритм-типа, различающихся по наличию среднелетнего периода покоя: только по Δd (*al2-5*), только по Δh (*al6-1*), и по Δd , и по Δh (*al2-8*).

Однако периоды относительного покоя по Δd и Δh не совпадают по календарным срокам: иначе говоря, относительные минимумы Δd и Δh смещены по фазе. Это дает возможность произвести дополнительный анализ ритмов развития в фазовой плоскости DH .

На рис. 3 приведены параметрически заданные DH -кривые (начало каждой DH -кривой, соответствующее 1.06.2006, выделено темным маркером). Наиболее простой характер (без самопересечений) имеет DH -кривая сеянца *al2-5*. Две другие DH -кривые – самопересекающиеся: на DH -кривой сеянца *al6-1* имеется петля в раннелетний период, а на DH -кривой сеянца *al2-8* – в позднелетний.

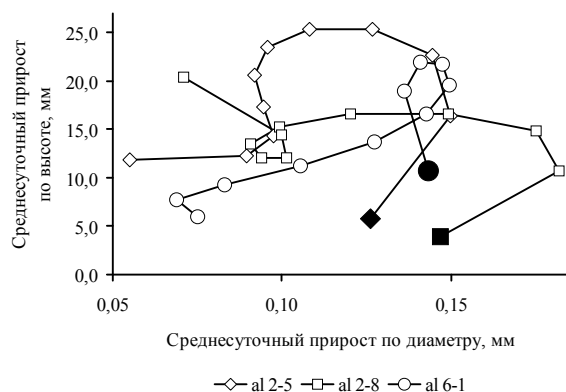


Рис. 3 – Динамика совместного прироста по диаметру и длине

Выводы

1. Природные популяции ивы белой Среднего Подесенья обладают высоким генетическим потенциалом, позволяющим в результате однократного отбора получить высокопродуктивные клоны с различными ритмами нарастания побегов по диаметру и длине.
2. Выявленное разнообразие дендроритмотипов позволяет создавать высокопродуктивные поликлональные насаждения ивы белой, эволюционно устойчивые к воздействию комплекса случайно изменяющихся неблагоприятных факторов-стрессоров.
3. Независимо от индивидуальных особенностей растений с разными ритмами развития побегов существуют определенные видоспецифические области – морфодинамические аттракторы – с оптимальным соотношением темпов прироста по диаметру и длине побегов ($\Delta h / \Delta d = 122 \dots 152$).
4. Существование морфодинамических аттракторов позволяет теоретически обосновать направления селекции ивы белой на продуктивность и устойчивость.

Литература

1. Анциферов Г.И. Ива [Текст]. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 101 с.
2. Афонин А.А. Ивы [Электрон. ресурс]. – URL: <http://www.afonin-59-salix.narod.ru>.
3. Афонин А.А., Е.Н. Самошкин. Метамерная изменчивость листьев ивы трехтычинковой [Текст] // Лесоведение. – 2006. – № 2. – С. 5–10.
4. Афонин А.А. Методологические принципы создания устойчивых высокопродуктивных насаждений ив (на примере автохтонных видов *Salix* Брянского лесного массива) [Текст]. – Брянск: БГУ, 2005. – 146 с.
5. Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т. Дендрология [Текст]. – СПб.: Наука, 2000. – 528 с.
6. Валягина-Малюткина Е.Т. Ивы европейской части России [Текст]. – М.: КМК, 2004. – 217 с.
7. Гмурман, В.Е. Теория вероятностей и математическая статистика. – М.: Высш. шк., 1999. – 479 с.
8. Егоров А.И. Ивовая энергетика [Электрон. ресурс]. – URL: <http://www.hepd.pnpi.spb.ru/ioc/ioc/line051112/n5.htm>.
9. Левицкий И.И. Ива и ее использование [Текст]. – М.: Лесн. пром-сть, 1965. – 98 с.
10. Морозов И.Р. Ивы СССР, их использование и применение в защитном лесоразведении [Текст]. – М.–Л.: Гослесбумиздат, 1950. – 167 с.
11. Правдин Л.Ф. Ива, её культура и использование [Текст]. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 168 с.
12. Скворцов А.К. Ивы СССР [Текст]. – М.: Наука, 1968. – 262 с.
13. Старова Н.В. Селекция ивовых [Текст]. – М.: Лесн. пром-сть, 1980. – 206 с.
14. Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород [Текст]. – М.: Логос, 2003. – 503 с.

Особый интерес представляют области «сгущения» маркёров: раннелетняя ($\Delta d = 0,136 \dots 0,149$; $\Delta h = 16,6 \dots 22,0$; $\Delta h / \Delta d = 122 \dots 148$) и позднелетняя ($\Delta d = 0,090 \dots 0,101$; $\Delta h = 12,1 \dots 15,3$; $\Delta h / \Delta d = 134 \dots 152$), совпадающие с выявленными петлями.

Существование этих областей – морфодинамических аттракторов – показывает, что независимо от генотипа (дендроритмотипа) имеются определенные соотношения Δd и Δh , соответствующие стабильному среднесуточному приросту по Δd и Δh .

15. Dawson W.M., McCracken A.R. Clonal selection in willow (*Salix*) grown as short rotation coppice for energy production [Text] // Ann. Appl. Biol. – 1998. – 132, Suppl. – P. 56–57.
16. McCracken A.R. Interaction of willow (*Salix*) clones growing in mixtures [Text] // Ann. Appl. Biol. – 1998. – 132, Suppl. – P. 54–55.

Резюме

Одновозрастные сеянцы *Salix alba* L. различаются по динамике сезонного нарастания в высоту и по диаметру. Совместная динамика длины и диаметра побегов описывается параметрически заданными кривыми в фазовой плоскости. Выявленные закономерности сезонной динамики роста позволяют более полно использовать генетический потенциал природных популяций ивы белой.

Одновікові сіянці *Salix alba* L. розрізняються по динаміці сезонного наростання у висоту і по діаметру. Спільна динаміка довжини і діаметру пагонів описується параметрично заданими кривими у фазовій плоскості. Виявлені закономірності сезонної динаміки зростання дозволяють більш повно використовувати генетичний потенціал природних популяцій верби білої.

The seed-origin-plants of *Salix alba* L. differ in the dynamics of annual growth height and diameter wise. The joint dynamics of the length and diameter of the shoot parameter mode curves, which is given by two simultaneous equations, is described. Discovered detection patterns of the annual dynamics growth give a chance brim-full genetic potential of natural population of a willow white to make good use.

БАБАК О.Г., ДОБРЮДЬКИН А.М., ДОБРЮДЬКИН М.М., КИЛЬЧЕВСКИЙ А.В.

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,

Беларусь, г. Минск, ул. Академическая 27, e-mail: O.Babak@igc.bas-net.by

ВЛИЯНИЕ ГЕНОВ RIN И NOR, РЕГУЛИРУЮЩИХ ПРОЦЕССЫ СОЗРЕВАНИЯ ТОМАТОВ, НА ПРИЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТИ И ЛЕЖКОСТИ

Создание лёжких высокотранспортабельных гибридов является одним из новых направлений в селекции тепличных томатов. Производство таких гибридов увеличивает срок поступления свежих томатов из теплиц, позволяет перевозить тепличную продукцию на дальние расстояния без потери качества. Особенно перспективны гибридные популяции томата, которые получают путем скрещивания гибридов F₁ со специально подобранными линиями. Увеличение гетерогенности у гибридных популяций позволяет им быть более пластичными не только в сравнении с гомозиготными сортами, но даже в сравнении с гибридами F₁.

Работа по созданию сортов и гибридов, несущих гены Rin и Nor ведётся С.Ф. Гавришем [1]. В Институте генетики и цитологии НАН Беларуси совместно с Белорусской сельскохозяйственной академией создан ряд перспективных комбинаций с использованием генов лежкости, проходящих в настоящее время государственное сортоиспытание, а также готовящихся к передаче в ГСИ.

Цель наших исследований: провести сравнительный анализ действия генов rin и nor, регулирующих процессы созревания томатов, на продуктивность и лежкость плодов создаваемых гибридов с использованием лучших линий селекции ГНУ «ИГиЦ» и УО «БГСХА».

Материалы и методы

Материалом для исследований являлись гибриды F₁ томата, созданные по двум схемам топкроссов (6х5 – тридцать гибридных комбинаций в каждой схеме) и родитель-

ские формы. В качестве материнских образцов в обеих схемах использовались 6 одинаковых образцов: Линия – Б-3-1-8(ФМС), Линия – С-9464 (ФМС), Линия – 322 , Линия – Б-2-5 (ФМС + партенокарпия), Линия – 19/5, Линия – №4 (ФМС + партенокарпия). В качестве отцовских форм использовались по пять форм с геном *rin*: Линия – 18/7, Линия – 18/9, Линия – 19/0, Линия – 19/6, Линия – 19/7 (схема 1) и с геном *nor*: Линия – 18/6, Линия– 19/1, Линия – 19/3, Линия– 19/3ж, Линия – 19/8 (схема 2). Данные отцовские формы были протестированы на наличие генов *rin* и *nor* по методике, разработанной в ИГЦ НАН Беларуси [2]. Полевые эксперименты проводились в пленочных теплицах опытного поля кафедры сельскохозяйственной экологии и биотехнологии УО «БГСХА» в 2007-2008 годах. Повторность опыта трехкратная, по 5 растений на делянке. Изучаемые образцы оценивались по комплексу хозяйственно-ценных признаков: раннему, товарному, общему урожаю, массе плода, лежкости.

Результаты и обсуждение

По результатам проведенных экспериментов изучены изменения хозяйственно-ценных признаков у каждой из шести групп гибридов (по числу материнских линий) для двух схем скрещивания. Согласно полученным данным, представленным в таблице 1, как у гибридов с геном *rin*, так и у гибридов с геном *nor* прибавки значений признаков практически одинаковы и существенно не отличаются между собой в среднем по признаку, так и по каждой гибридной группе. Для определения лежкости материнских форм на основе ФМС проводилось их принудительное опыление. Согласно полученным данным средняя прибавка у гибридов по каждой из групп существенно превосходит значение признака у материнской формы. Лучшими материнскими линиями, дающими максимальную прибавку по изучаемым признакам, оказались Линия С-9464 и Линия Б-3-1-8.

Таблица 1

Изменение хозяйственно-ценных признаков у гибридов томата с генами *rin* и *nor*, регулирующими процессы созревания плодов.

Признак	Материнская линия	Значение признака		Средняя прибавка у гибридов с геном <i>RIN</i>		Средняя прибавка у гибридов с геном <i>NOR</i>	
		2007 г.	2008 г.	2007 г.	2008 г.	2007 г.	2008 г.
Лежкость плодов, дней	Линия – Б-3-1-8 (ФМС)	37	37	+23,4	+15,6	+23,8	+15,8
	Линия – С-9464 (ФМС),	32	30	+26,2	+23,0	+27,8	+23,6
	Линия – 322	40	31	+14,2	+19,2	+14,4	+17,4
	Линия – Б-2-5 (ФМС + партенокарпия)	25	20	+22,0	+20,8	+21,6	+19,6
	Линия – 19/5	44	42	+14,8	+11,8	+14,0	+14,0
	Линия – №4 (ФМС + партенокарпия)	37	35	+20,0	+16,8	+19,2	+15,0
	В среднем по признаку	НСР 7,4	НСР 8,7	+20,1	+17,9	+20,1	+17,6
Общий урожай, кг/м ²	Линия – Б-3-1-8(ФМС)	0,0	0,00	+11,8	+11,7	+10,3	+11,2
	Линия – С-9464(ФМС),	0,0	0,00	+13,1	+12,3	+13,6	+13,1
	Линия – 322	9,1	8,37	+2,9	+2,9	+3,0	+2,3
	Линия – Б-2-5(ФМС + партенокарпия)	5,9	6,70	+3,8	+1,9	+3,9	+4,6
	Линия – 19/5	13,3	12,40	-0,2	-0,1	-0,9	-1,1
	Линия – №4(ФМС + партенокарпия)	9,8	9,6	+2,8	+1,7	+2,0	+0,9
	В среднем по признаку	НСР 2,1	НСР 2,1	+5,7	+5,1	+5,3	+5,2
Товарный урожай, кг/м ²	Линия – Б-3-1-8(ФМС)	0,0	0,00	+11,2	+11,4	+9,6	+10,9
	Линия – С-9464(ФМС),	0,0	0,00	+12,7	+12,2	+13,0	+12,9
	Линия – 322	8,5	8,10	+3,0	+3,0	+2,7	+2,3
	Линия – Б-2-5(ФМС + партенокарпия)	6,7	6,37	+2,4	+2,4	+2,5	+4,7

	Линия – 19/5	12,8	12,27	-1,1	+0,1	-0,9	-1,6
	Линия – №4(ФМС + партенокарпия)	9,3	9,3	+2,8	+1,7	+2,0	+0,9
	В среднем по признаку	НСР 1,9	НСР 1,6	+5,2	+5,1	+4,8	+5,0
Ранний урожай, кг/м ²	Линия – Б-3-1-8(ФМС)	0,0	0,00	+1,2	+1,2	+1,1	+1,5
	Линия – С-9464(ФМС),	0,0	0,00	+1,1	+1,3	+1,4	+2,0
	Линия – 322	0,4	0,37	+0,6	+0,5	+0,7	+0,7
	Линия – Б-2-5(ФМС + партенокарпия)	2,5	2,27	-0,9	-0,5	-1,1	-0,2
	Линия – 19/5	2,2	2,70	-0,7	-0,8	-0,7	-1,3
	Линия – №4(ФМС + партенокарпия)	2,4	1,4	-1,0	+0,7	-0,9	+0,7
	В среднем по признаку	НСР 0,5	НСР 1,1	+0,1	+0,4	+0,1	+0,6
Средняя масса плода, г	Линия – Б-3-1-8(ФМС)	0,0	0,00	+108,2	+104,0	+96,8	+92,8
	Линия – С-9464(ФМС),	0,0	0,00	+73,3	+77,1	+76,9	+71,5
	Линия – 322	105,0	103,10	+2,7	+1,3	-10,8	-10,6
	Линия – Б-2-5(ФМС + партенокарпия)	49,7	45,23	+14,9	+16,4	+21,2	+17,6
	Линия – 19/5	84,7	78,10	+6,7	+7,7	-1,8	+0,5
	Линия – №4(ФМС + партенокарпия)	86,3	80	+20,6	+16,2	+9,2	-13,5
	В среднем по признаку	НСР 15,8	НСР 15,7	+37,7	+37,1	+31,9	+26,4

В целом по двум схемам скрещивания наибольшей урожайностью в пленочных не-обогреваемых теплицах характеризовались гибриды F₁ Линия –Б – 3-1-8 х Линия – 19/7, Линия –Б – 3-1-8 х Линия – 19/3ж, Линия –С-9464 х Линия- 19/3, Линия –С-9464 х Линия- 19/7, Линия –С-9464 х Линия- 19/3ж и Линия –С-9464 х Линия- 19/8, сформировавшие 12,4-13,5 кг/м² плодов, что на 18,1-28,6 % больше, чем у стандарта. Плоды всех изучаемых гибридов хранятся на 14 – 41 день, или в 1,7 – 3,0 раза дольше, чем стандарт - сорт Доходный. Гибрид С-9464 х Линия 19/8 передан в ГСИ для испытания под названием Сапсан.

Выводы

Действие генов *rip* и *por*, регулирующих процессы созревания томатов, на признаки продуктивности и лежкости имеют одинаковый характер и могут быть равноценно использованы в селекции лежких форм.

Лучшей материнской формой, дающей максимальную прибавку по лежкости, общей и товарной урожайности у гибридов как с геном *RIN* так и *NOR* является Линия С- 9464.

Лучший гибрид F₁ - С-9464 х Линия 19/8 - передан для испытания в Государственную инспекцию по испытанию и охране сортов.

Литература

1. *Гаверши С.Ф.* Современные гибриды томата для сбора плодов кистями // Картофель и овощи, №2, 2000.
2. *Мальшев С.В., О.Г. Бабак, Некрашевич Н.А., Кильчевский А.В.* Разработка методов ДНК- типирования генов *rip*, *por* и *alc*, используемых для повышения лежкости плодов томата // Материалы VI Международной научной конференции «Генетика и биотехнология XXI века. Фундаментальные и прикладные аспекты».-Минск: Изд.цент БГУ, 2008. – с.126-128.

Резюме

Проведен сравнительный анализ действия генов *rip* и *por*, регулирующих процессы созревания томатов, на продуктивность и лежкость плодов создаваемых гибридов. Установлена равноценность использования линий с данными генами в селекции лежких форм. Выделены лучшие гибриды, сочетающие в себе высокие значения признаков продуктивности и лежкости и материнские формы, дающие максимальный прирост значений признаков.

Був проведений зрівнювальний аналіз поведінки генів *rin* і *nor*, які регулюють процеси визрівання томатів, на продуктивність і лежкість плодів створюваних гібридів. Встановлена рівноцінність використання ліній з цими генами в селекції лежких форм. Були виділені кращі гібриди, які сполучають в собі високі показники прізнаків продуктивності і лежкості, материнських форм, які дають максимальний приріст показників прізнаків.

Comparative analysis of the effect of genes *rin* and *nor*, regulating processes of tomato ripening on productivity and fruit shelf life of the hybrids under development, was carried out. Equivalence of using the lines with the given genes in breeding of long shelf life forms was established. The best hybrids, combining high values of traits for productivity and shelf life, as well as maternal forms, showing a maximum gain in trait values, were selected.

БАЗАЛІЙ В.В., ЛАВРИНЕНКО Ю.О., ІВАНІВ М.О.

*Херсонський державний аграрний університет
Україна, 73006, Херсон, вул. Р.Люксембург, 23*

ЕКОЛОГО-ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ УРОЖАЙНОСТІ ГІБРИДІВ КУКУРУДЗИ РІЗНИХ ГРУП ФАО В УМОВАХ ЗРОШЕННЯ

Встановлено, що оцінку потенціалу гібриду, або сорту доцільно проводити в екологічних випробуваннях, де можливо з'ясувати специфічну та загальну адаптивність до ґрунтово-кліматичних умов, визначити реакцію генотипу на варіювання факторів зовнішнього середовища та дати рекомендації практичному виробництву щодо найбільш перспективних зразків для конкретних регіонів. Несприятливі погодні умови, порушення технології призводять до значних коливань обсягів валових зборів та врожайності. Основними резервами підвищення ефективності рослинництва є удосконалення регіонального розміщення зернових культур, використання сучасних технологій та впровадження сортів і гібридів інтенсивного типу. Саме тому агроекологічні умови вирощування основних сільськогосподарських культур повинні бути під постійним детальним контролем при використанні нових сортів та гібридів. Найбільш виважений та досконалий засіб оцінки сортового складу є вивчення новітніх генотипів у конкретних агроекологічних умовах та визначення параметрів прояву генотипової та екологічної мінливості врожайності, екологічної стабільності [1-4].

Матеріали і методи

Завданням досліджень було вивчення реакції нових гібридів кукурудзи різних груп стиглості (ФАО 190-600) на агроекологічні умови вирощування в умовах зрошення Херсонської області. Досліди проводились протягом 2006-2008 рр. у чотирьох пунктах Херсонської області (три адміністративні райони – Дніпровський, Каховський, Іванівський). Оскільки межі районів не відповідають базовим елементам поділу за ґрунтово-екологічними вимогам зонального районування, то більш детальну характеристику дослідних ділянок наводимо за розробками В.А. Дем'яніна, В.Г. Пелиха, М.І.Полупана та інш. [5].

Перший екологічний пункт – дослідне поле Херсонського ДАУ (Іванівський район, підзона Сухостепова суха, педопарцела 3.29, ГТК_{V-IX}=0,51-0,60); другий пункт – дослідне поле Інституту землеробства південного регіону (Дніпровський район, підзона Сухостепова суха, педопарцела 3.15, ГТК_{V-IX}=0,51-0,60); третій пункт – Дослідне господарство «Каховське» (Каховський район, підзона Степова південно-помірна, педопарцела 227, ГТК_{V-IX}=0,61-0,66); Дослідне господарство «Асканійське» (Каховський район, підзона

Степова південно-помірна, педопарцела 229, ГТК_{V-IX}=0,61-0,66). Використовували загальноприйняті методичні вказівки [6].

Результати досліджень

Було вивчено реакцію десяти нових гібридів кукурудзи різних груп стиглості (від ФАО 190 до ФАО 600) на зміну агрокліматичних умов та погодних чинників.

Найбільш високий агрокліматичний потенціал був зафіксований у ДГ «Асканійське» - 108,0 ц/га (табл.1). Значно нижчим був рівень врожайності у дослідному господарстві «Каховське», хоч і знаходились ці господарства в одному адміністративному районі. Рівень врожайності інших двох пунктів досліджень – дослідного поля ХДАУ і Інституту землеробства ПР був проміжним (99,9 і 97,1 ц/га). Коливання врожайності гібридів кукурудзи в межах одного адміністративного району та однієї підзони з амплітудою в 33 ц/га вказує на суттєвий агрономічний вплив стосовно розкриття потенційних можливостей генотипу. І якщо в умовах високої агротехніки є передумови для чіткого визначення врожайності залежно від груп стиглості, то невиконання агротехнічних вимог при вирощуванні кукурудзи призводить до порушення рангування гібридів відносно їх декларованій Держсортслужбою групою стиглості та потенціалу продуктивності. Найбільш низька врожайність була зафіксована у підзоні Степовій південно-помірній, що є не адекватним біокліматичному потенціалу.

Таблиця 1

Генотипова мінливість врожайності гібридів у різні роки у різних екологічних градієнтах

Роки	Статистичні показники	Екоградієнт			
		Дослідне поле ХДАУ	Інститут землеробства ПР	ДГ «Каховське»	ДГ «Асканійське»
2006	\bar{X} , ц/га	102,67	101,85	77,53	111,28
	R, ц/га	38,4	46,60	32,8	49,4
	V _g , %	13,98	14,88	15,71	14,98
2007	\bar{X} , ц/га	99,70	95,71	74,96	107,94
	R, ц/га	39,2	39,9	29,3	41,4
	V _g , %	13,35	13,08	15,67	13,87
2008	\bar{X} , ц/га	97,19	93,70	75,30	108,02
	R, ц/га	34,4	41,8	29,6	39,7
	V _g , %	12,63	13,00	15,36	14,16
середнє	\bar{X} , ц/га	99,9	97,1	75,3	108,0

Даними дослідженнями не було передбачено визначення прорахунків в технології, проте чітке співпадіння врожайності за роками в кожному пункті свідчить про системність порушень агротехніки для конкретних господарств з нижчою врожайністю, а також постійну контрольованість технологічного забезпечення на оптимальному рівні у господарствах з високими показниками врожайності зерна кукурудзи. Генотипова мінливість була найвищою у дослідному господарстві «Каховське» (15,36-15,71%), проте у цьому екологічному пункті була зафіксована і найнижча середня урожайність. Тому, можливо, показники генотипового варіювання не завжди можуть бути надійними показниками для добору найбільш практично цінних генотипів.

Найвища врожайність (126,3 та 131,0 ц/га) спостерігалась у гібридів Борисфен 600СВ та Перекоп СВ (табл.2), що належать до пізньостиглої групи (ФАО 600) у Дослідному господарстві «Асканійське». Стабільно висока врожайність у цьому агроекологічному пункті була притаманна і середньопізньому гібриду Соколов 407МВ. Слід відмітити, що в середньому цей гібрид показав найвищу врожайність – 104,9 ц/га. Гібриди пізньої

групи, хоч і показали максимальну врожайність, все ж, за середніми даними, поступились середньопізним гібридам Борисфен 433МВ, Соколов 407МВ і середньостиглому гібриду Азов.

За середніми показниками по усім пунктам рівень врожайності гібридів різних груп стиглості (крім ранньостиглих гібридів Тендра і Кремінь 200СВ) мав мінімальні відмінності. Проте, це не означає, що потенційна врожайність вивчених гібридів знаходиться на одному рівні. Більш детальний аналіз продуктивності у різних пунктах показує, що високий рівень агротехнічного супроводу забезпечує зростання врожайності зерна гібридів відповідно зі зростанням групи стиглості. Таке явище спостерігалось у пунктах «Асканійське» та ХДАУ і це логічно вкладається в фізіологічно обґрунтовану теорію корелятивної залежності росту продуктивності від тривалості вегетаційного періоду. Проте, найбільш висока модифікаційна мінливість врожайності зерна спостерігалась якраз у пізньостиглих гібридів Перекоп СВ та Борисфен 600СВ, що вказує на їх високу чутливість до погіршення умов вирощування. В деяких випадках рівень їх врожайності падав нижче показників ранньостиглих та середньоранніх гібридів, що зовсім не відповідає генотиповому потенціалу цієї групи стиглості.

Таблиця 2

Урожайність гібридів кукурудзи різних груп ФАО та її мінливість (V_m , %) залежно від впливу модифікуючої дії ґрунтооекологічного пункту у різні роки

Гібриди	Статистичні показники	Роки			
		2006	2007	2008	середнє
Тендра	\bar{X} , ц/га	74,47	72,57	70,82	72,60
	Lim, ц/га	67,1-81,6	65,4-80,5	63,4-78,3	65,3-80,1
	V_m , %	9,78	10,39	10,60	10,24
Кремінь 200СВ	\bar{X} , ц/га	75,57	75,22	74,00	74,92
	Lim, ц/га	56,3-83,9	58,8-83,0	59,2-80,7	58,1-82,5
	V_m , %	17,13	14,73	13,43	15,11
Борисфен 250МВ	\bar{X} , ц/га	95,02	93,27	91,17	93,15
	Lim, ц/га	83,5-105,5	81,5-103,7	79,0-101,3	81,3-103,5
	V_m , %	9,50	9,82	10,15	9,83
Подільський 274СВ	\bar{X} , ц/га	100,45	98,40	95,98	98,27
	Lim, ц/га	87,7-112,4	86,7-109,4	83,7-106,7	86,0-109,5
	V_m , %	10,15	9,43	9,83	9,81
ВЦ 380МВ	\bar{X} , ц/га	105,90	99,85	97,67	100,40
	Lim, ц/га	98,1-116,2	86,9-111,3	84,7-108,8	86,9-112,1
	V_m , %	7,51	10,07	10,17	10,41
Азов	\bar{X} , ц/га	106,30	102,27	99,90	102,80
	Lim, ц/га	87,3-113,9	85,5-111,2	84,0-108,5	85,6-111,2
	V_m , %	11,95	11,32	11,02	11,37
Борисфен 433МВ	\bar{X} , ц/га	106,62	101,47	99,40	102,50
	Lim, ц/га	79,7-121,9	75,2-117,4	74,9-113,7	76,6-117,7
	V_m , %	17,56	17,97	17,00	17,46
Соколов 407МВ	\bar{X} , ц/га	109,7	103,9	101,17	104,92
	Lim, ц/га	88,3-120,1	83,4-120,2	81,0-116,8	84,2-119,0
	V_m , %	13,18	14,69	14,73	14,05
Перекоп СВ	\bar{X} , ц/га	106,97	100,65	97,67	101,75
	Lim, ц/га	75,6-126,3	70,3-120,8	69,3-115,9	71,7-121,0
	V_m , %	20,61	21,80	20,78	21,05
Борисфен 600СВ	\bar{X} , ц/га	104,55	98,15	95,25	99,30
	Lim, ц/га	60,7-131,0	55,9-121,9	55,4-118,0	57,3-123,6

	V _m , %	29,33	30,52	29,35	29,71
--	--------------------	-------	-------	-------	-------

Пункти випробування, що не відповідали вимогам оптимальних технологій (ІЗПР, «Каховське»), мали якраз таку непрогнозовану залежність. Найвищий рівень врожайності проявили гібриди середньоранній Подільський 274СВ (99,7 та 86,0 ц/га), середньостиглі ВЦ 380МВ, Азов (103,2-85,6 ц/га), середньопізній Соколов 407МВ. З погіршенням умов вирощування пізні гібриди різко знижували врожайність до рівня ранньостиглих. Особливо різко падала врожайність у нового інтенсивного гібриду Борисфен 600СВ до найнижчого показника – 57,3 ц/га, що свідчить про специфічну адаптивну реакцію гібридів кукурудзи різних груп стиглості і різного генотипового складу на агроекологічні умови вирощування.

Висновки. Гібриди кукурудзи різних груп стиглості проявляють специфіку реакції на агроекологічні чинники продукційного процесу. В більш сприятливих ґрунтово екологічних умовах та при оптимальному агротехнічному забезпеченні найбільш високу врожайність забезпечують пізньостиглі та середньопізні гібриди Соколов 407МВ, Перекоп СВ, Борисфен 600СВ (119,0-123,6 ц/га). Погіршення умов вирощування призводить до різкого падіння врожайності пізньостиглих гібридів до рівня ранньостиглих форм. Найбільш стабільно проявляють врожайність середньостиглі та середньоранні гібриди Подільський 274СВ, ВЦ 380МВ, Азов.

Література

1. *Хромяк В.М.* Оптимізація гібридного складу кукурудзи в умовах східної частини Степу України / В.М. Хромяк. Автореф. Дис. канд. с.-г. наук 06.01.09 / Інститут рослинництва. – Харків, 2005. – 18 с.
2. *Гурьев Б.П.* Методические рекомендации по экологическому сортоиспытанию кукурузы / Б.П. Гурьев, П.П. Литун, И.А. Гурьева. – Харьков: УкрНИИРСиГ, 1981. – 32 с.
3. *Найдьонов В.Г.* Еколого-генетична мінливість врожайності зерна кукурудзи в умовах південного Степу / В.Г. Найдьонов, М.О. Іванів, О.О. Нетреба, Ю.О. Лавриненко // Вісник Степу. Науковий вісник. – Випуск 4. – Кіровоград: Кіровоградський інститут АПВ, 2007. – С. 72-75.
4. *Лавриненко Ю.О.* Селекційно-технологічні аспекти підвищення стійкості виробництва зерна кукурудзи в умовах південного Степу / Ю.О. Лавриненко, С.В. Коковіхін, В.Г. Найдьонов, О.О. Нетреба // Бюлетень Інституту зернового господарства. – 2006. – № 28-29. – С. 136-143.
5. *Демьохін В.А.* Земельні ресурси Херсонської області – базовий фактор регіональної економічної політики / В.А. Демьохін, В.Г. Пелих, М.І. Полупан та ін. – К.: Аграрна наука, 2007. – 152 с.
6. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

Резюме

Установлены особенности проявления стабильности, генотипической и экологической изменчивости урожайного потенциала гибридов кукурузы ФАО 190-600 в различных агроэкологических условиях.

Визначено особливості прояву стабільності, генотипової та екологічної мінливості урожайного потенціалу гібридів кукурудзи ФАО 190-600 у різних агроекологічних умовах.

The study singles out homeostatic, ecological and genetic variability maize hybrids FAO 190-600 characterized by an adequate reaction to changes in growing conditions.

БАЗАЛІЙ В.В.,¹ ЛАРЧЕНКО О.В.¹, ЛАВРИНЕНКО Ю.О.², БАЗАЛІЙ Г.Г.²
¹ВНЗ «Херсонський державний аграрний університет» Мінагрополітики України
Україна, 73006, Херсон, вул. Рози Люксембург, 23, e-mail: office@ksau, Kherson.ua
²Інститут землеробства південного регіону УААН
Україна, 73483, Херсон, Наддніпрянське, ІЗПР

АДАПТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ СОРТІВ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ЗАЛЕЖНО ВІД УМОВ ВИРОЩУВАННЯ

Одним із найважливіших завдань аграрної політики України є суттєве збільшення і стабілізація виробництва зерна. Найвагоміший приріст урожайності озимої пшениці досягається впровадженням у виробництво нових сортів [1,2], збільшення урожайності за їх рахунок визначає і нові етапи сортозмін. В результаті селекційного удосконалення озимої пшениці її генетичний потенціал протягом семи сортозмін зріс у 2,5 рази [3], але він навіть за порівняно оптимальних умов вирощування реалізується лише на 50-60% [4], що пов'язано з проблемами адаптивності сортів.

Неадекватна реакція деяких сортів озимої пшениці на абіотичні чинники довкілля ставить вимогу цілеспрямованого використання їх у виробництві. Навіть зрошення не може створити повністю оптимальні умови на весь період вегетації озимої пшениці, повітряна посуха в несприятливих умовах південного Степу України іноді більш уразлива, ніж ґрунтова. Тому виникла необхідність ідентифікації сортів озимої пшениці за параметрами адаптивного потенціалу, цілеспрямованого їх використання.

Матеріали і методи

Вихідним матеріалом для аналізу були одинадцять сортів озимої пшениці: Херсонська безоста, Дріада 1, Одеська 267, Селянка, Куяльник, Знахідка, Лада одеська, Ніконія, Писанка, Вікторія одеська, Соломія (дворучка). Вони вивчалися при зрошенні і без зрошення у двох різних агрокліматичних зонах. Облікова площа ділянки 25 м², повторність чотирьохкратна. Така кількість агроваріантів створює умови для достатньо точного ранжирування показників адаптивного потенціалу. Ці параметри визначались на основі математичної моделі S.A.Eberhart, W.A.Rassell [5] суттєвість якої визначається в регресивному аналізі залежності урожайності сортів від індексу середовища. Коефіцієнт регресії (b_i) використовується для оцінки екологічної пластичності сорту, для визначення екологічної стабільності (S_{di}) використовували середнє квадратичне відхилення від лінії регресії

Результати та обговорення

Нині необхідна нова сортова політика, яка направлена на оптимізацію відповідності генетичних особливостей до умов їх вирощування. Використання позитивного ефекту цієї взаємодії у виробничих умовах шляхом проведення сортового складу до конкретних агротехнологічних умов, не викликає допоміжних витрат на інтенсифікацію технологій і сортозміни, але здатне підвищити урожайність в господарствах до 25% [6]. Кожен сорт озимої пшениці має свій набір лімітуючих урожайність чинників за умов стресових погодних або технологічних ситуацій. Рівень урожайності сортименту озимої пшениці в Україні в порівнянні з розвинутими західними країнами понижений. Проте це не тому, що сорти української селекції мають нижчий генетичний потенціал продуктивності і пристосованості до несприятливих умов зовнішнього середовища. Причини в тому, що не кожний сорт при зміні екологічного градієнта або стресового чинника володіє лише для нього властивими компенсаторними ефектами [7].

Нами зроблена оцінка порівняно нових сортів озимої пшениці і сортів, які достатньо довго знаходяться у виробництві посушливого Степу України. Вивчення їх протягом календарного року в контрастних умовах довкілля, які перевищують за розмахом мінливості урожайності у виробничих умовах, дозволяє підвищити надійність розроблених в дослідженнях рекомендацій.

Оцінка екологічної пластичності найбільш розповсюдженого в південному регіоні сорту Одеська 267 показала, що він має один із самих низьких показників коефіцієнта регресії (табл.1), що поряд з нижчою потенційною урожайністю, порівняно з новими сортами, показує на більш слабку реакцію на поліпшення умов вирощування.

Таблиця 1

Екологічна пластичність сортів озимої пшениці за урожайністю при різних умовах вирощування

Сорт	Коефіцієнт екологічної пластичності (b_i) залежно від умов і року вирощування					
	2006	2007	2008	2006	2007	2008
	зрошення			без зрошення		
Херсонська б/о	1,139	1,090	1,865	1,063	1,198	0,912
Дріада 1	0,910	1,076	0,923	0,812	1,040	0,933
Одеська 267	0,864	0,645	0,846	1,042	0,487	0,896
Селянка	0,943	0,965	1,041	0,984	0,875	1,086
Куяльник	1,864	1,825	1,312	1,143	1,547	1,329
Знахідка	1,645	1,145	1,109	1,114	1,857	1,645
Лада одеська	1,897	1,912	1,956	1,807	1,445	1,624
Ніконія	0,848	1,180	0,989	0,880	1,896	1,096
Писанка	1,890	1,923	1,843	1,896	1,142	1,198
Вікторія одеська	0,945	1,056	0,987	0,912	0,985	1,047
Соломія	0,860	0,683	0,862	0,754	0,423	1,082

Умови вирощування і погодні умови року мали значний вплив на рівень b_i , варіювання цього показника залежно від екологічних чинників відмічено практично в усіх вивчених сортах. У сорту Одеська 267 цей показник варіював від 0,487 до 1,042 за умов без зрошення, при зрошенні він був більш стабільним (0,645-0,864). Сорти озимої пшениці Куяльник, Знахідка, Лада одеська, Писанка мали найвищі показники екологічної пластичності, що поряд з високими показниками урожайності, вказує на ефективність вирощування їх за інтенсивними технологіями. Сорт Дріада 1 мав коефіцієнт пластичності на рівні одиниці і менше (табл.1). Враховуючи високий рівень урожайності цього сорту на високому агрофоні і порівняно низький показник пластичності вказує в першу чергу на більш слабку зниження сортом урожайності при погіршенні умов вирощування. Цей сорт має деяку перевагу над іншими сортами за пізніх строків сівби.

Сорт пшениці дворучка Соломія мав показник екологічної пластичності за роки досліджень і умов вирощування менше одиниці, особливо у 2007 році (0,423), коли цей показник сорту був абсолютним мінімумом серед сучасних сортів, що було слідством пошкодження добре розвинутих рослин (початок виходу в трубку) березневими заморозками. Тому сорт дворучка Соломія рекомендується для вирощування при сівбі ранньою весною або в пізні строки восени по чорному і зайнятому пару, пропашним попередникам.

Показники екологічної стабільності урожайності (S_{di}), як і екологічної пластичності (b_i) мали значну залежність від умов і року вирощування. Найбільш високу екологічну стабільність мали сорти Дріада 1, Куяльник, Ніконія, Вікторія одеська, Знахідка. Низьку екологічну стабільність в несприятливий 2007 рік як при зрошенні, так і без зрошення мали Лада одеська, Писанка, Соломія. Сорт Одеська 267 і Херсонська безоста за рівнем екологічної стабільності дещо поступались сучасним новим сортам озимої пшениці, що вказує на їх кращу пристосованість до створених умов вирощування, вони мають більшу передбаченість результатів при впровадженні різних технологій вирощування. (табл.2).

Таблиця 2

Екологічна стабільність сортів озимої пшениці за урожайністю залежно від умов вирощування

Сорт	Екологічна стабільність ($S^2 d_i$) залежно від умов і року вирощування
------	---

	2006	2007	2008	2006	2007	2008
	зрошення			без зрошення		
Херсонська б/о	18,8	32,4	14,5	16,4	24,8	12,6
Дріада 1	9,8	10,1	6,9	6,8	10,8	9,4
Одеська 267	16,4	24,5	9,8	16,8	16,9	10,7
Селянка	18,4	30,8	16,3	12,4	18,6	12,6
Куяльник	6,8	10,8	9,8	6,4	14,6	9,1
Знахідка	8,9	12,5	10,3	5,6	13,8	10,6
Лада одеська	22,1	32,4	20,1	18,6	26,8	20,1
Ніконія	14,1	18,9	12,4	12,6	18,5	14,4
Писанка	22,1	32,1	20,1	18,3	28,4	14,2
Вікторія одеська	10,2	16,4	14,8	9,6	15,7	10,6
Соломія	10,4	32,4	10,8	16,4	34,6	12,2

Висновки

Вивчення сучасних сортів озимої пшениці показало, що досягнуто значного прогресу в селекції на підвищення параметрів адаптивності. Нові сорти мають перевагу за ступенем використання в сприятливих умовах вирощування (екологічна пластичність) і більш стабільні за врожайністю при мінливості умов вирощування. Необхідно вивчати нові сорти озимої пшениці при комбінованому використанні оптимальних і стресових умов за водозабезпеченістю рослин, це дає можливість повніше оцінити адаптивний потенціал сорту і дати конкретні рекомбінації по його вирощуванню. Впровадження адаптивних систем використання сортів, заснованих на використанні позитивних генотип - середовищних ефектів, дозволить в значній мірі підсилити перевагу нових сортів, зробити виробництво зерна озимої пшениці більш ефективним і конкурентноздатним.

Література

1. Литвиненко М.А. За доброго господарювання пшениця у нас виросте не гірша, ніж в Канаді/ Литвиненко М.А.// Зерно і хліб. -2005.- №4.- С. 39-41.
2. Ситник В.П. Наукове забезпечення виробництва конкурентноспроможного зерна в Україні/ Ситник В.П.// 36 наук. Праць ІЗ УААН. – К., 2004. – С. 5-9.
3. Литвиненко М.А. Теоретичні основи та методи селекції озимої м'якої пшениці на підвищення адаптивного потенціалу для умов Степу України/ Литвиненко М.А.// Автореферат докторської дисертації – К., 2001. – 46 с.
4. Созінов О.О. Нові рубежі в селекції рослин/ Созінов О.О.// Вісник аграрної науки. – 2000. - № 12. – С. 22-24.
5. Eberhart S.A. Stability parameters for comparing varieties/ Eberhart S.A., Russell W.A.// Crop. Sci. – 1966. - №1. – V.6. – P. 36 -40.
6. Кудряшов И.Н. Сорт, как фактор повышения и стабилизации производства зерна озимой пшеницы/ Кудряшов И.Н.// Селекция озимой пшеницы: сб. докл.на науч. – практ. Конференции «Научное наследие академика И.Г.Калиненко». – Зерноград, 2001. – С. 138-144.
7. Власенко В.А. Підвищення продуктивного і адаптивного потенціалів пшениці м'якої озимої/ Власенко В.А., Кочмарський В.С., Коломієць Л.А., Маринка С.М.// Фактори експериментальної еволюції організмів. – К.: Логос, 2008. – Т.5.- С. 25-30.

Резюме

Приведена порівняльна оцінка сортів озимої пшениці останніх двох сортозмін за рівнем їх екологічної стійкості, конкретизовані деякі критерії адаптивної системи оптимізації сортового складу. Вирощування сортів різного ступеню інтенсивності, генетично і біологічно різномірних дозволяє ефективно використати агроекологічний потенціал кожного регіону.

Приведена сравнительная оценка сортов озимой пшеницы последних двух сортосмен по уровню их экологической устойчивости, конкретизированы некоторые критерии адаптивной системы оптимизации сортового состава. Возделывание сортов разного уровня интенсивности, генетически и биологически разнородных позволяет эффективно использовать агроэкологический потенциал каждой зоны.

A comparative study of winter wheat varieties in the last 2 croprotations according to the degree of their ecological resistance is conducted; some criteria of the adaptive system for varietal composition optimization are concretely defined. Cultivation of the cultivars with a different degree of intensity, genetically and biologically heterogeneous, permits to utilize agroecological potential of each area effectively.

ВИРОВЕЦЬ В.Г., ЛАЙКО І.М., СИТНИК В.П., ЩЕРБАНЬ І.І., КИРИЧЕНКО Г.І., ОНУПРІЄНКО Л.Г.

Інститут луб'яних культур УААН,

Україна, 41400, м. Глухів Сумської обл., вул. Терещенків, 45, e-mail: ibc@sm.ukrtel.net

ОДНОРІДНОСТАБІЛЬНА ПОПУЛЯЦІЯ, ЯК СОРТОВА ОЗНАКА СУЧАСНИХ ОДНОДОМНИХ КОНОПЕЛЬ

Коноплі посівні (*Cannabis sativa* L.) є однією з стародавніх луб'яних культур світу, які не втратили своєї популярності і на сьогоднішній день завдяки цінним яkostям волокна і насіння. З часів свідомого землеробства коноплі відомі як дводомна культура, стебло-стій якої складався з двох статевих типів – матірки і плосконі у співвідношенні 1:1. Перші жіночі (фемінізовані), а другі – чоловічі (маскулінізовані) рослини з відповідним габітусом. Жіночі рослини представляють щільне компактне суцвіття з густо усіяними квітками впереміж з недорозвинутими листками. Чоловічі рослини мають розлогу волоть з рідко розміщеними квітками і незначною кількістю листків. Двodomні коноплі – це облігатно перехреснозапилна з допомогою вітру (рідше комах – бджіл) культура, усі особливості будови генеративних і вегетативних органів якої направлені на всіляке виключення самозапилення [1-3].

В господарській діяльності коноплесіючих господарств всіх форм власності із посівів дводомних конопель необхідно вилучати чоловічі рослини, для чого слід затрачувати близько 20-25 людино-днів на гектар, що виливається у дуже значні витрати [4, 5].

Звернення до філогенезу культури, сутність гіпотези якого поділяють більшість дослідників, говорить про те, що сучасні коноплі представляють результат тривалої еволюції рослин з гермафродитними квітками під дією природного добору до роздільностатевих одnodomних з поступовою диференціацією квіток на окремих рослинах, визначаючих їх морфологічні, біологічні і фізіологічні особливості [6]. Таким чином утворилась дводомна форма конопель, здатна відтворювати потомство, найбільш пристосоване до умов оточуючого середовища.

Розвиток біологічної і сільськогосподарської науки позитивно вплинув і на коноплярську галузь, що привело до створення нових високопродуктивних дводомних і одnodomних конопель. Вирішуючи нові виникаючі проблеми суспільства навколо конопель, селекція була використана як засіб боротьби з наркоманією шляхом створення наркотично нейтральних сортів.

Одним із важливих заходів і на сьогоднішній день залишається впровадження у виробництво нових сортів одnodomних конопель, стабільно зберігаючих ознаку одnodomності в процесі репродукування насіння.

Матеріал і методика

Одnodomні коноплі у порівнянні з дводомними представляють порівняно молоду

біологічну форму, робота з якою в Україні не вкладається і в сторіччя. Вважається, що перші дослідження із створення однодомних конопель співпали з організацією Інституту конопель в 1931 році на базі зональної дослідної станції (м. Глухів Сумської обл.) за ініціативою акад. М.І. Вавилова.

Глибоко проаналізувавши результати перших дослідників XVIII-XIX століть з біології культури і зокрема статі конопель, а також керуючись прогнозами видатних біологів Т. Моргана і М.І. Вавилова щодо обнадійливих перспектив із створення однодомних конопель, видатний генетик академік М.М. Гришко (1901-1964) безпосередньо приступив до створення форм конопель, вирощування б яких сприяло проведенню механізації збирання. Це могли бути коноплі, у яких плоскінь дозрівала б одночасно з матіркою або – матірка з плоскінною [6]. При цьому не виключалось і створення власне і однодомних конопель. Але перші успіхи з одночаснодозріваючими коноплями дещо затримали цей процес, допоки виявилось, що ознака одночасного дозрівання є досить нестабільною і на другий-третій рік кількість рослин звичайної плосконі швидко наближалась до дводомних конопель.

Невдача з одночасно дозріваючими коноплями не зупинила творчі пошуки селекціонерів, а спонукала до перегляду методів вирішення даної проблеми [7].

У зв'язку з цим провідні селекціонери Є.С. Гуржій та Г.Й. Аринштейн поставили за мету створити однодомну форму конопель, у якій за домінуючий статевий тип вибрали однодомну фемінізовану плоскінь, свідомо знехтувавши тим, що вона мала дрібне насіння. Позитивною ознакою цього статевого типу було те, що жіночі і чоловічі квітки мали найменший розрив у цвітінні. Порівняно за короткий термін був створений цілий ряд сортів однодомних середньоросійських конопель з переважаючим складом в популяції рослин однодомної фемінізованої плосконі. При загальній кількості однодомних рослин у 95,5 на однодомну фемінізовану плоскінь приходились 69,3, а на однодомну матірку – 20,2%. В незначній кількості в стеблостій однодомних конопель зустрічались рослини звичайної матірки (0,3%) та звичайної плосконі (0,7%) [8,9].

Створення середньоросійських та південних однодомних конопель, сорти яких відрізнялись між собою за морфологічними та господарськими ознаками і в тому числі за співвідношенням між статевими типами, не стало вирішальною умовою для подальшого росту продуктивності і високої стабільності. У зв'язку з цим нами селекційна робота поступово була переорієнтована на такий статевий тип як однодомна матірка, не послабляючи дії добору на зближення термінів цвітіння жіночих і чоловічих квіток. При цьому цей статевий тип має крупніше насіння, а за їх масою поступається тільки рослинам звичайної матірки дводомних конопель [10].

Враховуючи суттєві зміни нових сортів у порівнянні з попередніми, було проведено їх детальне вивчення за морфологічними, біологічними і технологічними ознаками. Було встановлено, що завдяки багаторічній селекції у напрямку поліпшення статевого складу сорту ЮСО-31 у більшій половині рослин (52,4%) відбулося зближення термінів цвітіння жіночих і чоловічих квіток. В цьому сорті були виявлені цілі родини з раннім початком цвітіння чоловічих квіток у 61-93% рослин однодомної матірки [11].

Підсумком інтенсивної селекції в Інституті луб'яних культур УААН та Синельниківській селекційно-дослідній станції Інституту зернового господарства УААН стало створення та занесення до державного Реєстру 11 сортів однодомних конопель, серед яких Золотоніські 11, ЮСО-31, Дніпровські однодомні 14, Глухівські 33, Золотоніські 15, Глухівські 46, Синельниківські однодомні 3, Глера та Гляна. Ці сорти за результатами міжнародних випробувань набули популярності за кордоном, а ряд із них було зареєстровано в країнах ЄС та Канаді [12].

Популярність українських сортів однодомних конопель завдячується, перш за все, низьким вмістом канабіноїдів, високою продуктивністю на фоні порівняно короткого вегетаційного періоду. В той же час впровадження цих сортів за кордоном наштовхнулось на невідповідність щодо наявності рослин звичайної плосконі в посівах однодомних конопель. Селекційно-насінницька робота в Україні обумовлена методичними вказівками з

виробництва сортового насіння [13], якими допускається присутність рослин звичайної плосконі в посівах супереліти, еліти, першої та другої репродукцій в межах 0,2, 0,5, 5,0 і 25,0%. Це не співпадає з міжнародними вимогами – відповідно не більше 0,01, 0,02, 0,2 і 1,0%.

На основі глибокого аналізу сучасних методів селекції однодомних конопель, був проведений пошук нових способів, направлених на створення стабільної популяції за ознакою однодомності. В якості вихідного матеріалу був залучений сорт ЮСО-31, у якого в більшій половині рослин відмічалось зближення в часі цвітіння жіночих і чоловічих квіток, що не могло позитивно не вплинути на підвищення стійкості ознаки однодомності. При подальшому вивченні сортопопуляції було виявлено, що не всі родини (сім'ї) в однаковій мірі генетично обумовлені до вищеплення рослин звичайної плосконі. Відбір таких сімей проводиться за допомогою класичного методу половинок шляхом посіву їх в спеціальному контрольному розсаднику [14]. Таким чином, залучивши ряд методів з попередньої оцінки генотипу елітних рослин до здатності вищеплювати звичайну плоскінь, корекції одночасності цвітіння жіночих і чоловічих квіток [15], а також способу тестування сортів однодомних конопель в осінньо-зимовий період на сортову типовість [16], констатували про позитивний ефект з поліпшення популяції однодомних конопель за статевим складом. Ці розробки були покладені в основу удосконаленої методики селекційно-насінницької роботи з однодомними коноплями.

Результати і обговорення

В селекції однодомних конопель досягнуті значні успіхи як стосовно елімінації наркотичної активності при збереженні і наступному підвищенні показників урожайності, так і в створенні однорідної стабільної популяції за ознакою однодомності. Селекція конопель привела до впровадження у виробництво практично нового покоління ненаркотичних сортів однодомних конопель з якісно поліпшеною ознакою за однодомністю, коли рослини звичайної плосконі не є складовою частиною популяції, як статевий тип, а зустрічаються випадково, як домішки. Це стало наслідком цілої низки заходів оцінки селекційного матеріалу за комплексом ознак

Враховуючи біологічні особливості конопель, і, в першу чергу перехреснозапилність, кожна сім'я в період цвітіння проходить оцінку за статевим складом в спеціальному розсаднику (табл. 1). Перед цим родоначальна рослин оцінюється за морфологічними, біологічними і технологічними ознаками, включаючи висоту, загальний габітус, статевий тип, співвідношення між жіночими і чоловічими квітками в суцвітті, схильність насіння до осипання, стійкість до пошкодження шкідниками і хворобами, вміст канабіноїдів, вміст первинного і загального волокна, маса насіння і тривалість вегетаційного періоду. В результаті цих комплексних дій на протязі декількох років поступово підвищується також і гомозиготність сімей за однорідністю статевих типів.

На прикладі цього сорту чітко в динаміці простежується ефективність попереднього контролю за сім'ями щодо їх потенційної генетичної здатності до вищеплювання рослин звичайної плосконі. Особливо це чітко простежується в динаміці. Так, в перші роки (1999-2000), коли приступили до проведення цих заходів, з висіяних відповідно 49 і 98 сімей було вибракувано 55,1 і 44,9%, тобто майже у кожній другій проявились рослини звичайної плосконі. Таким чином, для посіву розсадника супереліти використовується насіння тільки з тих сімей, у яких не були зафіксовані рослини плосконі.

Таблиця 1

Дія сімейно-групового добору на гомозиготність популяції сорту Гляна, розсадник випробування 2001-2008 рр.

Рік	Висіяно сімей, шт.	Вирощено рослин в кожній сім'ї, шт.	Вибракувано сімей з наявністю рослин звичайної плосконі, %
2001	80	7684	17,5
2002	59	4586	11,9

2003	70	11310	2,9
2004	200	29016	1,5
2005	200	24146	1,5
2006	200	68446	4,0
2007	200	48438	3,0
2008	196	29556	2,6

Вимоги до стабілізації ознаки однодомності сортів конопель завжди були актуальними, ступінь яких визначався існуючою системою насінництва, допускаючого в другій репродукції до 25% рослин звичайної плоскої. При цьому передбачалось в розсадниках супереліти і еліти регулярне проведення бракувань до цвітіння рослин звичайної плоскої. Вирощування насіння українських сортів ненаркотичних однодомних конопель, які були зареєстровані в країнах ЄС і Канаді, не було прийнято за таких умов, оскільки це потребувало значних затрат коштів. Це стало ще одним важливим доказом в невідкладному удосконаленні системи первинного насінництва сучасних однодомних конопель. Цілеспрямована багаторічна селекція на збільшення в популяції рослин однодомної матірки привела до превалюючої кількості рослин цієї статі. Перевага надавалась тим рослинам однодомної матірки, у яких в суцвітті переважали жіночі квітки.

Слід підкреслити, що популяція сучасних сортів однодомних конопель досить однорідна і представлена в основному однодомними рослинами, серед яких на однодомну матірку приходиться від 85,6 (Глухівські однодомні 18) до 97,9% (Глесія). При цьому серед однодомної матірки від трьох до чотирьох чвертей приходиться на рослини, у яких в суцвітті більше жіночих квіток, чим чоловічих. Висока однорідність стеблостою практично виключає із складу популяції рослини звичайної матірки і звичайної плоскої, чим до мінімуму уповільнюється спонтанний реверс до відновлення дводомної форми (табл. 2).

Таблиця 2

Зміна співвідношення за статевим складом рослин сорту ЮСО-31 в процесі виробничого використання. Грунтовий контроль, середнє за 2003-2008 роки

Статеві типи	Репродукція. Кількість рослин, %			
	супереліта	еліта	перша репродукція	друга репродукція
Однодомна фемінізована матірка	91,3	93,1	88,7	82,2
в т.ч. рослин з більшістю жіночих квіток	78,9	60,8	72,1	64,7
Однодомна фемінізована плоскої	8,6	6,8	10,8	15,7
Фемінізована плоскої	0	0	0	0
Однодомні маскулінізовані рослини	0,1	0,1	0,4	0,1
Звичайна плоскої	0	0	0,1	2,0

Висновки. З часу впровадження у виробництво однодомних конопель завжди існувала і проблема створення нових сортів стабільних за ознакою однодомності або збереження її в процесі репродукування насіння. Але більшість заходів виявлялось безуспішними, аж поки не була розроблена в останні роки концепція стабілізації ознаки однодомності в процесі селекції. Створення сортів однодомних конопель стабільних за ознакою однодомності стало наслідком довготривалих досліджень з селекції і насінництва конопель. Головними складовими цих заходів є формування популяції найбільш продуктивного стеблостою з основного статевого типу – однодомної фемінізованої матірки, корекції термінів цвітіння жіночих і чоловічих квіток і попереднього контролю за гетерозиготністю сімей до вищеплення рослин звичайної плоскої при суворому дотриманні вимог просторової ізоляції.

Відсутність рослин звичайної плоскої в селекційних розсадниках і розсадниках первинного насінництва також обумовила високу типовість сорту ЮСО-31 і в виробничих посівах. Так, за даними апробації посівів першої репродукції сорту ЮСО-31 в Інституті луб'яних культур типовість у 2006 році (площа 267 га) склала 99,96, у 2007 р. (195 га) – 99,96 і в 2008 р. (222 га) – 99,97%. При цьому з кожного гектара посівів було зібрано, відповідно, по 5,7; 4,0; і 11,0 ц/га насіння.

Література

1. *Аринштейн А.И.* Конопляное растение // Конопля // ред. Г.И. Сенченко. – М.: Из-во с.-х. литературы, журн. и плак. – 1963. – С. 17-36.
2. *Сенченко Г.И., Демкин А.П.* Сорты конопли, их районирование и семеноводство // Конопля // ред. Г.И. Сенченко. – М.: Из-во с.-х. литературы, журн. и плак. – 1963. – С. 94-120.
3. *Аринштейн А.И., Мигаль Н.Д.* Влияние количества пыльцевых зерен конопли на их прорастание, рост пыльцевых трубок и урожай гибридных семян // Агробиология. – 1965. – №1 – С.151-153.
4. *Демкин А.П., Астахова А.В.* Дальность полета и жизнеспособность пыльцы конопли // Работы по биологии, селекции и семеноводству конопли: Тр. ВНИИЛК: – М. – 1952. – Вып.21. – С.77-85.
5. *Демкин А.П.* Семеноводство и соросмена однодомных сорос конопли // Бюл. Научн.-техн. информ. ВНИИЛК. – Глухов. – С.7-12.
6. *Гришко Н.Н.* Одновременно созревающая конопля // М.: “Сельхозгиз”. – 1937. – 53 с.
7. *Вировець В.Г., Лайко І.М., Ситник В.П., Щербань І.І., Кириченко Г.І.* Стабілізація популяцій однодомних конопель за статевим складом у процесі інтенсивної селекційно-насінницької роботи // Збірник наукових праць Інституту луб'яних культур УААН. – Глухів: ІЛК. – 2007. – Спецвипуск. – С.48-59.
8. *Аринштейн А.И.* Итоги селекции однодомной конопли // Труды ВНИИЛК: – 1957. – Вып. 22. – С.157-168.
9. *Аринштейн А.И., Гуржий Е.С.* Итоги селекции однодомной конопли // Труды ВНИИЛК к 25-летию института. – К.: Госсельхозиздат УССР. – 1959. – Вып. XXIV. – С.183-201.
10. *Вировець В.Г.* Создание высокопродуктивных сортов конопли не обладающих наркотической активностью: Автореф. дис. ... доктора с.-х. наук: 06.01.05 / Институт сахарной свеклы. – Киев, 1992. – 43 с.
11. *Лайко И.М.* Изучение биологических признаков и свойств новых сортообразцов конопли в селекционных целях // Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. 06.01.05 / Институт эфиромасличных культур. – Симферополь, 1995. – 20 с.
12. *Вировець В.Г., Ситник В.П., Логінов М.І., Орлов М.М.* Перспективи селекції луб'яних культур // Вісник аграрної науки. – 2000. - №12. – С.66-67.
13. *Сенченко Г.И., Ситник В.П., Вировець В.Г.* Производство сортовых семян конопли. Методические указания. – М.: Агропромиздат. – 1982. – 23 с.
14. Пат №6653, UA, МКН 7 А 01 Н1/04. Спосіб підвищення (збереження) сортової типовості однодомних конопель / *В.П. Ситник, І.І. Щербань, В.Г. Вировець, І.М. Лайко* (Україна). - №20041008659; Заявл. 25.10.04., Опубл. 16.05.05., Бюл. №5.
15. Пат № 3383. UA, МКН 7А 01 Н1/04. Спосіб добору рослин однодомних конопель на одночасність цвітіння / *І.М. Лайко, В.Г. Вировець* (Україна). – Опубл. 15.11.04., Бюл. № 11.
16. Патент на користу модель №23782. UA, МКН (2006) А 01 Н 1/04. Спосіб тестування сортів однодомних конопель на стабільність ознаки однодомності / *В.Г. Вировець, С.В. Міщенко, В.П. Ситник, І.М. Лайко, Г.І. Кириченко* (Україна). – Опубл. 11.06.07. Бюл. №8.

Резюме

З часів свідомого землеробства коноплі посівні відомі як дводомна культура з дво-

ма статевими типами – матіркою і плоскінню у співвідношенні 1:1. Двудомність, як апогей адаптації рослин в процесі еволюції, з боку господарського використання культури потребує значних витрат на вилучення чоловічих особин. Перші сорти однодомних конопель виявились нестабільними за ознакою однодомності. В результаті систематичних цілеспрямованих селекційно-насінницьких досліджень розроблена система заходів обмеження дії перехресного запилення між різними статевими типами і звуження гетерозиготності родин до потенційної здатності відновлення в потомстві рослин звичайної плосконі.

Со времен сознательного земледелия конопля посевная известна как двудомная культура с двумя половыми типами – матеркой и посконою в соотношении 1:1. Двудомность, как апогей адаптации в процессе эволюции, со стороны хозяйственного использования культуры влечет за собою значительные затраты на выборку мужских особей. Первые сорта однодомной конопли оказались нестабильными за признаком однодомности. В результате систематических целенаправленных селекционно-семеноводческих исследований разработана система мероприятий ограничения действия перекрестного опыления между различными половыми типами и сужения гетерозиготности семей относительно потенциальной способности к восстановлению в потомстве растений обычной поскони.

From conscious farming hemp is known as a dioecious crop with two sexual types – pistillate hemp and staminate hemp 1:1 respectively. Dioeciousness as a method of adaptation of plants in the process of evolution on the side of economic use of the crop needs significant expenses for the exception of masculine individuals. The first varieties of monoecious hemp appeared to be unstable for the sign of monoeciousness. As a result of systematic directed selective seed research the system of measures of limitation of influence on cross pollination between different sexual types and the narrowing of heterozygosity of families to potential ability of renewal the ordinary staminate hemp in plant progeny is developed.

ГОЛЕМБІОВСЬКА С.Л., ОСТАПЧУК А.М., МАЦЕЛЮХ Б.П.

*Інститут мікробіології і вірусології НАН України,
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ МСП, ДОЗ3680, Україна
E-mail: GolembiovskaSofia@gmail.com*

БІОСИНТЕЗ КАРОТИНОЇДІВ ПРЕДСТАВНИКАМИ РОДУ *STREPTOMYCES*

Синтез каротиноїдів нефотосинтезуючими мікроорганізмами, до яких відносяться стрептоміцети, основні продуценти антибіотиків та інших біологічно активних речовин, був помічений в 70-х роках минулого століття. Вони утворюють прості С40 – каротиноїди, такі як лікопін, β - каротин, зеаксантин, астаксантин та інші. Біосинтез цих пігментів у багатьох стрептоміцетів індукується синім світлом ($\lambda = 450-550\text{nm}$). Показано, що цю ознаку продуценти з такими криптичними кластерами можуть повністю втрачати. На сьогодні вивчено кілька сотень видів стрептоміцетів, п'ята частина з яких здатна до фотоіндукції [1, 10]. З іншої сторони зростає кількість видів стрептоміцетів, у яких одержані мутації, що приводять до розблокування криптичних *crt* – кластерів [3].

Японські дослідники в 1995 році показали, що в *S. setonii* ISP5395, який в нормі не утворює каротиноїди, після регенерації протопластів можна отримати каротинсинтезуючі мутанти з частотою 10^{-4} та 10^{-5} . У одного з мутантів автори виявили стресчутливий регуляторний ген *crtS*. Сиквенс аналіз даного гену показав його спорідненість до тих генів, що кодуєть стрес чутливі сигма фактори в *Bacillus subtilis*[6].

У 2001 році Лі [7] з співавторами клонували у *S. griseus* фрагмент ДНК, що має кластер генів біосинтезу каротиноїдів. Клонований фрагмент складався з двох конвергентних

оперонів: *crtE-I-B-V* та *crtY-T-U*. На основі висококопійної плазмиди були створені гібридні плазмиди з генами каротиногенезу. Вони вносилися в *S. griseus* IFO13350 і приводили до утворення каротиноїдів. Була також дослідження дія стресчутливого регуляторного гену *crtS*. Розміщений на плазміді ген *crtS* розблокував роботу власного кластера генів біосинтезу каротиноїдів у *S. griseus*. Отже, синтез каротиноїдів в *S. griseus*, аналогічно *S. setonii*, контролюється *crtS* геном, продуктом якого є сигма фактор, що ініціює транскрипцію генів каротиногенезу. На сьогоднішній день в секвенованому геномі *S. griseus* знайдено три копії кластера генів каротиногенезу [9]. Але, до сих пір, у *S. griseus* IFO13350 не вдається одержати індуковані каротинсинтезуючі мутанти.

У *S. coelicolor* A3(2) [11] та *S. avermitilis* [5] гени каротиногенезу містять також два оперони, що складаються з семи генів протяжністю по 9 т.п.н. Для *S. coelicolor* A3(2) оперони каротиногенезу є конвергентними, фланковані регуляторними ділянками, що містять два дивергентні оперони – *litR – Q*, *litS – A – B* (*lit* - light-induced transcription). Холофермент РНК полімерази містить σ^{LitS} протеїн, що активує транскрипцію генів біосинтезу каротиноїдів *in vitro*. Надекспресія гену *litS* є передумовою конститутивного утворення каротиноїдів в штамі дикого типу. Ці результати показують, що σ^{LitS} діє як світло чутливий сигма фактор, який активує транскрипцію біосинтезу *crt* генів. Геном *S. avermitilis* має кластер з семи генів каротиногенезу з двох дивергентних оперонів. Але здатність синтезувати каротиноїди цим штамом не зафіксована.

Кластери криптичних генів досліджених стрептоміцетів містяться на кінці лінійної хромосоми, для якої характерні TIR повтори. Ця ділянка стрептоміцетів зазнає високої генетичної нестабільності і частота спонтанних мутацій у деяких видів досягає 10^{-3} . TIR у стрептоміцетів є продуктом різних механізмів еволюції в порівнянні з рештою хромосом, які виявляють філогенетичну спорідненість і високу консервацію розташування генів [7].

У *Streptomyces globisporus* 1912 (відділ генетики мікроорганізмів ІМВ НАНУ) були отримані спонтанні та індуковані нітрозогуанідином мутанти, які конститутивно синтезують каротиноїди на різних типах повноцінних та мінімальних середовищах без індукції синім світлом: рожеві - *4Lcp*, *R3Lcp* і червоні - *4Crt*, *6Crt*, *7Crt*, *RV Crt*, *R3Crt* мутанти. За допомогою методів тонкошарової хроматографії та спектрофотометрії попередньо визначено, що рожеві мутанти синтезують один основний каротиноїд – лікопін, а червоні, крім лікопіну, синтезують бета – каротин[2].

Застосований нами метод вискоефективної рідинної хроматографії дозволив зробити оцінку кількісному складу синтезованих каротиноїдів у двох різних за кольором мутантів *4Lcp* та *4Crt*.

Матеріали і методи

Об'єктом дослідження були два каротинсинтезуючі штами *S. globisporus* 1912: *4Crt* з темно – червоним кольором колоній та, отриманий від нього червоно-рожевий спонтанний мутант - *4Lcp*. Культури стрептоміцетів вирощували на агаризованому соєво – кукурудзяному середовищі протягом 5 діб. Поверхневий міцелій зшкрібали скальпелем з поверхні агару. Сиру біомасу вносили в фарфорову ступку, обезвожували в 5 об'ємах етилового спирту, центрифугували при 5тис об/хв та розтирали з кварцевим піском. Каротиноїди екстрагували хлороформом, центрифугували та фільтрували через бактеріальний фільтр з порами 0,2мм. Ідентифікацію каротиноїдів проводили за допомогою хроматографа Agilent 1200 колонка C_{18} , елюент ацетонітрил : метанол : тетрагідрофуран (58 : 35 : 7), 2мл/хв [10]. Абсорбцію спектрів поглинання визначали при довжині хвилі 450 нм. Для контролю використовували екстракцію з плодів томатів для ідентифікації і міцелію мукорового гриба *Blakeslea trispora* – продуцента бета - каротину.

Результати та їх обговорення

Аналіз каротиноїдів у різних за забарвленням мутантів *4Crt* та *4Lcp* методом вискоефективної рідинної хроматографії підтвердив попередні результати тонкошарової хроматографії та спектрометрії [2]. Червоний мутант *4Crt* синтезує два основних каротиної-

ди: лікопін та бета – каротин. Рожевий мутант *4Lcp* продукує один основний пігмент – лікопін.

Як видно з графіка на рисунку 1 червоний штам *4Crt* у великих кількостях синтезує два каротиноїди (№1 та №2). Найвищий пік №1 належить каротиноїду з часом затримки 7,614 хв і становить 47% від кількості інших каротиноїдів, що утворює мутант. Аналогічний час виходу каротиноїду лікопіну було показано методом ВЕРХ для плодів томатів. Другий каротиноїд пік №2 з часом затримки 14,598 хв і площею піка 22% ми ідентифікували як бета - каротин. Бета – каротин, синтезований мукоровим грибом мав аналогічний час затримки при аналізі ВЕРХ. Синтез інших сполук мутантом *4Crt*, що мали максимуми поглинання при хвилі 450 нм не перевищував 30%. Ці речовини можуть бути попередниками даних каротиноїдів або їх ізомерами.

Крім того, на хроматографі Agilent було досліджено максимуми спектрів поглинання каротиноїдів №1 та №2. Максимуми поглинання каротиноїду №1 з Rt 7,614хв становили 446, 472, 502 нм і співпадають з літературними даними стандартного лікопіну (*all-trans* ізомери). Відповідно, каротиноїд №2 з Rt = 14,598 - бета - каротин характеризувався максимумами поглинання 456 та 476 нм [4].

Як видно з графіка на рисунку 2 рожевий штам *4Lcp*, на відміну від його попередника *4Crt* не синтезує бета – каротину, а накопичує попередник бета – каротину - лікопін в значно більшій кількості. Штам *4Lcp* утворює 80% лікопіну від суми всіх інших каротиноїдів, що синтезуються мутантом. Накопичення лікопіну в культурі продуцента *4Lcp* становить 2,11 мг/г сухої біомаси і 30 мг/л соєво – кукурудзяного середовища. Результати накопичення лікопіну є перспективними для подальшого дослідження мутанта *4Lcp*.

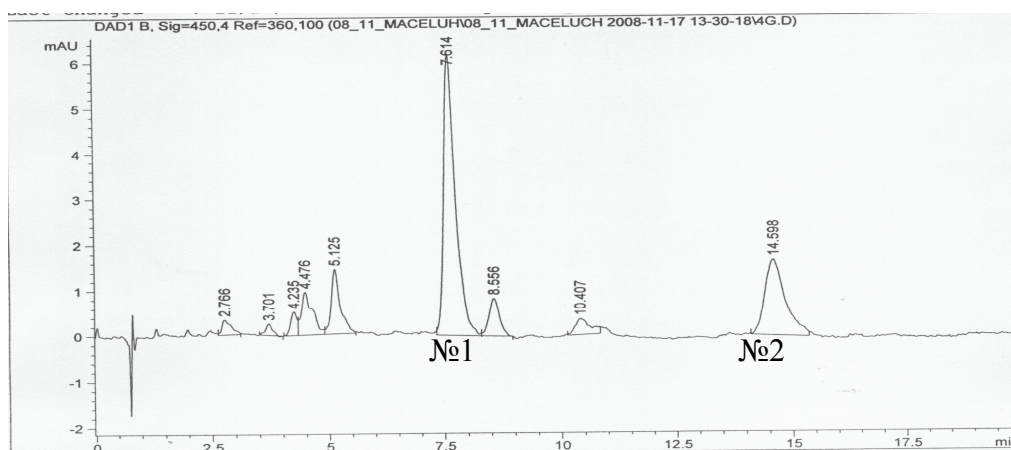


Рис 1. Хроматографічний профіль каротиноїдів при довжині хвилі 450 нм мутанта *4Crt*

Оцінюючи літературні дані, ми можемо припустити, що рожеві мутанти мають генетичний блок гену *crt Y*, що кодує лікопінциклазу. Дана мутація блокує перетворення лікопіну в бета - каротин. Це, можливо, привело до підвищеного накопичення даного каротиноїду в міцелії штаму *4Lcp*. Мутація *4Lcp* є досить стабільною (10^{-3}), що робить штам перспективним об'єктом для розробки біотехнологічного одержання і дослідження генетичного контролю біосинтезу лікопіну.

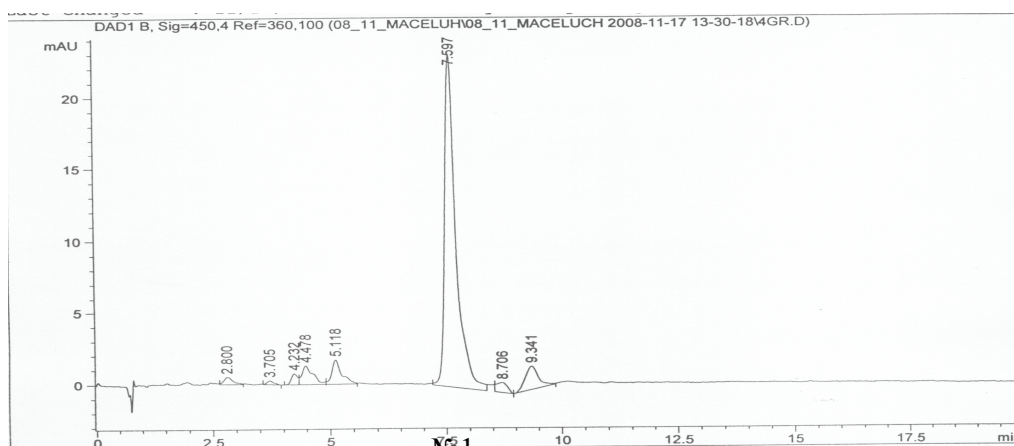


Рис 2. Хроматографічний профіль каротиноїдів при довжині хвилі 450 нм мутанта 4Lcp.

Висновки

Методом ВЕРХ визначено, що штам 4 *Crt*, темно – червоного кольору, синтезує лікопін і бета – каротин у кількості 48% і 22%, відповідно. Рожевий мутант 4Lcp не синтезує бета – каротину, а лікопін накопичує у більшій кількості 80%, що робить його перспективним об’єктом дослідження біотехнологічної галузі.

Література

1. Валагурова Е.В., Козырицкая В.Е., Иутинская Г.А. Стрептомицеты рода *Streptomyces*. – Киев, Наукова думка - 2003. - 647 с.
2. Голембіовська С.Л., Мацелюх Б.П. Продукування каротину і лікопину мутантами *Streptomyces globisporus* 1912 // Мікробіол. журн. – 2008. – **70**, № 4. – С. 45-50
3. Мацелюх Б.П., Лутченко В.А., Полищук Л.В. Синтез каротиноїдів мутантними штамми *Streptomyces globisporus* 1912 // Мікробіол. журн. - 2003. - **65**, № 6. - С. 24-30.
4. Britton G. General carotenoid methods // Meth. Enzymol. - V. 111. Steroids and Isoprenoids. Part B. / Ed. J.H. Law, H.C. Rilling. - Orlando, San Diego etc.: Academ. Press. - 1985. - P. 113-149.
5. Ikeda, H., Ishikawa J., Hanamoto A., Shinose M., Kikuchi H., Shiba T., Sakaki Y., Hattori M., and Omura S.. Complete genome sequence and comparative analysis of the industrial microorganism *Streptomyces avermitilis*.// Nat. Biotechnol. - 2003. - **21**. P. 526-531
6. Kato F, Hino T, Nakaji A, Tanaka M, Koyama Y. Carotenoid synthesis in *Streptomyces setonii* ISP5395 is induced by the gene crtS, whose product is similar to a sigma factor. // Mol. Gen. Genet. - 1995. – **247**. №10. – P. 387-390.
7. Kieser T., Bibb M. J., Buttner M. J., Chater K. F., and Hopwood D. A.. Practical *Streptomyces* genetics. The John Innes Foundation, Norwich, United Kingdom. 2000. – 370p.
8. Lee H. S., Ohnishi Y., and Horinouchi S.. A sigmaB-like factor responsible for carotenoid biosynthesis in *Streptomyces griseus* // J. Mol. Microbiol. Biotechnol. – 2001. - **3**. - P. 95-101.
9. Ohnishi Y., Ishikawa J., Hara H., J Bacteriol. Suzuki H., Ikenoya M., Ikeda H., Yamashita A., Hattori M., Horinouchi S. Genome Sequence of the Streptomycin-Producing Microorganism *Streptomyces griseus* IFO 13350 † // American Society for Microbiology - 2008. – **190**. № 11. – P. 4050–4060.
10. Takaichi, S. Characterization of carotenes in a combination of a C18 HPLC column with isocratic elution and absorption spectra with a photodiode – array detector // Photosynthesis Research. – 2000. - **65**. – P. 93 – 99.
11. Takano H., Asker D., Beppu T., Ueda K. Genetic control for light – induced carotenoid production in non – phototrophic bacteria // J Ind Microbiol Biotechnol. - 2006. - **33**. – P. 88 – 93.
12. Takano H., Obitsu S., Beppu T., Ueda K. Light-induced carotenogenesis in *Streptomyces coelicolor* A3(2): identification of an extracytoplasmic function sigma factor that directs

photodependent transcription of the carotenoid biosynthesis gene cluster // J. Bacteriol. - 2005. - 187, N 5. - P. 1825-1832.

Резюме

Каротинсинтезуючі мутанти 4Crt і 4Lcp *S.globisporus* 1912 здатні до конститутивного синтезу каротиноїдів. Методом ВЕРХ показано, що мутант 4 Crt синтезує лікопін 47% та бета – каротин 22%. Мутант 4Lcp не синтезує бета – каротину, натомість продукує більшу кількість лікопіну – 80%.

4Crt, 4Lcp mutants biosynthesis carotenoids of *S.globisporus* 1912 should synthesize carotenoids constitutively. HPLC has demonstrated, that mutant 4 Crt synthesizes lycopene 47% and 22% β – carotene. 4Lcp mutant has not synthesized β – carotene, though it has synthesized lycopene the most - 80%.

ГОРШКОВА Л.М.

*Глухівський державний педагогічний університет імені Олександра Довженка
Україна, 41400 вул. Києво-Московська, 24 м. Глухів Сумської обл.,
e-mail: gdpu__bio @ bk. ru*

ВЗАЄМОЗАЛЕЖНІСТЬ МІЖ МОРФОЛОГІЧНИМИ ОЗНАКАМИ ЗАЛОЗИСТИХ І НЕЗАЛОЗИСТИХ ВОЛОСКІВ ТА ВМІСТОМ КАННАБІНОЇДНИХ СПОЛУК У CANNABIS SATIVA L.

Вивчення морфологічних ознак залозистих волосків та місце локалізації каннабіноїдних сполук, які міцно пов'язані із залозами, має науковий і практичний інтерес для селекційної роботи. Відомо, що нові сорти конопель були отримані, в основному, методами гібридизації південних та середньо-руських сортів, що змінило їх природу, так як середньо-руські сорти містили невелику кількість залозистих волосків, а південні навпаки були густо опушені, тому для практичної селекції виявлення цих ознак відіграє значну роль

G. Briozzi та F. Tognini [1] дають перші уявлення про секреторну функцію залоз, що вкривають листки трихом та інші органи конопель. Вивчення залозистих трихом було викликано, перш за все, незаконним використанням конопель, як галюциногену.

M.J.Monan Rana Ravindrahabh [5] встановили, що спочатку будь-яка клітина епідермісу на долях оцвітини конопель може виконувати функцію залозистого волоска. Цитоплазма її стає щільною, клітина видовжується і ділиться, як правило, поперечним і рідше продольним поділом. Нижня клітина ділиться у поперечному напрямку, а кінцева просто збільшується... незалозисті волоски утворюються в результаті подовження епідермальної клітини оцвітини.

На вегетативних та генеративних органах конопель містяться різноманітні типи залозистих і незалозистих епідермальних відростків. Залозисті трихоми на відміну від незалозистих містять терпеноферольні сполуки, що отримали назву каннабіноїдів.

Матеріали і методи

Для вирішення поставлених питань були використані сорти дводомних та одностомних конопель Глухівські-10 та ЮСО-29. Відібрані сорти контрастно відрізнялись за вмістом каннабіноїдних сполук за морфологічними, біологічними та генетичними ознаками. Напівкількісний метод тонкошарової хроматографії (ТШХ) дозволяв проводити досить повну ідентифікацію каннабіноїдних сполук на пластинах типу Silufol ® uv – 24 [1]

Кількісне визначення каннабіноїдних речовин проводили за допомогою газорідинного хроматографа (ГРХ) марки Hewlett Packard 5830A обладнаного водневим пламенево-іонізуючим детектором. У якості газу-носія використовували азот. Швидкість потоку азоту та водню 30 мм/хв, повітря – 300 мм/хв. Температура впускного отвору та детектору була відповідно 240 та 300°C. Скляні колонки заповнювались 5% OV-101 на

Chromosorb WAN-DMCS (80-100 меш). Інтегратор марки Hewlett Packard 5830A. Внутрішнім стандартом був метиловий ефір стеаринової кислоти – $C_{19}H_{38}O_2$. Мікроскопічний опис морфології залозистих волосків проводили на стереоскопічному мікроскопі МБС – 10.

Результати та обговорення

Морфологічну характеристику вегетативних і генеративних органів конопель проводили починаючи з перших пар листків. Як показали мікроскопічні аналізи нижні сторони листків порівняно з верхніми були опушені покривними волосками у значно більшій мірі. По мірі старіння листків спостерігалися зміни форми покривних волосків. На нижніх ярусах листків вони набували зігнутої ротортоподібної форми. На верхніх молодих і активно фотосинтезуючих листках волоски залишалися тонкими по всій довжині з ледь помітним потовщенням до низу. Кількість волосків на одному mm^2 першої та четвертої пари складало 0.5 – 0.7, на десятій та чотирнадцятій парі 2.5 – 3.0 і більше штук. Залозистих волосків не було відмічено.

Аналіз дрібних листків розташованих на суцвітті показав, що окрім епідермальних волосків незалозистого типу були відмічені залозисті волоски у вигляді блискучих голівок шароподібної форми. Відмічалось скупчення речовин аморфного типу – оксалату кальцію, що є характерним для конопель. Найдрібніші листки суцвіття – тонкі листові пластинки були густо вкриті залозистими волосками. Стебла до цвітіння, як і листки, були вкриті криючими трихомами незалозистого типу. У період цвітіння-дозрівання насіння були виявлені залозисті волоски.

Як відмічено нами раніше найбільша кількість каннабіноїдних речовин містилася в оцвітинах, тому вони послужили об'єктом більш детального вивчення. Враховуючи значну тривалість цвітіння жіночих і однодомних конопель ми мали можливість протягом тривалого періоду більш детально спостерігати за ростом і розвитком оцвітини та залозистих волосків.

Масовий аналіз оцвітин та характеристика виявлених залоз дозволив зробити їх класифікацію, дотримуючись системи G. Hammond, P. Machlberg [7]. Враховуючі зовнішні ознаки залозистих волосків, ми спостерігали появу нових груп, які не були описані.

Першими на оцвітині з'являлися волоски без ніжок – сидячі, які відрізнялись між собою за розміром голівок – від дрібних до значно більших. Форма голівок спочатку була «зморшкувата», а потім голівки ставали випуклими, кулястими і в багатьох випадках блискучими. Забарвлення залоз на рослинах варіювало від білого до жовто-прозорого. У середньому розмір голівок складав 0.55 – 0.70 мм – це головчато-прикріплені залозисті волоски.

По мірі росту та розвитку оцвітини спочатку на «жилках» потім на всій поверхні з'являлись залозисті волоски за формою і забарвленням відмінні від вище описаних. Численні перегляди оцвітини показали що це головчато-стебельчасті залози. Вони мали різну форму і колір голівок, а також висоту і форму ніжок (стебелець), що дозволило нам класифікувати їх на три групи: «а», «б» і «в».

Виявлені групи головчато-стебельчастих залоз розташовувались на оцвітинах і дрібних листках суцвіття не одночасно. Як правило, на оцвітинах однієї рослини розташовувались волоски головчато-стебельчастого типу групи «а» і «б», на оцвітинах інших рослин – групи «в». Між ними виявлені головчато-прикріплені волоски.

Головчато-стебельчасті залозисті волоски групи «а» мали довгі ніжки 1.5 – 2.5 мм з маленькими голівками у діаметрі 0.3-0.4 мм світло-жовтого або коричневого кольору.

Головчато-стебельчасті залозисті волоски групи «в» мали значно більші голівки білого кольору, не блискучі. Між цими волосками знаходилися головчато-прикріплені залози також з голівками білого кольору.

Головчато-стебельчасті залозисті волоски групи «б» за формою і кольором займали проміжне положення між волосками груп «а» і «в». Ніжки залоз були більш короткі ніж у волосків групи «а» і в середньому їх висота складала 1.5-1.7 мм. Голівки дещо

більші – 0.4-0.5 мм, які виступали над ніжками і зверху були не випуклі, а ніби то здавлені.

Спільне розташування описаних залоз на оцвітинах однієї рослини не спостерігалось, за винятком на одиничних екземплярах.

Колір і форма залозистих волосків служили діагностичною ознакою, враховуючи яку можна було судити про попередню кількість тетрагідроканнабінолу (ТГК) та інших сполук: «є», «не має», «багато», «мало».

Описані залози, що відрізнялися за морфологічними ознаками, були тісно пов'язані з вмістом каннабіноїдних речовин і особливо з вмістом тетрагідроканнабінолу (ТГК) у сортів Глухівські-10 і ЮСО-29.

Оцвітини, на яких були розташовані головчато-стебельчасті волоски групи «в» в кількості 0.55-0.78 штук на 1 мм² (Глухівські-10) не містили каннабідіолу (КБД), тетрагідроканнабінолу (ТГК), каннабінолу (КБН) або мали «сліди» цих речовин. Оцвітини, на яких розташовані головчато-стебельчасті волоски групи «а» (на довгій ніжці з маленькою головкою) у кількості 0.8- 1.03 штук на 1 мм² (ЮСО-29) містили велику кількість КБД, ТГК, КБН. Каннабідіолова кислота – КБДН завжди була присутня у тих та інших залозах, але у різній кількості. Тобто вміст каннабіноїдних сполук залежав від кількості залозисто-стебельчастих волосків групи «а».

Кількісне визначення вмісту каннабіноїдних речовин, проведене методом газорідинної хроматографії, підтвердило відмічену закономірність (табл. 1).

Таблиця 1

Залежність між морфологічними ознаками залозистих волосків і вмістом каннабіноїдних речовин (оцвітини) ГРХ

Номер сім'ї	Номер рослини	Кількість головчато-стебельчастих волосків на 1 мм ² , штук		Склад каннабіноїдів (%) (5-ти кратна повторюваність)		
		Група «в»	Група «а»	КБД	ТГК	КБН
ЮСО-29						
348	150	відсутні	відсутні	0,0	0,0	0,0
356	431	-//-	-//-	0,0	0,0	0,0
356	435	-//-	-//-	0,0	0,0	0,0
346	133	-//-	-//-	0,0	0,0	0,0
346	131	-//-	0,88	1,699	1,820	1,296
389	1386	-//-	0,80	0,703	1,716	1,402

На крупних листках стебла були відмічені покривні волоски одного типу – криючі трихоми, залозисті волоски були відсутні. Проте, як показали результати аналізу, каннабіноїдні сполуки містилися у листках починаючи з першої пари. У сорту конопель ЮСО-29 вміст ТГК на 2-й парі складав 0.26%, а на 14-й парі – 0.33%, у Глухівських-10 відповідно – 0.20% і 0.33%. Верхні пари листків містили більшу кількість каннабіноїдних сполук у порівнянні з нижніми, що було пов'язане з активним утворенням цих сполук у період цвітіння і дозрівання. Квітки, пилок і насіння також містили невелику кількість каннабіноїдних речовин - «0-сліди». Як залозисті так і покривні волоски на них були відсутні. Отримані результати дають підставу вважати, що можливо каннабіноїдні сполуки локалізовані у внутрішній видільній системі, можливо, видільних клітинах тканин.

Відомо, що рослинний організм виступає як відкрита саморегулююча та самоконтролююча система. Вона здійснює неперервний обмін речовин та енергії із навколишнім середовищем. Гомеостаз забезпечує підтримку параметрів внутрішнього середовища клітин та організму в заданих межах. Важливим компонентом рослинного організму є виділення речовин в процесі життєдіяльності. Фізіологічні виділення речовин виконують

клітини та тканини, які морфологічно нічим не відрізняються від інших несекреторних клітин. Процеси виділення, які відбуваються в рослинних організмах, Т.С. Саламатова, О.А.Зауралов [6] пропонує розподілити на дві групи - внутрішні виділення та зовнішні, що є підтвердженням результатів наших досліджень.

Висновки

1. Вивчення зовнішньої структури вегетативних і генеративних органів конопель дозволило виявити і описати морфологічні ознаки залозистих волосків за формою та кольором. 2. Описані типи залоз групи «а» і «б» в основному розташовувались на оцвітинах однієї рослини, «а» і «в» на оцвітинах різних рослин. Відмічена пряма залежність між вмістом каннабіноїдних сполук та морфологічними ознаками залоз. Оцвітини, на яких були розташовані залозисті волоски групи «а» і «б» містили велику кількість КБД, ТГК, КБН і кислот, як то залози групи «в» - відмічена відсутність або не значна кількість ТГК, КБД і кислот. 3. Відсутність залозистих волосків визначала відсутність усіх перерахованих каннабіноїдних сполук.

Література

1. *Briosi G. and Tognini F.* Intorno alla anatomia della Canapa (*Cannabis sativa L.*) // Parte seconda: Organi vegetativi. - Atti. Ist. Bot. Pavia. Ser. 2. - 1897. - 4. - С. 155-329
2. *Вировец В.Г., Горшкова Л.М., Сенченко Г.И., Сажко М.М.* Методические указания по селекции конопли на снижение содержания каннабиноидов. - М., 1985. - с.14
3. *Горшкова Л.М.* Изучение генетических основ и разработка методов создания нового исходного материала конопли, обладающего минимальным содержанием каннабиноидов. Изучение закономерностей наследования железистых волосков у конопли /Отчет о НИР/закл./ - 1987.- № 0287.0051021
4. *Горшкова Л.М., Сенченко Г.И., Вировец В.Г.* Способ оценки растений конопли по содержанию каннабиноидных соединений /Авт. свид. СССР № 138687. - 15.11.1987
5. *Mohan Ram H.V. and Nath R.* The morphology and Embryology of *Cannabis sativa L.* // *Phytopathology.* - 1964. - 14. - с. 414-429
6. *Саламатова Т.С., Зауралов О.А.* Физиология выделения веществ растениями. – К.: Издательство Ленинградского университета, 1991. – 152 с.
7. *Hammond G.T and Mahlbery P.G.* Morphogenesis of capitate glandular hairs of *Cannabis sativa* (Cannabinaceae) // *Amer. J. Bot.* - 1977 - 64(8). - с.1023-1031

Резюме

Відмічена пряма залежність між вмістом каннабіноїдних сполук та морфологічними ознаками залоз. Відсутність залозистих волосків визначала відсутність усіх перерахованих каннабіноїдних сполук. Відсутність на квітках, пилку та крупних листках стебла залозистих волосків, але наявність каннабіноїдних сполук давали підставу вважати, що можливо каннабіноїдні сполуки локалізовані у видільних клітинах тканин цих органів.

Отмечена прямая зависимость между содержанием каннабиноидных соединений и морфологическими признаками желез. Отсутствие железистых волосков соответствовало отсутствию всех перечисленных каннабиноидных соединений. Отсутствие на цветках, пыльце и крупных листьях стебля железистых волосков, но наличие каннабиноидных веществ давали основание считать, что возможно каннабиноидные соединения локализованы у выделительных клетках тканей этих органов.

The direct dependence between cannabinoids combination containing and the morphological features of the glands is shown. The absence of the gland hairs on the flowers and on the big leaves and the presence of the cannabinoid combinations prove that those combinations are localized in the secrete cells of the mentioned parts of plants.

ДЬЯЧЕНКО Л.Ф.¹, ТОЦКИЙ В.Н.¹, ФАЙТ В.И.², ТОПТИКОВ В.А.¹

¹Одесский национальный университет им. И.И. Мечникова

Украина, 65026, Одесса, ул. Дворянская, 2, e-mail: diachenkolff@mail.ru

²Селекционно-генетический институт УААН, отдел генетики,

Украина, Одесса, 65036, Овидиопольская дор., 3, e-mail: fayt@paso.net

ЭКСПРЕССИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ФЕРМЕНТОВ У РЕКОМБИНАНТНО-ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ ОДЕССКАЯ 16/БЕЗОСТАЯ 1 ПРИ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Адаптация растений к холоду сопровождается существенной перестройкой метаболизма, при которой в организме срабатывают генетические механизмы защиты от разрушительных эффектов низкой температуры [1]. Процесс адаптации регулируется путем комплексного взаимодействия генотипа с окружающей средой, что приводит к значительным биохимическим изменениям [2]. Установлено, что закаливание растений в условиях низких положительных температур сопровождается изменением экспрессии большого количества генов [3, 4]. При этом синтез защитных физиологически активных веществ обусловлен составом и активностью множественных молекулярных форм ферментных систем, в частности, ферментов класса оксидоредуктаз, например пероксидазы, фенолоксидазы и др.

Цель настоящей работы - определение корреляционных связей экспрессивности отдельных молекулярных форм оксидоредуктаз с генами фотопериодической чувствительности (*Ppd*) и продолжительности яровизационной потребности (*Vrd*), непосредственно влияющими на формирование уровня устойчивости растений к низким отрицательным температурам, а также с генами короткостебельности (*Rht*).

Материалы и методы

В качестве исходного материала использовали идентифицированные по аллелям генов *Vrd1*, *Ppd-D1* и *Rht8* рекомбинантно-инбредные линии F₅ Одесская 16/Безостая 1, созданные в отделе генетики Селекционно-генетического института (СГИ) [5]. Семена указанных линий высевали 1.10.2006 г. на опытном участке отдела генетики СГИ. Материал для анализа (зеленые листья) отбирали с момента появления первого развернутого листа (25.10.06; контроль) через каждые семь суток на протяжении 10 недель, до наступления первых морозов. В первой декаде декабря в поле отбирали по 75-90 растений каждого генотипа (табл. 1) для промораживания при -16 °С методом пучков согласно Полтарева [6].

Таблица 1. Характеристика рекомбинантно-инбредных линий пшеницы

Линия	Генотип линий по генам <i>Ppd</i> , <i>Vrd</i> и <i>Rht8</i> *	Морозостойкость, % живых растений	Высота растений, см
436	<i>Vrd1 Ppd-D1a Rht8c</i>	50	78
459	<i>vrd1 Ppd-D1b Rht8a</i>	78,6	79
462	<i>vrd1Ppd-D1b Rht8a</i>	63	85
507	<i>Vrd1 Ppd-D1b Rht8a</i>	74,1	92
508	<i>Vrd1 Ppd-D1a Rht8a</i>	75	85
527	<i>Vrd1 Ppd-D1a Rht8a</i>	75	98
НСР _{0,05}		12	5

Примечание: *- указан гаплоидный генотип.

Экстрагирование, электрофорез и окрашивание ферментов (пероксидазы - ПО, фенолоксидазы - ФО, цитохромоксидазы - ЦХО, супероксиддисмутазы - СОД и эстеразы) проводили по ранее описанным методикам [7]. Электрофореграммы анализировали по программе АнаИС, математическую обработку - в Microsoft Excell.

Результаты и обсуждение

В результате электрофоретического разделения у каждой рекомбинантно-инбредной линии выявлено 9 изоформ ПО, 10 - ФО и ЦХО, 11 - СОД и эстеразы. Во всех случаях различия между генотипами были количественными, хотя и довольно существенными. По мере снижения температуры в процессе закаливания растений озимой пшеницы наблюдали неодинаковое повышение экспрессивности как отдельных изоформ, так и общей активности ферментов. Так, у линии 507 с длительностью яровизации достоверно коррелирует повышение экспрессивности всех наличествующих 9 изоформ пероксидазы, у линий 459, 462, 527 – 8 изоформ, у линий 508 и 436 – 6 и 5 изоформ ПО, соответственно. Суммарная экспрессивность пероксидазы у разных генотипов также повышается в разной степени: у линии 507 (генотип *Vrd1 Ppd-D1b*) – в 3,7 раз, у линий 508 и 527 (обе *Vrd1 Ppd-D1a*) – в 1,9 и 1,6 раз соответственно, у линий 459 и 462 (обе *vrd1 Ppd-D1b*) в 2,4 и 1,9 раз соответственно.

Рост экспрессивности всех без исключения изоформ фенолоксидазы достоверно коррелирует с длительностью яровизации у линий 436 и 462, минимальное количество таких корреляционных связей наблюдается у линии 508 – 6 изоформ. У всех линий к концу яровизации достоверно, хотя и в разной степени, повышается общая активность фермента. Так, максимально (втрое) общая экспрессивность ФО возрастает у линии 462, минимально (в 1,9 раза) – у линии 459.

Исследуемые рекомбинантно-инбредные линии существенно различаются по реакции цитохромоксидазы на закаливание растений. У линий 462 и 507 к окончанию закаливания происходит достоверное увеличение экспрессивности 8 изоформ из 10, тогда как у линии 436 всего одной изоформы. У этой же линии, в отличие от всех остальных, к окончанию закаливания не наблюдается увеличения общей экспрессивности ЦХО. У линий 462 и 507 общая экспрессивность фермента на десятой неделе возрастает вдвое по сравнению с экспрессивностью, зафиксированной на первой неделе эксперимента. У трех оставшихся линий увеличение тотальной экспрессивности ЦХО по сравнению с контролем не превышает 20 - 30 - %.

Слабее других ферментов на условия закаливания растений реагирует СОД, причем эта реакция у исследуемых генотипов неодинакова. Так, у линии 436 с продолжительностью закаливания коррелирует увеличение экспрессивности 5 изоформ, у линии 507 - 3, у линии 459 – одна изоформа. Достоверное увеличение тотальной экспрессивности супероксиддисмутазы наблюдается только у линии 507 (на 30 %). Более того, экспрессивность некоторых изоформ СОД у линий 527, 459, 436 к окончанию закаливания снижается.

Исследуемые генотипы пшеницы значительно различаются и по реакции эстераз на условия закаливания растений. Например, у линии 462 с продолжительностью закаливания достоверно коррелирует рост экспрессивности 8 изоформ эстеразы, у линии 507 – 6, линий 508, 459 и 527 – по 4, у линии 436 – 3. При этом суммарная экспрессивность эстеразы к окончанию закаливания у всех генотипов возросла приблизительно вдвое.

Морозостойкость исследованных рекомбинантно-инбредных линий варьирует в пределах 50 – 79%; кроме того, они различаются аллелями генов *Vrd1*, *Ppd-D1*, *Rht8*. На низкую температуру указанные линии реагируют изменениями разного количества изоформ исследованных ферментов. Различия между генотипами оказываются меньшими относительно экспрессивности пероксидазы и фенолоксидазы и большими - со стороны цитохромоксидазы и супероксиддисмутазы.

В таблице 2. представлены величины корреляции между аллельным составом исследованных локусов и экспрессивностью или величинами О–К/К (К – экспрессивность в начале опыта, О – экспрессивность в конце опыта) некоторых изоформ ферментов. Видно, что изменения экспрессивности пероксидазы или ее изоформ у исследованных линий пшеницы коррелируют исключительно с аллелем *Rht8c* гена карликовости. Больше всего корреляционных связей с довольно высокой степенью достоверности прослеживается между аллелем *Rht8c* и величинами О–К/К подавляющего количества изоформ цитохромоксидазы. С этим аллелем коррелирует также величина О–К/К общей экспрессивности двух

ферментов – пероксидазы и супероксиддисмутазы. За исключением ПО у оставшихся ферментов наблюдается 7 достоверных позитивных корреляций с двумя возможными вариантами локуса *Vrd1*.

Таблица 2. Корреляция между аллельным составом локусов и экспрессивностью форм ферментов рекомбинантно-инбредных линий Одесская 16/Безостая 1

Ген	Изоформы ферментов			
	Экспрессивность		О – К/К	
	Форма	r	Форма	r
Пероксидаза				
<i>Rht8c</i>	№5	0,87	№5	0,82
	№4	0,92	№4	0,96
	-	-	№1	0,89
	-	-	∑	0,93
Фенолоксидаза				
<i>Vrd1</i>	№2	0,81	№4	-0,82
	№4	0,92	-	-
Цитохромоксидаза				
<i>vrd1</i>	-	-	№9	0,95
<i>Ppd-D1a</i>	-	-	№9	-0,85
<i>Rht8c</i>	-	-	№9	0,84
	-	-	№8	0,85
	-	-	№6	0,88
	-	-	№5	0,97
	-	-	№4	0,94
	-	-	№3	0,91
-	-	№2	0,99	
Супероксиддисмутаза				
<i>Vrd1</i>	∑	0,92	-	-
<i>Rht8c</i>	№7	0,82	∑	0,85
Эстераза				
<i>Vrd1</i>	№11	0,86	-	-
<i>Ppd-D1a</i>	№7	-0,84	№1	-0,83

Примечание: r – коэффициент корреляции; выборка – 6 генотипов; ∑ - суммарная экспрессивность; значение вероятности P соответствует коэффициентам корреляции: 0,81 – P≤0,05; 0,88 – P≤0,02; 0,92 – P≤0,01; 0,97 – P≤0,001.

Увеличение экспрессивности одной изоформы ЦХО и двух изоформ эстеразы достоверно коррелирует с присутствием в генотипе гена *Ppd-D1a*. Установление корреляционных связей между этим локусом и экспрессивностью ферментов нам кажется целесообразным, т.к. в наборе сортов СГИ с частотой почти 80 % встречаются сорта, моногенно доминантные по гену *Ppd-D1a* [8].

Наблюдается также корреляция экспрессивности некоторых изоформ исследованных ферментов с высотой растений, величины которой приведены в табл. 1. Так, с высотой коррелируют: величина О – К/К изоформы №7 пероксидазы (r=-0,81), экспрессивность изоформы №3 супероксиддисмутазы (r=-0,89), общая экспрессивность СОД (r=-0,84), величина О – К/К изоформы №1 СОД (r=-0,96), экспрессивность изоформы №1 цитохромоксидазы (r=0,86), величина О – К/К изоформы №1 ЦХО (r=0,83), величина О – К/К изоформы №4 эстеразы (r=-0,93). Положительная корреляция выявлена только с цитохромоксидазой, с остальными ферментами она негативна.

Аллель *Rht8a* гена карликовости выявлен у линии 436, остальные исследовавшиеся линии содержат аллель *Rht8c*. Установлена позитивная корреляционная связь между аллелем *Rht8a* и морозостойкостью растений (r=0,87).

Выводы

На влияние низкой положительной температуры растения рекомбинантно-инбредных линий озимой пшеницы реагируют, как правило, увеличением экспрессивности множественных молекулярных форм исследованных ферментов. Установлены корреляционные связи между аллельным составом локусов *Vrd1*, *Ppd-D1a*, *Rht8* и изменениями экспрессивности отдельных множественных форм ферментов. Реакция экспрессивности изоформ ферментов на влияние низкой температуры есть результат взаимодействия структурных генов ферментов с определенным аллельным составом локусов *Vrd1*, *Ppd-D1a*, *Rht8*.

Литература

1. *Sacai A., Larcher W.* Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress // Springer-Verlag. Ecological Studies – 1985 – 62.
2. *Fowler D.B. et al.* The regulatory role of vernalization in the expression of low-temperature-induced genes in wheat and rye // TAG – 1996. - V. 93. - P. 554 – 559.
3. *Chinnusamy V., Zhy J., Zhy J.-K.* Gene regulation during cold acclimation in plants // Physiol.Plant. – 2006. – V. 126. – P. 52 - 61.
4. *Pragya Sharma* The molecular biology of the low-temperature response in plants // BioAssays. – 2005. – V. 27. – P. 1048 – 1059.
5. *Файт В.И.* Генетический анализ зимо-морозостойкости пшеницы Модель и ее реализация // Тезисы III съезда ВОГиС России “Генетика в XXI веке : современное состояние и перспективы развития”. – М., 2004. – С. 296.
6. *Полтарев Е.М.* Оценка растений озимых культур на зимо- и морозостойкость методом промораживания растений в пучках // Методы определения морозо- и зимостойкости озимых культур. – М. – 1969. – С. 16.
7. *Дьяченко Л.Ф. и др.* Множинні молекулярні форми деяких оксидоредуктаз і резистентність м'якої пшениці до фузаріозу // Вісник ОНУ. – 2001. – Т. 5, № 1. – С. 59 – 66.
8. *Файт В.И., Федорова В.Р.* Ідентифікація сортів озимої м'якої пшениці за генами фотоперіодичної чутливості // Зб. наук. праць СГІ – НАЦ НАІС. – Одеса. – 2007. – Вип. 9(49). – С. 9-21.

Резюме

Досліджували електрофоретичні спектри пероксидази, супероксиддисмутази, фенолоксидази, цитохромоксидази і естераз в листках рекомбінантно-інбредних ліній F₅ Одеська 16/Безоста 1. На вплив низької позитивної температури в умовах осені рослини відповідають збільшенням експресивності значної частки форм досліджуваних ферментів. Зазначена реакція значною мірою залежить від алельного складу локусів, що вивчали.

Исследовали электрофоретические спектры пероксидазы, супероксиддисмутазы, фенолоксидазы, цитохромоксидазы и эстераз в листьях рекомбинантно-инбредных линий F₅ Одесская 16/Безостая 1. На влияние низкой температуры в условиях осени растения отвечают увеличением экспрессивности значительной части форм исследуемых ферментов. Такая реакция в значительной степени зависит от аллельного состава изучавшихся локусов.

The electrophoretic spectra of multiple molecular forms of peroxidase, superoxide desmutase, phenoloxidase, cytochromoxidase and esterase in recombanant-inbred lines F₅ Odesskay 16/Bezostay 1. During autumn vernalization in the field some isoforms of enzyme increased their expression. Such reaction of the enzymes forms depends on allelic composition of locus *Vrd*, *Ppd*, *Rht8*.

ЕГОРОВА Е.М.

Институт цитологии и генетики СО РАН

ПОЛУЧЕНИЕ И АНАЛИЗ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ, СОДЕРЖАЩИХ ЕДИНИЧНЫЕ ИНТРОГРЕССИВНЫЕ ФРАГМЕНТЫ ОТ *TRITICUM TIMOPHEEVII*.

Мягкая пшеница *T. aestivum* L. является одной из важнейших сельскохозяйственных культур во всем мире. Для получения новых сортов пшеницы традиционно использовались близкородственные скрещивания, что привело к сужению генетического потенциала существующих сортов. Поэтому задача получения новых высокоурожайных и устойчивых к биотическим и абиотическим факторам сортов остается актуальной на протяжении многих десятилетий. Одним из способов расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы является привлечение генетического потенциала ее диких сородичей. К настоящему времени ряд генов устойчивости к грибным патогенам (листовая и стеблевая ржавчина, мучнистая роса и др.) перенесен от дикорастущих и культурных сородичей в геном мягкой пшеницы, таких как *A. tauschii*, *T. dicoccoides*, *T. timopheevii*. [1].

Несмотря на успехи по созданию новых сортов методами традиционной селекции, этот процесс требует длительного времени. До последнего времени отбор генотипов с нужными свойствами проводился эмпирическим путем. Однако в настоящее время для создания сортов с заданными свойствами используются молекулярно-генетические подходы. Разработка молекулярных маркеров различного типа и создание насыщенных генетических карт важнейших сельскохозяйственных культур позволяет проводить направленный отбор нужных генотипов и маркировать нужные участки хромосомы и генетические локусы для их интеграции в сельскохозяйственную культуру. Использование молекулярных методов для направленного создания сортов с заданными свойствами и для контроля процессов на ранних этапах скрещивания называется селекцией с использованием молекулярных маркеров ("marker assisted selection"), или иными словами «молекулярной» селекцией. Такой подход дает возможность существенно сократить срок получения новых продуктивных и устойчивых сортов и гибридных линий. Работы с использованием метода «молекулярной» селекции стали развиваться только в последние годы, однако они апробированы при создании нужных генотипов, полученных при близкородственных скрещиваниях. Целью данной работы было использование методов «молекулярной» селекции для создания линий мягкой пшеницы, содержащих единичные участки генома тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii*.

Материалы и методы

Для получения интрогрессивных линий мягкой пшеницы, содержащих единичные фрагменты генома *T. timopheevii*, были использованы исходные гибридные линии 744 и 832 (*T. aestivum* × *T. timopheevii*, $2n=42$), Линии 744 и 832 были получены на основе сорта Саратовская 29 (С29), содержали 6 и 8 фрагментов интрогрессии соответственно и обладали устойчивостью к бурой ржавчине [2]. Схема получения интрогрессивных линий представлена на рисунке 1. Геномную ДНК выделяли из молодых листьев индивидуальных растений согласно модифицированной методике Плашке с соавт. [3]. Для генотипирования растений были использованы микросателлитные GWM и GDM маркеры, картированные в геноме мягкой пшеницы *T. aestivum* и тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii* [5-6; Röder, неопуб. данные]. Процедура ПЦР (полимеразной цепной реакции) при использовании праймеров, меченых флуорохромом, описана в статье Родер с соавторами [4]. При использовании меченого праймера M13 и немеченых праймеров к микросателлитным локусам применялась методика Хайдена с соавторами [5]. Разделение фрагментов ПЦР выполняли на автоматическом секвенаторе ABI3100 (Applied Biosystems) или на секвенаторе ALFexpress (Amersham Biosciences) в 6% денатурирующем полиакриламидном геле. Размер фрагментов рассчитывали с помощью компьютерной программы Peak Scanner (Applied Biosystems) или программы Fragment Analyser 1.02 (Amersham Biosciences) относительно стандартных образцов ДНК известной длины. Флуоресцентная *in situ* гибриди-



Рис. 1. Схема получения интрогрессивных линий *T. aestivum* X *T. timopheevii*

744 линии и 1A, 1BL, 2AS, 2B, 3AL, 5AL, 5BL, 6BL у линии 832 [8]. Множественный характер интрогрессий не позволял оценить влияние отдельных локусов от *T. timopheevii* на проявление различных количественных признаков мягкой пшеницы. Выбранные линии были скрещены с сортом Саратовская 29, затем двукратно им беккроссированы и 75 растений BC₂F₁ генотипированы микросателлитными маркерами. В популяции растений второго беккросса не было обнаружено гибридных растений, содержащих только один или два фрагмента генома *T. timopheevii*. На основании данных микросателлитного анализа потомства BC₂F₁ были отобраны генотипы, содержащие интрогрессивные фрагменты в различных сочетаниях. Отобранные растения были беккроссированы и самоопылены, в результате чего была получена популяция BC₃F₃.

178 растений BC₃F₃ были генотипированы 45-ю SSR маркерами. На данном этапе мы генотипировали только те хромосомы, в которых были обнаружены интрогрессии ранее при анализе родительских гибридных линий 744 и 832 и популяции BC₂F₁, а не весь геном. Число фрагментов интрогрессии в потомстве гибридных линий третьего беккросса существенно сократилось (до 1-4) по сравнению BC₂F₁ гибридами. Анализ гибридных растений BC₃F₃ показал присутствие фрагментов интрогрессии в хромосомах 1A, 1BL, 2A, 2B, 5BL и 6B. Большинство BC₃F₃ гибридов содержало два или три фрагмента генетического материала *T. timopheevii* – 44,4% и 21,4%, соответственно. Число растений, несущих одиночные фрагменты составляло 24,7% (таблица 1).

Поскольку в потомстве растений второго беккросса не были выявлены генотипы с одной и двумя вставками, а растения третьего беккросса содержали от одного до четырех интрогрессивных фрагментов от *T. timopheevii*, было сделано предположение, что оптимальной стадией для проведения микросателлитного анализа с целью отбора моноинсерционных растений является потомство третьего беккросса.

Из потомства BC₃F₃ нами были выбраны 42 растения, содержащие единичные фрагменты интрогрессии в хромосомах 1A, 2A, 2B, 5BL, 6B. Следует отметить, что среди гибридов, имеющих интрогрессивные фрагменты, есть как гомозиготные растения, несущие только аллели *T. timopheevii*, так и гетерозиготные, несущие аллели обоих родителей.

Таблица 1. Оценка содержания фрагментов хромосом *T. timopheevii* у растений BC₃F₃.

Число фрагментов <i>T. timopheevii</i> в геноме	% растений со вставкой (от общего числа изученных растений)	Число растений
1	24,7%	44
2	44,4%	79
3	21,4%	38

зация проводилась в соответствии с ранее опубликованной методикой [6]. С-окрашивание проводилось в соответствии с методикой, разработанной Бадаевой с соавторами [7].

Результаты и обсуждение

Гибридные линии 744, 832 и исходные родительские формы (C29 и *T. timopheevii*) были предварительно проанализированы микросателлитными (SSR) маркерами для определения хромосомной локализации и величины фрагментов генома *T. timopheevii*. Участки интрогрессии были обнаружены в хромосомах 1A, 2A, 3BL, 5AL, 5BL, 6B у

4	6,7%	12
0	2,8%	5
		Всего=178

Ранее было показано, что анализ микросателлитными маркерами не позволяет выявлять все фрагменты хромосом, интрогрессированные в геном мягкой пшеницы. Это связано с тем, что SSR-маркеры пока не картированы на концевых участках некоторых хромосом [9]. Поэтому выбранные линии BC₃F₃ были проанализированы цитологическими методами для уточнения характера замещения. С помощью *in situ* гибридизации с использованием зондов Spelt1 и pSC119.2 могут быть выявлены перестройки на хромосомах 2A, 2B, 5BL [6]. С помощью С-окрашивания выбранных линий, которое оказалось более информативно, нам удалось выявить все перестройки генотипированные молекулярными маркерами. Дополнительных замещений выявлено не было. В процессе возвратного скрещивания были утеряны небольшие интрогрессии в хромосомах 3A, 3B и 5A, выявленные по одному-двум маркерам.

Эти 42 линии BC₃F₃ были оценены в поле на проявление хозяйственно-ценных признаков (устойчивость к листовой ржавчине, время цветения, высота растений, вес 1000 зерен, число зерен в колосе). По результатам оценки признаков в полевых условиях были отобраны две линии, обладающие устойчивостью к листовой ржавчине (балл устойчивости 2 по шкале Майнса и Джексона) [10]. Ранее нами было проведено картирование генов, контролирующих устойчивость к листовой ржавчине у интрогрессивных линий, имеющих множественные участки интрогрессий. С помощью SSR маркеров было показано, что данный признак контролируется двумя локусами *QLr.icg-5B* и *QLr.icg-2A*, расположенными на хромосомах 5B и 2A, соответственно, которые являются независимыми и суммарно определяют около 80% проявления признака [11]. По результатам С-окрашивания и молекулярного анализа две отобранные линии BC₃ несут транслокацию в длинном плече хромосомы 5 (T5BS.5BL-5GL). Поэтому, можно предположить, что перенесенный фрагмент от *T. timopheevii* несет локус *QLr.icg-5B*, который определяет около 78% проявления признака.

Анализ влияния единичных фрагментов интрогрессии на другие хозяйственно-ценные признаки пшеницы показал, что присутствие фрагментов хромосом 5G и 1A^t, в отличие от остальных замещений, в геноме мягкой пшеницы не оказывает негативного влияния на такие признаки как высота растения и вес зерна. В то время как присутствие фрагментов хромосом 2G *T. timopheevii* приводит к значительному снижению веса 1000 зерен.

Выводы

Использование молекулярных маркеров, картированных в геноме мягкой пшеницы и в геноме *T. timopheevii*, позволило создать коллекцию линий, близких к изогенным, каждая из которых содержит только один фрагмент интрогрессии от *T. timopheevii*. По результатам оценки в полевых условиях отобраны две линии, устойчивые к листовой ржавчине. Показано, что присутствие фрагментов хромосом 5G и 1A^t, в отличие от остальных замещений, в геноме мягкой пшеницы не оказывает негативного влияния на такие признаки как высота растения и вес зерна. На основании полученных результатов было показано, что использование методов «молекулярной селекции» позволило существенно сократить время получения моноинсерционных линий. Созданная коллекция линий может быть использована для изучения и картирования генов и QTL пшеницы и в селекционных программах.

Литература

1. Brown-Guedira GL, Singh S, Fritz AK., Performance and Mapping of Leaf Rust Resistance Transferred to Wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *Armeniacum* // *Phytopathology*. 2003 Jul;93(7):784-9.

2. Леонова И.Н., Родер М.С., Будашкина Е.Б., и др. Молекулярный анализ устойчивых к бурой ржавчине интрогрессивных линий, полученных при скрещивании гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* с тетраплоидной пшеницей *T. timopheevii* // Генетика. 2002. Т.38. С. 1648-1655.
3. Plaschke J., Ganai M. W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers // Theor. Appl. Genet., 1995, 91: 1001-1007.
4. Röder M. S., Korzun V., Wendehake K. et al. A microsatellite map of wheat // Genetics, 1998, 149: 2007-2023.
5. Hayden M., Good G., Sharp P.J. Sequence tagged microsatellite profiling (STMP): improved isolation of DNA sequence flanking target SSRs // Nucleic Acids Res. 2002. V. 30. P. 129–133.
6. Salina E.A., Lim Y.K., Badaeva E.D., et al. A. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* section Sitopsis and the evolution of tandem repeats in the diploids and derived wheat polyploids // Genome. 2006b. V. 49. P. 1023-1035.
7. Badaev NS, Badaeva ED, Maximov NG, Zelenin AV, Cytogenetic investigation of hybrids produced by crossing of hexaploid triticale with common wheats. Theor Appl Genet 70: 536-541, 1985
8. Гордеева Е.И., Леонова И.Н., Калинина Н.П., Салина Е.А., Будашкина Е.Б., Сравнительный цитологический и молекулярный анализ интрогрессивных линий мягкой пшеницы, содержащих генетический материал *Triticum timopheevii* // Генетика, 2009 (в печати)
9. Салина Е.А., Егорова Е.М., Адонина И.Г., Добровольская О.Б., Будашкина Е.Б., Леонова И.Н., ДНК маркеры для генотипирования и создания интрогрессивных линий пшеницы (*Triticum aestivum* L. x *Aegilops speltoides* Tausch; *T. aestivum* x *T. timopheevii* Zhuk.). // Вестник ВОГиС: 4, 12, с. 620-628, 2008
10. Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss // Phytopathol. 1926. V. 16. P. 89-120.
11. Леонова И.Н., Будашкина Е.Б. Локализация генов, контролирующих устойчивость интрогрессивных линий мягкой пшеницы *T. aestivum* x *T. timopheevii* к листовой ржавчине // Всерос. научная конф. «Устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды». Иркутск, 2007. Стр. 151-154.

Резюме

Микросателлитные (SSR) маркеры были применены для генотипирования гибридов *T. aestivum* × *T. timopheevii* и для контроля передачи интрогрессированного материала в процессе возвратного скрещивания. Были получены линии мягкой пшеницы, содержащие единичные интрогрессированные участки хромосом 1A^t, 2A^t, 2G, 5GL, 6G тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii*.

Microsatellite (SSR) markers were used for *T. aestivum* × *T. timopheevii* hybrids genotyping and for the monitoring of transfer of an alien genetic material. The set of common wheat lines with *T. timopheevii* chromosomes 1A^t, 2A^t, 2G, 5GL, 6G single introgressive regions were obtained.

ЖАРИКОВА Н.В., КОРОБОВ В.В., АНИСИМОВА Л.Г., ЯСАКОВ Т.Р., ЖУРЕНКО Е.Ю., МАРКУШЕВА Т.В.

Институт биологии УНЦ РАН,

Россия, 450054, Уфа, ул. Проспект Октября, 61, e-mail: tvmark@anrb.ru

ВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КУЛЬТУРЫ *BACILLUS CEREUS* IВRV-34Т В ОБЛАСТИ РЕМЕДИАЦИИ ПОЧВ ОТ ГЕРБИЦИДА 2,4,5-Т

Хлорированные феноксиуксусные кислоты являются экотоксикантами, широко применяемыми в различных отраслях промышленности и сельского хозяйства. Одним из веществ этой группы является 2,4,5-трихлорфеноксиуксусная кислота (2,4,5-Т), которая с 1944г применяется в сельском хозяйстве для борьбы с древесной и кустарниковой растительностью, для обработки газонов, лесных угодий и пастбищ.

Известно, что 2,4,5-Т является недоступным или малодоступным источником углерода и энергии для большинства микроорганизмов, что определяет его свойство накапливаться и постепенно распространяться по пищевым цепям. Долговременный эффект применения 2,4,5-Т наглядно продемонстрировало наблюдаемое в настоящее время вторичное диоксиновое поражение Южного Вьетнама, обусловленное сжиганием древесины, соломы, растительных остатков, загрязненных во время военных действий 1962–1971 гг. гербицидами, в том числе 2,4,5-Т, применявшихся в составе композиции "Agent Orange"[1].

В ряде работ было показано, что 2,4,5-Т оказывает на живые системы значительное мутагенное и канцерогенное воздействие, в частности вызывает различные aberrации, нарушение расхождения хромосом при митозе, полиплоидизации клеток и т.д.[2]. Ввиду высокой токсичности в настоящее время это соединение запрещено к применению в Российской Федерации.

Поэтому поиск и исследование бактерий-деструкторов 2,4,5-Т, связанный с возможностью использовать их на практике для ремедиации загрязненных этим соединением почв особенно актуален.

Цель настоящей работы: Выявить эффективность применения нового штамма *Bacillus cereus* IBRB-34Т в качестве деструктора 2,4,5-Т.

Материалы и методы

Объектом исследования служил штамм–деструктор гербицида 2,4,5-Т, выделенный из образцов почвы промзоны г.Уфы. Посевной материал получали выращиванием бактерий в мясопептонном бульоне при температуре +30°C. Далее культуру засеивали в голодную среду, где в качестве единственного источника углерода и энергии использовали 2,4,5-Т до конечной концентрации 100 мг/л. Количество 2,4,5-Т в культуральной жидкости определяли согласно методам определения микроколичеств 2,4,5-Т с небольшими модификациями [3]. В опытах с почвой посевной материал культуры вносили из расчета 10^5 - 10^6 колониеобразующих единиц на 1 г почвы, содержащей 2,4,5-Т в концентрации 100 мг/кг. Почву инкубировали в течение 48 суток в лабораторных условиях, затем отбирали почвенные пробы и делали водную вытяжку. Далее проводили анализ содержания 2,4,5-Т по схеме, использованной для культуральной жидкости. Анализ продуктов метаболизма 2,4,5-Т проводили на хромато-масс-спектрометре NERMAG R-30-10 "Hewlett Packard" (США) с хроматографом Carlo Erba MEGA 5360.

Результаты и обсуждения

Из образцов почв был выделен штамм 34Т, который согласно совокупности морфологических, морфометрических, культуральных, физиолого-биохимических признаков и результатам анализа последовательности гена 16S рРНК был идентифицирован как *Bacillus cereus*.

На следующем этапе работы было проведено исследование динамики роста штамма *Bacillus cereus* IBRB-34Т в условиях использования 2,4,5-Т в качестве единственного источника углерода и энергии в периодической культуре и . На рис. 1 показана зависимость значений оптической плотности клеточной суспензии OD_{590} от времени инкубации *B. cereus* IBRB-34Т.

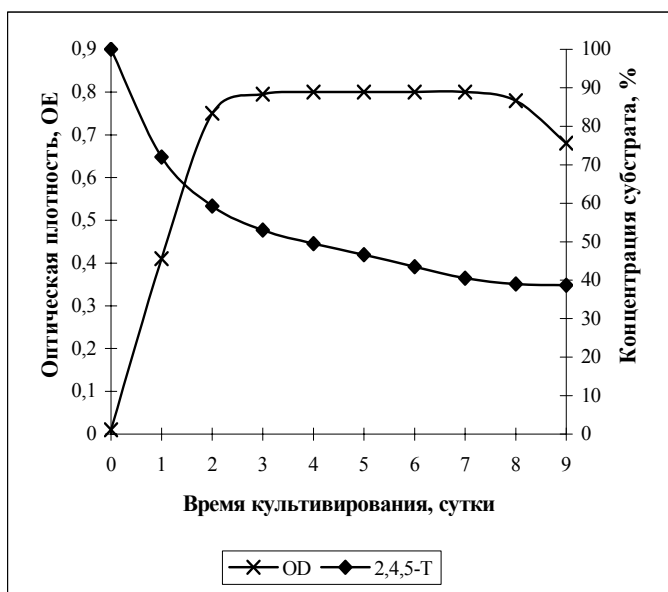


Рис. 1. Зависимость значений оптической плотности клеточной суспензии OD₅₉₀ и изменение концентрации субстрата от времени инкубации штамма *B. cereus* IBRB-34T в условиях использования 2,4,5-Т в качестве единственного источника углерода и энергии.

Максимальное значение оптической плотности наблюдалось на 3-и сутки инкубации (0,79 OE), затем после 4-х суточной стационарной фазы культура заканчивала свой рост. В течение 9 дней количество 2,4,5-Т в культуральной жидкости снижалось примерно на 61% (рис.1).

Далее с целью выявления этапов деградации 2,4,5-Т *B. cereus* IBRB-34T был исследован характер промежуточных продуктов превращения молекул ксенобиотика. В культуральной жидкости были выявлены следующие метаболиты: феноксиуксусная кислота и 2-гексеналь. Таким образом, штамм способен осуществлять дехлорирование молекул 2,4,5-Т с последующим разрывом ароматического кольца. Предполагаемая схема этапов конверсии 2,4,5-Т указана на рисунке 2.

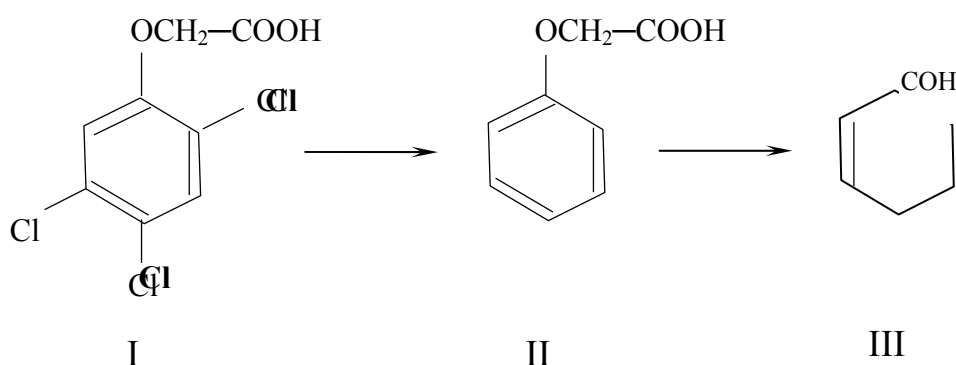


Рис. 2. Схема метаболизма 2,4,5-Т штамма *B. cereus* IBRB-34T. Условные обозначения: I – 2,4,5-трихлорфеноксиуксусная кислота, II – феноксиуксусная кислота, III – 2-гексеналь.

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что обнаруженные интермедиаты не способны оказать отрицательное воздействие на окружающую среду.

При деградации 2,4,5-Т проведенное в почве существенное изменение содержания субстрата наблюдалось после 10–14 дней обработки почвы культурой *B. cereus* 34T в лабораторных условиях. Через 5 суток инкубации количество 2,4,5-Т уменьшалось на 35,8%, далее к 14-м суткам – примерно на 50% и впоследствии оставалось на этом уровне (табл. 1 рис.3).

Таблица 1

Результаты анализа содержания 2,4,5-Т в почве

Характеристика почвы	Время обработки почвы, сут.				
	1	5	10	14	21
Содержание 2,4,5-Т в почве, мг/г	100	64,2	58,0	50,3	50,0
Степень очистки к контролю, %	0	35,8	42,0	49,7	50,0



Рис. 3. Диаграммы, демонстрирующие результаты очистки почвы от 2,4,5-Т с использованием культуры *Bacillus cereus* 34Т.

Представители рода *Bacillus* имеют широкое распространение в биосфере, включая почвенный покров, воду и воздух. Бациллы обладают удивительной жизнеспособностью и часто доминируют в природных экосистемах. Примером могут служить загрязненные промышленные экосистемы, где среди прочих распространены и бациллы. Имеются указания о том, что бациллы способны утилизировать ароматические производные, в том числе 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту, алкил- и хлорфенолы [4, 5]

Известно, что наличие молекул галогенов в составе фенолов определяет сложность деградации таких соединений. Поэтому не удивительно, что в настоящее время выделено и описано всего несколько штаммов, принимающих участие в биологической деградации 2,4,5-Т, а именно: *Brevibacterium* sp., *Burkholderia cepacia* AC1100 и *Nocardioides simplex* 3E [6, 7]. Однако для штаммов рода *Bacillus* катаболическая активность в отношении 2,4,5-Т ранее не была установлена.

Выводы.

1. Из почвенных популяций выделен и описан новый штамм-деструктор гербицида 2,4,5-Т.
2. Определены ключевые метаболиты деградации 2,4,5-Т, а именно: феноксиуксусная кислота и 2-гексеналь. Таким образом, штамм способен осуществлять дехлорирование молекул 2,4,5-Т с последующим разрывом ароматического кольца.
3. Исследованы условия деградации 2,4,5-Т в модельных опытах. В периодической культуре количество 2,4,5-Т в культуральной жидкости снижалось на 61% от контроля, в почве степень очистки составляла 50%. Эти свойства штамма определяют возможность использования культуры в области ремедиации окружающей среды.

Литература

1. Соколов В.Е., Ключев Н.А., Бродский Е.С., Тху Ч.С., Нем Н.С. "Первичное" и "вторичное" диоксиновое загрязнение Южного Вьетнама // Докл. АН СССР. 1996. Т.351, №6. С.847–849.

2. Grant W.F. The Genotoxic effects of 2,4,5-T Mutation Research, 1979. V.65. № 2. P. 83-119.
3. Методи определения микроколичеств пестицидов / Под ред. М.А. Клисенко – М.: Медицина, 1984. – 256с.
4. Matafonova G., Shirapova G., Zimmer C., Giffhorn F., Batoev V., Kohring G-W. Degradation of 2,4-dichlorophenol by *Bacillus* sp. isolated from an aeration pond in the Baikalsk pulp and paper mill (Russia) // International Biodeterioration & Biodegradation. 2006. Vol. 58, № 3-4. P. 209 – 212.
5. Herrera Y., Okoh A.I., Alvarez L., Robledo N., Trejo-Hernandez M.R. Biodegradation of 2,4-dichlorophenol by a *Bacillus* consortium // World J Microbiol Biotechnol. 2008. Vol. 24. P.55–60.
6. Daubaras D.L., Saïdo K., Chakrabarty A.M. Purification of hydroxyquinol and maleylacetate reductase: the lower pathway of 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid metabolism by *Burkholderia cepacia* AC1100 // Appl. Environ. Microbiol. 1996. Vol.62, №11. P.4276–4279.
7. Головлева Л.А., Перцова Р.Н. Полное разложение и дехлорирование 2,4,5-трихлорфеноксисукусной кислоты штаммом *Nocardioïdes simplex* 3E // Докл. АН СССР. 1990. Т.314, №4. С.981–983.

Резюме

Выделен и идентифицирован *Bacillus cereus* IBRB-34T - новый штамм-деструктор 2,4,5-трихлорфеноксисукусной кислоты. Исследована динамика роста штамма в периодической культуре в условиях использования 2,4,5-трихлорфеноксисукусной кислоты в качестве единственного источника углерода и энергии. В течение 9 дней количество 2,4,5-T в культуральной жидкости снижалось на 61%. Выявлены ключевые метаболиты деградации 2,4,5-T, а именно: феноксисукусная кислота и 2-гексеналь. При деградации 2,4,5-T в почве к 14-м суткам наблюдалось 50% уменьшение содержания ксенобиотика.

Bacillus cereus IBRB-34T – a new strain-destroyer 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid was isolated and identified. Dynamics of strain growth in periodic culture under conditions of using of 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid as a single source of carbon and energy is investigated. During 9 days the quantity 2,4,5-T in cultural liquids decreased to 61 %. The key metabolites of 2,4,5-T degradation revealed, namely: phenoxyacetic acid and 2-hexanal. On 14 day of degradation 2,4,5-T in soil reduction of xenobiotic content to 50 % were observed.

КАБАЦЮРА А. А., ЗАДОРЖНА О. А., ЮШКІНА Л. Л.

*Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва УААН,
пр. Московський 142, м. Харків, 61060, Україна.*

ГІБРИДИЗАЦІЯ АД TRITORDEUM З Т. DURUM ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ ГІБРИДІВ F₁-F₂ В УМОВАХ СХІДНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Віддалена гібридизація є одним з найважливіших факторів еволюції рослин, що змінює генетичну природу видів, сортів, форм роду *Triticum* [1]. В Інституті Рослинництва ім. В. Я. Юрева (ІР) створені сорти ярої твердої пшениці які відповідають вимогам українських стандартів але поступаються зарубіжним за вмістом каротиноїдів з якими пов'язаний колір зерна. Тому в схрещуваннях з ярою твердою пшеницею інтенсивно використовується амфідиплоїд *Tritordeum* – гексаплоїд, створений в Іспанії поєднанням генотипів *N. Chilense* і *T. Durum*, що має високий вміст каротиноїдів в зерні [2].

Віддалена гібридизація є традиційним шляхом перенесення генетичного матеріалу який визначає цінні ознаки, від споріднених видів в геном пшениці. Слід відмітити, що гібридизація віддалених форм супроводжується рядом негативних аспектів: низькою зав'язуваністю гібридних зерен, поганою їх життєздатністю, тривалим формотворчим процесом в

гібридних поколіннях [3], що змушує дослідників постійно експериментувати зі способами опилення, вирощування гібридів першого покоління. Новосинтезованим амфідиплоїдам зазвичай властиві інтенсивні процеси формотворення, що призводить до виникнення форм з пшеничним геномом та інтрогресією генетичного матеріалу від компонентів схрещування [4].

Матеріал і методика

Матеріалом для проведення досліджень використано АД Tritordeum з колекції Національного Центру Генетичних Ресурсів Рослин України (Bg 20173), сорти ярої твердої пшениці Чадо, Спадщина, Харківська 37, Харківська 39 створені в IP ім. В. Я. Юр'єва. Проводили кастрацію 25 колосів з видаленням пиляків вручну по кожній комбінації. Опилення проводили Краснодарським методом. Оцінювали виповненість гібридних зерен за 9 бальною шкалою. Гібриди F₁ вирощували в полі, порівняно з батьківськими формами. Протягом вегетації проводили фенологічні спостереження, при настанні повної стиглості проводили структурний аналіз всіх рослин гібридів F₁, 100 рослин гібридів F₂, 30 рослин батьківських форм [5].

У гібридних комбінаціях Харківська 41 x Tritordeum і Кучумовка x Tritordeum гібридні зародки піддавались подальшому дорощуванню *in vitro*. Незрілі зародки, отримані в цих комбінаціях, через 14-15 діб після опилення за спеціальною методикою в асептичних умовах були перенесені на живильне середовище Гамборга з додаванням вітамінів за Стамбом [6]. Висаджені зародки культивували в темряві при температурі +25 °C ± 1°C до появи паростків. Потім переносили в кімнату з штучним освітленням з фотоперіодом 16/8 годин, освітленні 3000 лк та температурі +26 °C ± 2°C. В цьому режимі залишали до появи 2-3 листочків та добре розвинутої кореневої системи. Потім рослини пересаджували у вологу камеру, а в наступному спеціальні культиваційні посудини – в ґрунт.

Результати і обговорення

В середньому за 3 роки завязуваність гібридних зерен змінювалась від 1,1 % в комбінації Спадщина x Tritordeum до 4,8 % в комбінації Tritordeum x Спадщина (табл. 1). В прямих комбінаціях дещо менша виповненість зернівок (2,9 б) порівняно зі зворотніми (3,9 б). В 2008 році спостерігалась значно вища завязуваність гібридних зерен, а також краща виповненість гібридних зернівок по більшості комбінацій, що пояснюється сприятливими погодньо-кліматичними умовами в фазі цвітіння та наливу зерна, тоді як 2006 рік був близький до посушливого, а 2007 – екстремально посушливим в зоні Східного Лісостепу України.

Таблиця 1

Схрещуваність АД Tritordeum з сортами T. Durum, 2006-2008 рр.

Гібридна комбінація	2006			2007			2008			Середнє	
	Зав'язалось зерен		Виповненість зернівок, бал	Зав'язалось зерен		Виповненість зернівок, бал	Зав'язалось зерен		Виповненість зернівок, бал	Зав'язуваність, %	Виповненість зернівок, бал
	шт	%		шт	%		шт	%			
Прямі комбінації											
Tritordeum x Спадщина	2	0,5	2	11	2,3	4	46	11,5	3	4,8	3,0
Tritordeum x Харківська 37	26	6,2	3	2	0,4	1	9	1,5	2	2,7	2,0
Tritordeum x Чадо	4	0,8	2	13	2,1	6	16	4,0	3	2,3	3,7
Tritordeum x Харківська 39	15	2,2	3	11	2,4	2	1	0,3	3	1,6	2,7
Сума / середнє	47	2,4	2,5	37	1,8	3,3	72	4,3	2,8	2,9	2,9
Зворотні комбінації											
Спадщина x Tritordeum	1	0,3	3	7	1,3	3	10	1,7	4	1,1	3,3
Харківська 37 x Tritordeum	19	4,4	4	16	3,1	5	30	5,0	5	4,2	4,7
Чадо x Tritordeum	23	4,5	4	2	0,2	4	3	0,5	4	1,7	4,0
Харківська 39 x Tritordeum	2	0,4	2	13	3,4	4	20	3,3	3	2,4	3,0
Харківська 41 x Tritordeum	-	-	-	5	1,3	4	81	13,5	5	7,4	4,5
Кучумовка x Tritordeum	-	-	-	8	2,0	3	38	6,3	5	4,2	4,0
Сума / середнє	45	2,4	3,3	8,5	1,9	3,8	182	5,1	4,3	3,5	3,9

Рослини гібридів F₁ між сортами T. Durum і АД Tritordeum були в цілому проміжними за морфотипом між батьківськими формами. В фазу цвітіння спостерігали появу стерильних колосів, які залишали для вільного вітроопилення. В 2007 р розвинені рослини F₁ вдалося отримати в комбінаціях Tritordeum x Харківська 37, Tritordeum x Чадо, Tritordeum x Харківська 39, Харківська 37 x Tritordeum, Чадо x Tritordeum. Однак рослини комбінації Tritordeum x Чадо виявились повністю стерильними і не сформували зернівок.

Таблиця 2

Характеристика гібридів F₁₋₂ з АД Tritordeum за продуктивністю, озерненістю колосу та масою 1000 зерен, 2007-2008 рр.

Комбінація	Покоління	Рік	Кількість розвинених рослин	Озерненість колосків	Маса 1000 зерен	Маса зерна з основного колосу
Прямі комбінації (АД Tritordeum / T. Durum)						
Сума / Середнє	F ₁	2007	20	1,3	21,1	0,6
	F ₁	2008	38	2,1	45,5	1,6
	F ₂	2008	138	2,0	44,1	1,7
Зворотні комбінації (T. Durum / АД Tritordeum)						
Сума / Середнє	F ₁	2007	21	1,7	26,8	0,7
	F ₁	2008	25	1,6	46,5	1,2
	F ₂	2008	257	2,0	44,4	1,7

В 2008 р за всіма комбінаціями (крім комбінації Чадо x Tritordeum) одержано розвинені рослини першого покоління. Кількість рослин була замалою для об'єктивної характеристики окремих комбінацій в першому поколінні, проте достатньою для опису гібридів одного напрямку схрещування. За нашими даними (табл. 2) в 2007 р гібриди F₁ прямих схрещувань (на цитоплазмі АД Tritordeum), дещо поступались гібридам зворотніх схрещувань за озерненістю колосків, масою 1000 зерен. Проте в 2008 р в прямих комбінаціях гібриди були більш озерненими а зворотні мали більшу масу 1000 зерен. В 2008 р. гібриди F₂ порівняно з F₁ мали вищу озерненість але меншу масу 1000 зерен, що спричинено інтенсивним розщепленням за вивченими ознаками.

Таблиця 3

Кількість та виповненість зернівок при використанні різних методів опилення і вирощування гібридів першого покоління 2008 р.

	Гібридна комбінація			
	Харківська 41 x Tritordeum		Кучумовка x Tritordeum	
	Польові умови, вільне вітроопилення	Метод культури зародків, беккросування материнською формою	Польові умови, вільне вітроопилення	Метод культури зародків, беккросування материнською формою
Висіано зерен	5	13	8	20
Одержано розвинених рослин, %	40	46	38	40
Одержано зернівок відносно висіяних	3:1	1:2	6:1	1,5:1
Виповненість зернівок	8	4	7	3

Сумісно з лабораторією біотехнології ІР ім. В. Я. Юрева проведено дорощування гібридних зародків комбінацій Кучумовка x Tritordeum і Харківська 41 x Tritordeum in vitro (табл 3).

В фазу цвітіння проводили беккросування гібридів материнською формою. Після дорощування зародків біотехнологічними методами одержано 14 розвинених рослин, які дали 38 повноцінних, зрілих насінин. В польових умовах, при вільному вітроопиленні з цих комбінацій одержано 5 рослин, які дали 63 насінин. Слід відмітити що рослини, вирощені в польових умовах, мали вищу озерненість колосків і сформували більш виповнене зерно, що, напевно, пояснюється вибірковістю пилку при вільному вітроопиленні в умовах селекційного поля, а також сприятливими умовами росту і розвитку рослин. Але, при використанні методу культури зародків спостерігалась дещо вища життєздатність гібридних зерен.

Висновки:

1. Зворотні комбінації схрещувань, на цитоплазмі *T. Durum*, характеризуються вищою зав'язуваністю і виповненістю гібридних зерен.

2. За роки досліджень послідовної відмінності між продуктивністю, озерненістю колосків, масою 1000 зерен в гібридів F_1 по прямих і зворотних комбінаціях не спостерігалось.

3. Вирощування гібридів F_1 АД Tritordeum / *T. Durum* можливе без застосування біотехнологічних методів. Польові умови створюють можливість вибірковості пилку, формування більш озернених колосків, і в результаті одержанню більшої кількості повноцінного насіння порівняно з проведенням беккросів.

Література

1. *Вавилов Н. И.* Теоретические основы селекции растений. – М: Наука, 1987. – 511 с.
2. L. M. Martin and J. B. Alvarez // Use of interspecific hybridization in quality improvement of cereals.
3. Генетика культурных растений: Зерновые культуры / ВАСХНИЛ; под. ред. В. Д. Кобылянского и Т. С. Фадеевой. – Л.: Агропромиздат, 1986. – 264 с.
4. *Голик О. В.* Формообразовательный процесс у гибридов пшеницы с амфидиплоидами редких ее видов и диких сородичей: дис. кандидата биол. наук: 03.00.15 / Голик Олег Викторович. – К., 1998. – 199 с.
5. . Методические указания по изучению мировой коллекции пшеницы. Под ред. Дорофеева В. Ф. – Л.: ВИР – 1977. – 28с.
6. *Gamborg O. L. Miller R. A. Ojima K.* Nutrient requirements of suspension cultures of soybean root cells // Exp. Cell. Res. – 1968. – 50. -№1. P. 151-158.

Резюме

Наведено результати зав'язування гібридних зерен при проведенні реципрокних схрещувань сортів ярої твердої пшениці з АД Tritordeum. Охарактеризовано гібриди F_{1-2} за озерненістю колосків, продуктивністю, масою 1000 зерен в середньому по прямих і зворотних комбінаціях. Обґрунтовано можливість одержання повноцінних гібридів АД Tritordeum / *T. Durum* без застосування біотехнологічних методів.

Приводятся результаты завязывания гибридных зерен при проведении реципрокных скрещиваний сортов яровой твердой пшеницы с АД Tritordeum. Дана характеристика гибридов F_{1-2} за озерненностью колосков, продуктивностью, массой 1000 зерен в среднем по прямым и обратным комбинациям. Доказана возможность получения полноценных гибридов АД Tritordeum / *T. Durum* без применения биотехнологических методов.

Hybridization of AD Tritordeum with *T. Durum* and productivity of hybrids F_{1-2} under conditions of eastern forest-steppe of Ukraine. Results of hybrids seeds inception during reciprocal

crossing of the cultivar spring durum wheat with AD Tritordeum are stated. Characteristic of hybrids F₁₋₂ according to grain content, productivity, the weight of 1000 seeds in average values according to direct and reverse combinations is also included. Possibility of generation of full value hybrids Tritordeum / T. Durum without application of bioengineering methods was proved.

КИРИЛЕНКО В.В., ХОМЕНКО С.О., БАСАНЕЦЬ Г.С., ДЕРГАЧОВ О.Л., ГУМЕНЮК О.В., МАРИНКА С.М.

Миронівський інститут пшениці імені В.М. Ремесла УААН

Україна, 08853 с.Центральне Миронівського району Київської області

e-mail: mwheats@ukr.net mironovka@mail.ru

ЕЛЕМЕНТИ ПРОДУКТИВНОСТІ ЛІНІЙ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА СТАТИСТИЧНИМИ ПАРАМЕТРАМИ І СЕЛЕКЦІЙНИМИ ІНДЕКСАМИ

Збільшення врожайності пшениці є головним напрямом селекції [1]. Світовою і вітчизняною практикою доведено, що найдоступнішим і ефективним засобом збільшення валових зборів зерна пшениці, основної продовольчої культури України, виступає генетичний чинник – сорт, на долю якого припадає 25% врожаю [2].

Сучасний селекційний процес передбачає орієнтацію на генетичний захист проти дії біотичних та абіотичних чинників. Підходів щодо вирішення даної проблеми існує багато, і всі вони спрямовані на кінцевий результат – підвищення у сортів рівня адаптивності тих факторів, які лімітують рівень урожайності, як у поєднанні з останніми, так і кожного з них зокрема. Генетичним критерієм адаптивності є урожайність, стабільність якої в різні за гідротермічними умовами – найважливіша ознака. Максимальна врожайність формується за оптимального співвідношення усіх елементів продуктивності. При недостатньому розвитку одного структурного елементу продуктивність значною мірою може компенсуватись іншими елементами, що формуються на певних етапах органогенезу, але для їх оптимального розвитку необхідні сприятливі кліматичні умови [3].

Аналіз літературних джерел засвідчує, що підвищення адаптивного потенціалу необхідне для реалізації високої продуктивності створюваних генотипів сортів у поєднанні з іншими адаптивними ознаками, що є запорукою їх довголіття і широкого використання у виробництві. Пошук таких генотипів чи їх створення можливий на основі інформації про характеристику окремих генотипів за параметрами їх адаптивної спроможності.

Метою роботи є оцінка адаптивного потенціалу перспективних ліній озимої пшениці за продуктивністю на завершальних етапах селекційного процесу. Для її вирішення були поставлені такі завдання: дослідити мінливість ознаки продуктивності в різні роки вивчення; визначити показники гомеостатичності, селекційної цінності та стабільності за даною ознакою та провести порівняльний аналіз статистичних показників та селекційних індексів.

Матеріал та методи

Дослідження проводили в польових умовах селекційної сівозміни Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла (МІП) по попереднику горох впродовж 2006-2008 рр. Матеріалом для досліджень слугували біометричні показники врожайності ліній пшениці м'якої озимої конкурсного сортовипробування, яке виконували згідно загальноприйнятих методик [4-5]. Достовірна відмінність при 0,05 % рівні значимості дозволила провести розрахунок статистичних характеристик, а саме: середні арифметичні (\bar{x}), лімітні мінімальні (x_{\min}) та максимальні (x_{\max}) значення, розмах варіювання ($R = x_{\max} - x_{\min}$), дисперсію (σ), коефіцієнт варіації (V). Показники гомеостатичності розраховані за формулою $\text{Hom} = \bar{x}^2 / \sigma$, визначення селекційної цінності проводили за формулою $S_c = \bar{x} \cdot x_{\text{lim}} / x_{\text{opt}}$ [6]. Стабільність (b_i) визначали за рівнем коефіцієнта лінійної регресії [7]. Лінії оцінювали за індексом перспекти-

вності (IP) – відношення маси 1000 насінин до довжини стебла x 100, фіно-скандинавським індексом (FSI) – відношення кількості зерен з головного колоса до довжини стебла x 100 та мексиканським індексом (MI) – відношення маси зерна з головного колоса до довжини стебла x 100 за методикою Szamak [8].

Результати досліджень

Гідротермічні умови в роки досліджень були досить різноманітними для росту та розвитку пшениці озимої та оцінки вихідного селекційного матеріалу за адаптивними ознаками (рис. 1, 2).

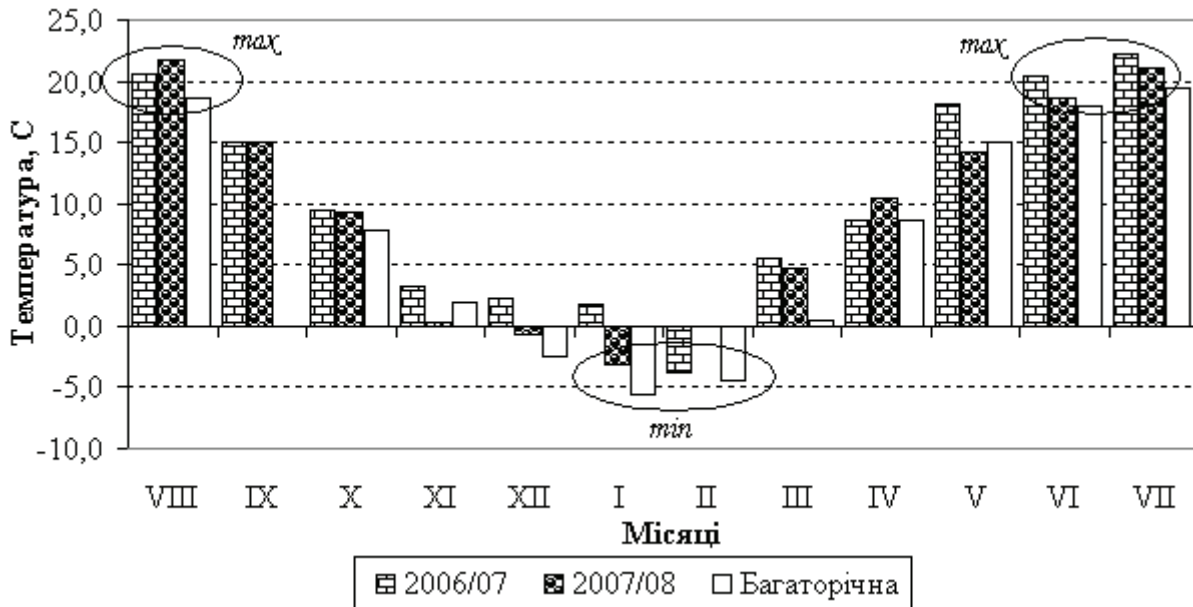


Рис. 1. Середньомісячні та річні температури повітря, 2006-2008 рр.

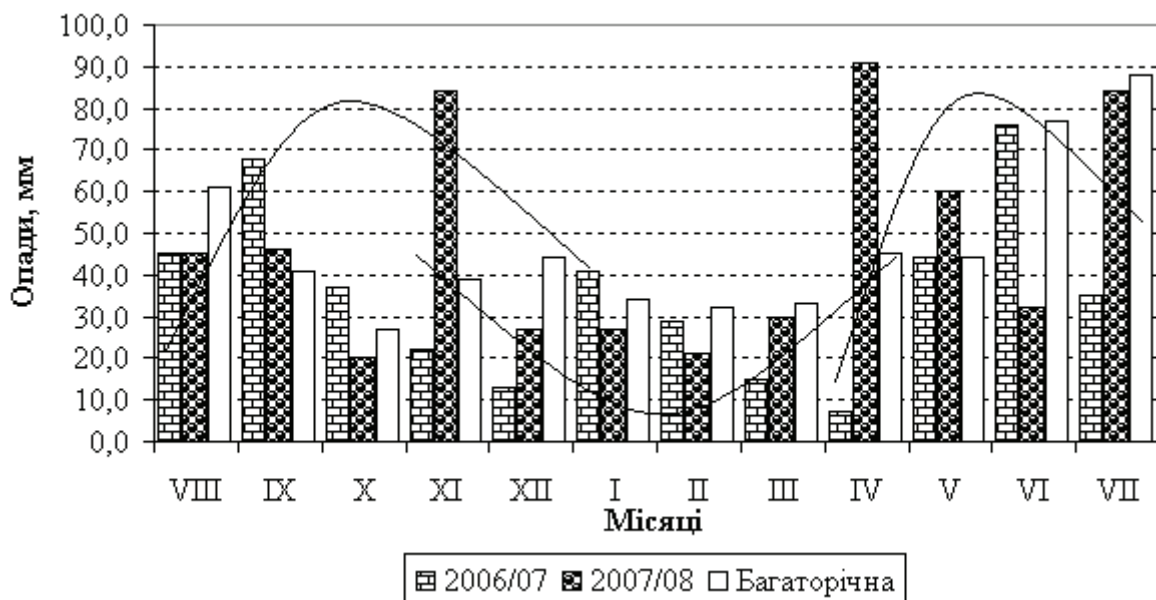


Рис. 1. Середньомісячна та річна кількість опадів, 2006-2008 рр.

Результати оцінок за статистичними параметрами представлені в табл. 1. Як засвідчують дані таблиці, реакція генотипів (ліній) на прояв гідротермічних умов була різною і виражається у кількісному вигляді від менш до більш пристосованих за усіма статистичними параметрами.

Відносним показником фенотипової мінливості є коефіцієнт варіації (V , %) та дисперсія (σ). У наших дослідженнях лінії виявили значну залежність ($V=19,2-32,7\%$) від дії гідротермічних умов. Практично аналогічні дані отримані і за показником дисперсії. Розмах варіювання досить інформативна статистична величина, оскільки засвідчує норму реакції генотипу. Так, кожна із досліджуваних ліній має певні особливості за нормою реакції (R , ц/га). Дана статистична величина варіювала від 23,3 ц/га до 36,7 ц/га залежно від генотипу. Високою нормою реакції $R=36,7$ виділилась лінія Лют. 34877.

Таблиця 1. Статистичні характеристики урожайності перспективних ліній конкурсного сорто випробування (МПП, середнє за 2006-2008 рр.)

Лінія	Урожайність, ц/га	R, ц/га	V, %	σ	Ном	Sc	b_i
Лютесценс 33198	59,7	28,2	23,8	14,19	8,9	36,6	1,12
Лютесценс 34604	60,6	23,3	20,3	12,28	12,8	40,4	0,97
Лютесценс 34877	60,2	36,7	32,7	19,71	5,0	30,5	1,55
Лютесценс 30056	62,2	23,9	19,2	11,95	13,5	42,2	0,93
Еритроспермум 33375	64,2	28,6	23,3	14,96	9,6	40,1	1,18
Еритроспермум 35348	61,5	23,6	21,3	13,09	12,2	40,7	1,01
НІР _{0,05}		2,28					

Одним із статистичних показників адаптивності є гомеостатичність генотипу, який засвідчує про здатність організму проявити мінімальну фенотипову дисперсію при зміні умов вирощування, тобто зводити до мінімуму наслідки несприятливих умов зовнішнього середовища в різні періоди росту і розвитку рослин. Так, за даним показником виділяються лінії Лют. 34604 та Лют. 30056, які мають найвище числове значення даної статистичної величини (Ном=12,28 та 13,5).

Аналіз даних щодо селекційної цінності досліджуваних ліній виявив, що найвищий показник мала лінія Лют. 30056 при незначному коефіцієнті варіації та фенотипової дисперсії. Величина коефіцієнта регресії (b_i) урожаю ліній дає більш близьку інформацію щодо можливості генотипів забезпечувати як високе значення ознаки за сприятливих умов вирощування так і низьке – у несприятливих. У нашому випадку за величиною коефіцієнта регресії до найменш чутливих стосовно покращених умов вирощування відносяться лінії Лют. 34604 та Лют. 30056, що мали b_i менше 1. Тобто з підвищенням урожайності на 1 ц/га дані лінії збільшують свій урожай тільки на 0,9 та 0,97 ц/га, відповідно. Такі лінії доцільно використовувати за екстенсивними технологіями вирощування, за яких вони виявлять максимум віддачі при мінімумі затрат. Решта ліній були більш чутливими на зміну урожайності по роках, які при підвищенні рівня урожайності на 1 ц/га збільшують свій урожай на 1,01; 1,12; 1,18; 1,35 та 1,55 ц/га. Такі лінії вимогливі до високого рівня агротехніки, оскільки вони тільки в такому випадку проявлять максимум віддачі урожаю.

Кількість зерен, маса зерна з колоса та маса 1000 насінин є важливими складовими врожайності. У цілому аналіз ліній за цими кількісними ознаками свідчить про різну реакцію генотипів на умови вегетації, що складалися у роки вирощування. Результати досліджень показали, що найкращими показниками ознак виділились лінії Лют. 34604 та Ерит. 35348 (табл. 2).

Таблиця 2. Характеристика ліній пшениці озимої за кількістю зерен у колосі, масою зерна з колосу та масою 1000 насінин.

Лінія	Кількість зерен у колосі, шт.		Маса зерна з колоса, г		Маса 1000 насінин, г	
	2007	2008	2007	2008	2007	2008
Подольнка	36,5±2,96	39,7±4,32	1,70±0,19	1,18±0,33	46,6±3,41	27,4±5,89

Лют. 33198	37,7±4,29	51,0±4,22	1,53±0,23	1,96±0,24	40,3±4,59	38,5±3,50
Лют. 34604	45,6±4,44	45,5±3,82	2,03±0,24	1,90±0,24	44,5±3,01	41,6±3,35
Лют. 34877	32,5±2,76	48,0±5,01	1,23±0,17	1,96±0,34	38,0±4,83	41,0±5,72
Лют. 30056	34,7±3,10	43,5±3,92	1,38±0,16	1,88±0,23	40,9±6,22	43,0±2,74
Ерит. 33375	38,2±2,78	48,5±3,90	1,70±0,15	1,42±0,27	45,0±3,78	29,1±4,64
Ерит. 35348	29,5±1,88	45,3±4,21	1,38±0,10	1,97±0,36	47,0±3,79	42,2±5,64

Аналіз отриманих даних за селекційними індексами показує, що ІР, FSI, МІ варіювали як у межах ліній, так і за роками (табл. 3). Високими показниками індексу ІР характеризувались лінії Лют. 30056 та Ер. 35348, за показником FSI – Лют. 33198, Лют. 30056, Лют. 34604 та Ер. 33375, за показником МІ – Лют. 34604, Лют. 30056 та Лют. 33198.

Таблиця 3. Оцінка ліній пшениці озимої за селекційними індексами

Лінія	ІР			FSI			МІ		
	2007	2008	\bar{x}	2007	2008	\bar{x}	2007	2008	\bar{x}
Подольнка	53,57	30,31	41,94	41,95	43,91	42,93	1,95	1,31	1,63
Лют. 33198	45,90	42,61	44,25	44,46	56,39	50,43	1,74	2,16	1,95
Лют. 34604	54,57	37,14	45,76	55,86	40,49	48,18	2,49	1,70	2,10
Лют. 34877	43,58	37,41	40,50	37,21	43,81	40,51	1,41	1,79	1,60
Лют. 30056	60,93	45,11	53,02	51,62	45,63	48,63	2,06	1,97	2,02
Ерит. 33375	55,30	29,63	42,47	46,88	49,34	48,11	2,09	1,45	1,77
Ерит. 35348	56,05	43,96	50,01	35,18	47,14	41,16	1,65	2,05	1,85

Висновки: використання різних статистичних характеристик обумовило належним чином оцінити створені генотипи (лінії) за рівнем адаптації за ознакою врожайності. Високими ефектами адаптивної здатності за урожайністю виділилися лінії Лютесценс 33375 та Лютесценс 30056. За методом селекційних індексів – лінії Лютесценс 30056 та Лютесценс 34604, які можна вважати в майбутньому кандидатами для передачі на державне сортопробування.

Література

1. *Грабовець А.И., Фоменко М.А.* Принципы селекции озимой мягкой пшеницы на экологическую пластичность и продуктивность на современном этапе // НТБ Миронівського ін-ту пшениці УААН – К.: Аграрна наука, 2008. – Вип. 6-7. – С.67-87.
2. *Коптик И.К.* Результаты селекции озимой мягкой пшеницы в условиях республики Беларусь // Проблемы и пути повышения эффективности растениеводства в Беларуси: Мат. междунар. науч.-практ. конф., 29 июня 2007 г., Жодино.–Минск, 2007.–С.35-37.
3. *Федин М.А., Силис Д.Я., Смиряев А.В.* Метод селекционных индексов // Селекция и семеноводство. – 1976. – №2. – С. 53-59.
4. *Методика державного сортопробування с.-г. культур.* – К., 2000. – Вип.1. – С.4-16.
5. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – С.160-166.
6. *Хангильдин В.В., Литвиненко Н.А.* Гомеостатичність і адаптивність сортів озимої пшениці // Науч.-техн. бюл. ВСГИ.- Одесса, 1981. – Вып.39. – С.18-14.
7. *Параметры экологической пластичности сельскохозяйственных растений, их расчет и анализ. Методические рекомендации Сиб.НИИСХ / под ред. Г.Н. Степаненко.* – Новосибирск, 1984. – С.3-25.
8. *Szatak I.* Breeding of dwarf wheat by means of three indexes breaking correlations // Cereal research Communications. – 1979. - Vol. 7, №3. – P. 215-226.

Резюме

Досліджували адаптивний потенціал перспективних ліній озимої пшениці за продуктивністю на завершальних етапах селекційного процесу методом селекційних індексів. Вста-

новили показники гомеостатичності, селекційної цінності та стабільності за даною ознакою, провели порівняльний аналіз статистичних показників.

Исследовали адаптивный потенциал перспективных линий озимой пшеницы по продуктивности на заключительных этапах селекционного процесса методом селекционных индексов. Определили показатели гомеостатичности, селекционной ценности и стабильности по данному признаку, провели сравнительный анализ статистических показателей.

Adaptive potential of advanced lines of winter wheat for productivity in the final stages of selection process by the method of selection indices was studied. The attributes of homeostatic, of selection value and stability on this trait were defined, the comparative analysis of statistical indices was conducted.

**КОНОВАЛОВ В.С., КОПЫЛОВА Е.В., СТАРОДУБ Л.Ф., КИЙКО И.В.
.,АЛЕКСЕЕНКО Т.И.**

*Институт разведения и генетики животных УААН, Украина. Научно-методический центр
УААН.e-mail-konovarov_vs@ukr.net*

СКРЫТЫЕ РЕЗЕРВЫ ПЛЕЙОТРОПНОГО ВЛИЯНИЯ ПИГМЕНТНЫХ МУТАЦИИ «red» НА СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В СКОТОВОДСТВЕ И КОНЕВОДСТВЕ.

В Украине последние десятилетия характеризуются интенсивными породообразовательными процессами, в частности в скотоводстве и коневодстве. Отмечается устойчивая тенденция в создании национальных высокопродуктивных пород. При этом характерно, что такой функционально важный экстерьерный признак как масть животного преимущественно используется как косвенный маркер для паспортизации пород. В тоже время знание структурно-функциональных особенностей межallelельных взаимодействий пигментообразующего субгена *A, B, C, D, E (a-MCT), I, S, R* позволяют идентифицировать ранее скрытые от видения селекционера породные особенности.

Целью исследований являлись:

- 1) экспериментальный и ретроспективный анализ селекционной информации влияния пигментной мутации «red» на уровень стабильности хромосом;
- 2) частоты встречаемости наследственных аномалий развития в породах черного и красного корня у мясных и молочных пород крупного рогатого скота;
- 3) возможные механизмы избирательного возникновения мутации мышечной гипертрофии *миостатин-th* у пород красного корня ;
- 4) энергетические причины снижения рекордной резвости рысаков орловской породы рыжей масти и ряд других вопросов.

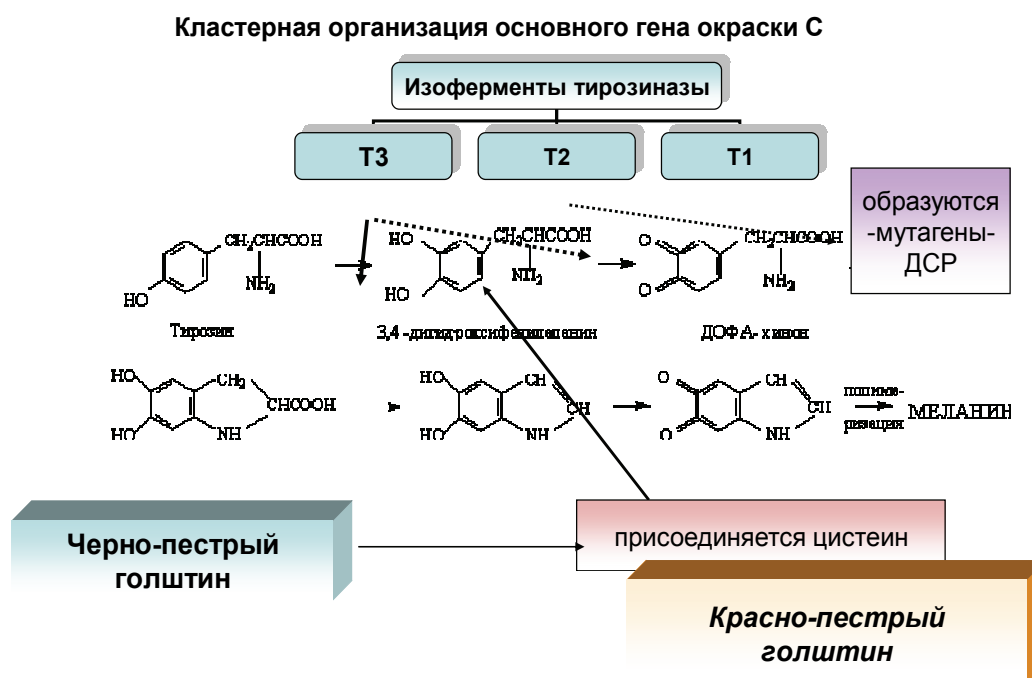
Общая оценка «red» -окраски внешних покровов(масти) в животноводстве.

Как правило, в селекционной практике наличие черной и коричневой масти у домашних животных является саморазумеющимся явлением при котором черная масть является доминантной, а коричневая рецессивной. Несмотря на рецессивный характер наследования коричневой масти в процессе доместикиционных преобразований генофонда диких животных среди домашних животных коричневые окрасы (благодаря высокой адаптационной пластичности от палевого окраса до вишневого) имеют исключительно широкое распространение. Созданы сотни различных пород животных и птиц с красным окраской и только в пушном звероводстве и каракулеводстве механизмам формирования коричневых окрасов уделяется должное внимание.

В чем причина рецессивности коричневых окрасов ?

Эволюционно-значимая приоритетность рассматриваемых окрасок состоит в том, что период биосинтеза истинно черных (эумеланиновых) пигментов продолжается с первых этапов возникновения жизни, в то время как процесс формирования коричневых (феомеланиновых) пигментов является более молодым эволюционным формообразованием (1). В результате мутации (brown –коричневый) в генетическом локусе В (black-черный) пигментных клеток кожи происходит присоединение к молекуле 3,4-диоксифенилаланина аминокислоты цистеина. Формируется не только структурно новый пигмент коричневой окраски (феомеланин) , но изменяется *генотипическая среда* функционирования наследственного аппарата пигментной клетки(см.рис.). Считаем ,что именно изменение генотипической среды метаболизма пигментной клетки, через межклеточные взаимодействия оказывает существенное влияние на весь гомеостазис организма (см.далее

Рис. Роль рецессивной мутации » red « в формировании красной окраски волоса и ее влияние на мутагенез (Коновалов 2003)



Кратко о мутации «red»

По международной классификации ДНК-маркирования рецессивная пигментная мутация brown (“red”) под номером локуса 001249 ассоциируется с действием гена-TYRP1 (2). Визуальное удобство отличия черной и красной окрасок определило закрепление за данной мутацией brown его тривиального названия «red». В селекционной терминологии обозначается как *Red Factor (RF)* являющийся обязательным тестом для ДНК-маркерного скрининга .

В чем причина столь пристального внимания селекционеров к (*RF*) ?

Особое внимание селекционная практика уделяет мутации «ред» по причине ее проявления в потомстве выдающихся производителей молочной голштинской породы черно-пестрой масти. Этот факт в определенной степени снижает селекционный рейтинг «чистоты» голштинской «суперпороды». Столь пристальное внимание мировой селекционной практики к данной мутации , ее постановка в единый ранг с такими эволюционно-запрещенными молекулярными мутациями летального действия как BLAD, DUMPC, CVM др. дают возможность использовать данную мутацию как своеобразный молекулярно-генетический зонд не только

для оценки скорости иммиграционных процессов рецессивных мутаций в генофонд пород черного корня(3) ,но и для оценки ее провоцирующего действия на спонтанный мутагенез (4).Системный анализ ретроспективной информации различных авторов о нестабильности хромосом молочных и мясных пород позволяет нам оценивать уровни кариотипической изменчивости в зависимости от типа масти. Результатом этих исследований является не только статистически достоверная тенденция более чем двукратной общей нестабильности хромосом у пород с красной мастью в сравнении черной , но и установление типа кариотипических изменений –робертсоновских транслокаций 1/29 (5,6)), анеуплоидий и хромосомных aberrаций и акроцентрических хромосом. (7). Вполне логично, что кариотипические изменения имеют свое и фенотипическое выражение. Основываясь на своей концепции о множественном действии мутаций на генетико –биохимическую среду взаимодействия генов В.С.Коновалов

впервые в мировой селекционной патогенетике проанализировал международный список 400 наследственных аномалий развития у различных пород крупного рогатого скота (8) подразделил их принадлежность к черному и красному корню биосинтеза меланиновых пигментов . Результаты анализа позволили выявить такие важные особенности геномов анализируемых пород :1) существенное превышение(в сравнении эумеланиновыми породами) частот встречаемости наследственных аномалий развития у пород с феомеланиновой окраской масти.;2) важной особенностью комплексного фено-цитодНК маркерного мониторинга является установление полилокусного контроля за формированием наследственных аномалий. В качестве наглядного примера используем формирование полилокусного контроля за эволюционно-запрещенной мутацией мутации ахондроплазии.

Табл.1..Международный список наследственных аномалий развития крупного рогатого скота (13).

№ локуса	Название, порода, страна	Символ локуса	Аллель		Тип наследования
			нормальный	аномальный	
1	2	3	4	5	6
<p><i>многолокусная АХОНДРОПЛАЗИЯ</i>--наследственное заболевание костной системы.Характеризуется с задержкой эхондрального остеогенеза. Обычно наследуется по ауто-сомно-доминантному типу.В селекционной практикестике данная мутация широко используется при выведении собак породы-такса. В селекции мясных пород крупного рогатого скота методами ступенчатой селекции настойчиво ведется подбор генов –модификаторов снижающий негативный эффекта действия мутации заболевания костной системы на жизнеспособность организма.На период 2000года установлено семь локусов ахондроплазии(<i>см.ахондропластическая карликовость</i>).</p>					
2004	Ахондроплазия 1	ACH 1	Achl	ach1	ра
2005	Ахондроплазия 2	ACH2	Ach2	ach2	ра
2006	Ахондроплазия 3	ACH3	Ach3	ach3	ра
2007	Ахондроплазия 4	ACH 4	Ach4	ach4	ра
2008	Ахондроплазия 5	ACH 5	Ach5	ach	ра
2009	Ахондроплазия 6	ACH 6	Ach6	ach6	ра
2010	Ахондроплазия 7	ACH 7	Ach6	ach7	ра

Селекционно-допустимая мутация миостатин -mh-0

В рамках обсуждаемой проблемы особый интерес представляет краткое рассмотрение пути селекционно-генетического преобразования эволюционно-запрещенной мутации мышечной гипертрофии-миостатин -mh-0 в селекционно целесообразную. Генно-регуляторная система мышечного белка миостатина обеспечивает сбалансированный рост мышечной ткани организма соответственно надежности функционирования опорно-двигательного аппарата и внутренних органов (9). Впервые мутация миостатин -mh-0 была выявлена у мясных пород с

красным окрасом масти. Регистрационный номер 000683(OMIA) /. Данная мутация рецессивна и ассоциирована с действием генов-GDF8, MSTN, MH (см. база данных Online Mendelian Inheritance in Animals <http://omia.angis.org.au>). Установлено, что местоположение гена- mh находится в конце центромеры 2 ой хромосомы, приблизительно 3.1 сМ от микросателлита TCLA44. Считаем, что именно мутационное разбалансирование функции генно-регуляторной системы биосинтеза миостатина способствует 20-30 % превышению скорости роста скелетных мышц. Интенсивные исследования ряда зарубежных научных групп позволили секвенировать ген миостатина. С помощью праймеров MUT 1 : 5/-TGA GGG GTG TCA AGA CTC CT-3/ и MUT-2 : 5/-CAC TGT CTT CAC ATC AAT GCGCT-3/ установить место точечной мутации приводящей к замене С на Т в позиции 610 от стартового кодона. *Нами впервые обращено внимание на факт спонтанного мутагенеза по миостатину у пород именно с красной, а не черной мастью. Дана молекулярно-генетическая интерпретация направленного мутагенезу. Суть развиваемой гипотезы состоит в том, что незапелимеризированные в результате мутации ««brown»/синоним» ред»/ долгоживущие свободные радикалы меланинового обмена обладают избирательной способностью преимущественно связываться пиримидиновыми основаниями приводя тем самым к направленному мутагенезу.* Высокая экономическая целесообразность селекционного применения данной мутации активизирует системный мониторинг за распространением скрытой мутации миостатин -mh-0 в генофонде различных пород КРС. Зарубежными исследователями установлено наличие данной мутации у более чем 10 европейских породах. В институте агроэкологии (2002-2006гг.) и в настоящее время ин-те разведения и генетики животных Украинской аграрной академии наук с использованием праймеров 5,TCTAGGAGAGATTTTGGGCTT 3, и 5, TGGGTATGAG-GATACTTTGC-3,(Grobet L.,1977) Е. В. Копыловой установлены уровни распределения аллельных частот по гену MSTN у различных пород :серая украинская (п-44гол. а-1,000; в-0,000*); бурая карпатская (п-33 гол. а-1,000; в-0,000*); украинская белоголовая (п-35 гол. а-1,000; в-0,000*); якутская (п-30 гол. а-1,000; в-0,000*); галовейская (п-37 гол. а-0,963; в-0,037*); красная польская (п-207 гол. а-0.980; в-0,020); голштинская -(п-120 гол. а-1,000; в-0,000*). Системный поиск мутантной аллели миостатин -mh-0 в украинских породах продолжается.

Вывод: На основании комплексных исследований по плейотропизму действия мутации “red” (с помощью фено-цито_ДНК –маркерной диагностики) есть основания считать, что изменение синтеза эумеланинового обмена на феомеланиновый существенно влияют на состояние генетического гомеостаза. Новые факты о установлении в генетическом локусе миостатина еще трех дефектных аллелей позволяет глубже не только понять роль скрытой генетической изменчивости в селекции мясного скота , но и путь использования этого полиморфизма в селекции.

Важно учитывать, что более высокая частота встречаемости наследственных аномалий развития у красных по масти пород не дает оснований для вывода- красные породы хуже черных. Этот факт лишь означает, что промежуточные метаболиты меланинового обмена оказывают существенное влияние на элиминирующий отбор. Долгоживущие свободные радикалы эумеланинового обмена у пород черного корня окраски более жестко выполняют роль «просеивающего» отбора чем метаболиты феомеланинового обмена. В этой связи считаем , что при работе с породами красного окраса » просеивающую» функцию отбора более тщательно должны выполнять селекционеры, цитогенетики и молекулярные биотехнологи.

Специфика влияния «ред «мутации на резвость лошади

Системный мониторинг за границами множественного действия мутации аллелей пигментобразующего субгена 12 видов домашних животных позволил выявить интересную специфику влияния мутации “red” на скоростные особенности рысаков орловской породы рыжей масти. Аспирантом И.В.Кийко проанализированы результаты многолетних ипподромских испытаний резвости рысаков орловской породы в зависимости от влияния эу и феомеланинового обмена .

Материал и методы.

Основываясь на знании структуре и функции аллелей пигментообразующем субгена рысаков орловской породы *A, B, C, E (a-MCF), G, D, P* проводили сравнительный анализ по 5 локусам: *A, B, C, E, G* : 000201 - локус агутти *A-(agouti)*; 001249 - локус-коричневый *B-(brown)*; *C* 001344 - локус-серой масти-*G-(cream dilution)*; 001199 - локус-интенсивности окраски-*E-(extension)*. (см. интернет-база Online Mendelian Inheritance in Animals (OMIA.) (<http://omia.angis.org.au>) . Материалом для анализа служили протоколы оценки резвости орловских рысаков на Киевском ипподроме с 1967 г. по настоящее время. Проанализированы 42 протокола результатов забега рысаков-победителей приза «Барса» . Если исходить из постулата, что масть лошади не влияет на ее резвость, распределение частот встречаемости (%) рысаков победителей среди 4 типов масти –серая, гнедая, вороная и рыжая должны соответствовать-25%:25%:25%:25%. Однако реальная картина следующая: серая масть-47,2 %-(20 гол-*A_ВвССЕЕ G_*) ; гнедая 45,3% (19 голов-*A_ВвССЕЕ gg-*) ; вороная – 7,1% (3 гол.*aaВвССЕЕgg*); рыжая -0% (*A_ввССЕЕ gg*)

Вывод. Столь значительная разница в результатах ипподромных испытаний орловских рысаков различной масти дает основание считать, что специфика метаболизма эу и феомеланиновых пигментов через воздействие на нейромодуляторную функцию скелетных мышц оказывает влияние на рекордную резвость орловского рысака как в 50 летнем соревновательном периоде на Киевском ипподроме (1967-2007 г.г.), так и в более чем 100 летнем соревновательном периоде орловских рысаков европейскому классу резвости 2.05 и резвее (10). Исследования возможности селекционного использования молекулярно-генетических механизмов влияния различных аллелей пигментообразующего субгена в совершенствование орловской породы украинской селекции продолжаются.

5.Пилотная оценка влияния меланинсинтезирующей недостаточности на устойчивость к лейкозу.

Лейкоз крупного рогатого скота - инфекционное заболевание. Несмотря 50 летние усилия ученых различных стран по ограничению распространения вируса лейкоза до сих пор эффективных средств не найдено. Учитывая , что вирус лейкоза КРС опасен не только для животных, но и для человека наиболее радикальным методом борьбы с лейкозом является уничтожение зараженного скота и системный контроль за его распространением. Учитывая , что устойчивость к лейкозу в значительной степени определяется надежностью функционирования нервной системы организма считаем целесообразным исследование по изучению структурно-функционального взаимодействия меланин-катехоламинового обмена организма основываясь на колор-маркерном маркировании с помощью аллельных взаимодействий по локусу пегости *S*.

Целью исследований аспиранта Алексеенко Т.И. является как и изучение роли отдельных генетико-селекционных механизмов влияющих на устойчивость лейкозу , так и создание благополучных по лейкозу стад украинского черно-пестрого скота .

На первом этапе работы -объектом для исследования являются разновозрастной скот товарных стад украинской черно-пестрой породы в возрасте от 1 до 7 лет. (среди которых были животные и с иными окрасками шерсти которые не анализировались по генотипу масти по причине их малой выборки.) В анализе использованы как результаты собственной серологической диагностики на устойчивость к лейкозу , так отчеты Иванковской Государственной лаборатории ветеринарной медицины за 6 летний период (2003-2006г.г.). Основным фенотипическим критерием степени инфицированности являлось маркирование животных по масти : 1)преимущественно черная -*SS* (доминантная гомозигота) и пестрая *Ss* (гетерозигота) .

Табл. 2 Мониторинговые исследования лейкозной инфицированности украинского черно-пестрого скота Иванковского района Киевской области (2003-2008 г.г.)

годы прото- кольных на- блюдений	общее число проб анали- за на лейкоз	общая инфекци- рован- ность %	сравнительная инфицированность гомо и гомо и гетерозигот по локусу пегости-S (%)		
			SS- преимуще- ственно черные	Ss-пестрые	иные окрас- ки: бу- рые, красны е, красно- пестрые, палевые не анализиро- вались
1	2	3	4	5	6
2003	8760	2,9	20,9	61,0	18.1
2004	5797	7.7	16.1	68.8	15.5
2005	5684	7.6	16.4	71.5	12.1
2006	9082	3.0	11.4	83.5	5.1
2007	9251	4.5	19.2	72.6	8.4
2008	9784	1.3	16.5	74.5	9.0

Пилотные исследования по оценке ассоциированной связи площади пигментированной поверхности волосяного покрова исследуемых животных товарных стад однозначно подтвердили нашу исходную гипотезу – уровень меланин-катехоламинового обмена организма балансирует степень устойчивости организма к вирусным заболеваниям. Кодоминантное состояние рецессивной мутационной аллели *s* дестабилизирует естественную устойчивость животных с преимущественно черной мастью к лейкозу. Считаем, что изменение внешних покровов в сторону ослабления окраски, является результатом недостаточности синтеза нейромодуляторов меланин-катехоламинового обмена. Формирующаяся при кодоминантном взаимодействии аллелей *Ss* новая генотипическая среда изменяет специфику генетического гомеостаза приводя к снижению устойчивости к вирусу лейкоза. Учитывая, что пегость является породным признаком многих пестрых пород считаем, что установленный плейотропный эффект весьма интересен. Исследования продолжаются.

Литература :

1. Коновалов В.С. .Механизмы плейотропного действия генов меланиновой окраски у животных организмов: Диссертация. ... д-ра биол. наук: 03.00.15 – генетика /М-во с.х. СССР. ВАСХНИЛ. ВНИИ развед. и генет. с.-х. животных. – Ленинград-Пушкин, 1983. – 320 с.
2. Online Mendelian Inheritance in Animals (OMIA.) (<http://omia.angis.org.au>)
3. В.С. Коновалов, О.Д. Бірюкова, В.П. Буркат .Насиченість родоводів видатних чорно-рябих голштинських бугаїв геном червоної масті «red» / // Вісник аграрної науки. – 2003. – № 9. – С. 42-45.
4. Коновалов В.С. Промеланины, их радиопротекторные и мутагенные свойства Критерии необходимых и достаточных тест-систем для идентификации потенциальных мутагенных и канцерогенных факторов в окружающей среде: Тез. докл. совещ. участн. I сов.-амер. симпоз., май-июнь 1978. Пушино-Баку. – М., 1978. – С. 45-47.
5. Яковлев А.Ф. Цитогенетическая оценка племенных животных. -М. Агрпромпиздат, 1985.-256 с.
6. Эрнст Л.К. Жигачев А.И. Мониторинг генетических болезней животных в системе крупномасштабной селекции. - Москва, 2006. - 383 с.
7. Стародуб Л.Ф. Нестабильность генома – один из путей эволюции кариотипа у КРС. Международная научно-методическая конференция «Современные проблемы эволюционной би-

ологии»/200летию дня рождения Ч.Дарвина и 150 летию выхода в свет книги » Происхождения видов «.том 2. Брянск 2009 с.278-282.

8.P.Millar, J.J. Lauvergne, C.Dolling-List of Clinical, Pathological and other Visible Traits Loci exert Coat Colour (Category 2) «Mendelian inheritance in cattle 2000 «.Wageningen Pers.Wageningen 2000.590 p.

9.Копилова Е.В. Поліморфізм генів, асоційованих з господарсько-цінними ознаками великої рогатої худоби / Автореферат канд. дисертації / Київ — 2006 р.—18 с.

10 Коновалов В.С., Кийко И.В. Международная научно-методическая конференция «Современные проблемы эволюционной биологии»/200летию дня рождения Ч.Дарвина и 150 летию выхода в свет книги » Происхождения видов «т.2. Брянск 2009 с.262-265

КРАВЧЕНКО В.П.

Україна, 69123, м. Запоріжжя, Хортицьке шосе, e-mail: vasylkr@dctel.net.ua

ПЕРСПЕКТИВИ СЕЛЕКЦІЇ ХУРМИ ГІБРИДНОЇ (*DIOSPYROS SP.*) ЯК ПЛОДОВОЇ КУЛЬТУРИ ПОМІРНОГО КЛІМАТУ PROSPECTS FOR THE HYBRID PERSIMMON (*DIOSPYROS SP.*) BREEDING AS A FRUIT CROP IN THE TEMPERATE CLIMATE

Хурма належить до родини Ебенових (Ebenaceae), яка налічує 6 родів і близько 300 видів, більшість яких тропічні. Відомо близько 200 видів роду хурма (*Diospyros*), який представлений поліплоїдним рядом *D. lotus*, *D. embryopteris*, *D. discolor*, *D. texana*, *D. oleifera*, *D. mespiliformis* ($2n=2x=30$); *D. rhombifolia* ($2n=4x=60$); *D. virginiana* ($2n=4x=60$, $2n=6x=90$); *D. kaki* ($2n=6x=90$) [6; 12].

У помірному кліматі росте лише один вид – хурма віргінська. Північна межа її природного ареалу пролягає дещо південніше району Великих озер, на захід до південного сходу штату Айова, штатів Канзас, Оклахома, Техас, на південь і схід до Атлантичного океану (США) [7,8]. Для більшості сортів *X. віргінської* (American persimmon, native persimmon) у каталогах розплідників і повідомленнях на сайтах США та Канади вказується зимостійкість -32°, -34,4°C та 4 - 5 зони вирощування [11]. Ці дані свідчать про можливість її поширення в більшості областей України. Найбільш зимостійкими є сорти, виведені на півдні провінції Онтаріо (Канада) та в північно-східних штатах США. Сорти південного походження менш зимостійкі. На сьогодні відомо більше 120 сортів персимона віргінського [9,10]. В останні десятиліття виведено чимало його сортів з діаметром плодів до 55 мм, тобто за цим показником *X. віргінська* наблизилась до *X. східної*.

Хурма східна в субтропічному садівництві займає друге місце після цитрусових. В.В. Воронцов і У.Г. Штейман порівнюють плоди дикої *X. віргінської* та сорту Хіакуме (Корольок) *X. східної*: „Средняя масса плода соответственно 22,5 и 173 г, сахаристость – 19,4 и 15,4 %, кислотность – 0,064 и 0,013 %, содержание сухого вещества – 29,8 и 20,5 %, витамин С – 115,3 и 27,81 мг %” [1]. Якщо до сказаного додати високу зимостійкість і приємний аромат (*X. східна* без аромату), то перший із цих видів переважає другий майже за всіма показниками, але поступається за розміром плодів, їх транспортабельністю й терміном зберігання. Зимостійкість *X. східної* становить – 20° ... - 22°C, а деяких сортів – до - 26°C (при високій САТ, як у Центральній Азії та Кореї). Подолати недоліки персимона віргінського можливо, лише збагативши його спадковість шляхом передачі відсутніх властивостей від хурми східної.

Матеріал і методи

Матеріали – сорти хурми гібридної (Росіянка, Нікітська Бордова) селекції НБС, форми Дослідного господарства „Новокаховське” 15/2, 15/12, 15/30, 14/10, сорт Гора Говерла,

інтродуковані нами в Запоріжжя. Зимостійкість і господарську цінність хурми вивчали в Херсонській, Запорізькій областях та в Криму. Методи дослідження: спостереження за перезимівлею гібридних форм першого, другого й третього покоління взимку 2005/2006 року, моделювання з прогнозуванням зимостійкості міжвидових (далі – МВ) гібридів.

Результати та обговорення

Вперше об'єднати ці два види вдалося працівнику Державного Нікітського ботанічного саду (ДНБС) А.К. Пасенкову. У 1959 році від схрещування ф. 213 Х. віргінської з формами 48 і 145 Х. східної [4] виростили в культурі *in vitro* гібрид 18, а в 1964 р. отримали перші плоди. Гібрид отримав назву „Росіянка”. Діаметр плода - 46-48 мм, висота – 32-33 мм, вага – 47-60 г [5].

У 1975 році О.Н. Казас (ДНБС, м. Ялта) з насіння Росіянки від вільного запилення виростив декілька сіянців, найкращим із яких був Нікітська Бордова з плодами вагою 80-127 (до 150) г, який за смаком та ароматом плодів перевершує більшість сортів Х. східної [3]. Згодом Ю.Є. Богдановський у Феодосії з насіння Нікітської Бордової виростив сорти Гора Говерла (плоди масою до 270 г), Гора Роман Кош, Гора Роджерс. У Дослідному господарстві „Новокаховське” НБС - ННЦ В.М. Дерев'янку розгорнув широку роботу з виведення хурми гібридної, азиміни та інших культур [2]. Гібридний фонд хурми становить ~ 2500 екземплярів. Плодоносить невелика їх частина, та вже відібрано декілька форм, придатних для півдня України.

Зима 2005/2006 років виявилась справжньою перевіркою на зимостійкість для хурми. Сортівий абрикос і персик залишилися без урожаю. Навіть у черешні він був набагато нижчий, а на дичках абрикоса були тільки поодинокі плоди. При - 27°C у Новій Каховці в Росіянки підмерзли верхні бруньки, її дерева дали врожай у 2006 р., правда, дещо менший, ніж у 2005 році, коли він був дуже великий. У м. Нижньогірськ, Джанкой (АР Крим), Енергодар, Запоріжжя при - 30°C дерева Росіянки вимерзли до снігового покриву, а де й повністю (прищеплені на Х. кавказькій). Сорт Нікітська Бордова витримує ~ -25°C. У Новій Каховці Нікітська Бордова в ту зиму підмерзла, але крона за літо відновилась. Деревя Гори Говерла, Гори Роман Кош, Гори Роджерс підмерзли сильніше, ніж Нікітської Бордової, крону відновили, й уже в 2007 р. ці сорти теж були з урожаем [2]. У Запоріжжі при -30°C Нікітська Бордова (прищепи в кроні віргінської) вимерзла. З 2002 по 2005 роки плодоносила, плоди за якістю нічим не поступалися перед вирощеними в Новій Каховці чи Ялті.

Розглянемо геномну формулу міжвидового гібрида F₁:

$2n=6x=90 - VVVVOOO$ або $2n=4x=60 - VVVOO$,
де V – основне геномне число (x=15) хурми віргінської;
O – основне геномне число (x=15) хурми східної.

Таким чином, кожний геном робить свій внесок у зимостійкість МВ гібрида, а його морозостійкість залежить від співвідношення геномів Х. віргінська – Х. східна. Теоретично її можна визначити як середньоарифметичне морозостійкості геномів Х. віргінської та Х. східної:

для VVVVOOO - 27°C;	VVVOO - 27° C;
для VVVOOOO - 25,3°C;	VOOO - 24,5° C;
для VOOOOOO - 23,7°C;	VVVO - 29,5° C.

Щоб збільшити морозостійкість МВ гібрида, потрібно збільшити частку геномів Х. віргінської до 4-5 проти 3 у гібрида F₁ (VVVVVOO). Для гібрида VVVVVOO теоретична морозостійкість становить -28,7, а для VVVVVVO – мінус 30,3°C.

Якщо материнською формою буде сорт Meader, NC-10 або Pierer з морозостійкістю - 35°C, то теоретична найбільша морозостійкість гібридної форми VVVVVVO дорівнюватиме - 32,8°C.

Розглянемо можливі шляхи отримання гібридів з більшою морозостійкістю, ніж у форм F₁. Гексаплоїдна хурма (6 геномів) на геномному рівні дає 20 типів гамет. При схрещу-

ванні одержимо 400 генотипів гібридів. Гомологічність хромосом X. віргінської та X. східної все ж достатня, зважаючи на кількість вирощених у ДГ „Новокаховське” МВ гібридів. Цитогенетичні дослідження напрацьованих форм ще не проводились. Теоретичні співвідношення генотипів у другому поколінні:

1) F₁ × D. kaki			2) F₁ × F₁			3) F₁ × D. virginiana		
V ₁ V ₂ V ₃ O ₁ O ₂ O ₃ × O' ₁ O' ₂ O' ₃ O' ₄ O' ₅ O' ₆			VVVVOOO × VVVVOOO			VVVVOOO × V'V'V'V'V'V'		
VVVO'O'O' *	20	1	VVVVVV	1		VVVV'V'V'	20	1
VVOO'O'O' *	180	9	VVVVVO	18		VVOV'V'V'	180	9
VOOO'O'O' *	180	9	VVVVVO	99		VOOV'V'V'	180	9
OOOO'O'O' *	20	1	VVVOOO	164		OOOV'V'V'	20	1
	Σ=400	Σ=20	VVOOOO	99			Σ=400	Σ=20
			VOOOOO	18				
			OOOOOO	1				
				Σ=400				

* Номерні індекси генотипів одержаних гібридів для спрощення не показані й у наступних варіантах.

При беккросі F₁ з X. східною (варіант 1) ми можемо отримати гібриди типу F₁, але вже з заміненим геномом X. східної. Вони будуть із більш збалансованим мейозом, ніж у Росіянки. Батьківські форми 48 та 145 дають плоди середнього й нижче розміру. З наявних запилювачів більші плоди мають сорти Шаготсу-Гакі, Мечта, Золотая осень, Находка. Та все ж беккрос F₁ з X. східною не вирішує завдання збільшення морозостійкості гібридних форм. Прикладом цьому є сорти Нікітська Бордова, Говерла, Роман Кош, Роджерс та інші. Їх потрібно схрещувати з X. віргінською та поміж собою. Схрещування F₁ з X. віргінською (3) насичує гібриди її геномами, дозволяє замінити віргінський геном ф. 213 (дика, з малими плодами) на новий геном батьківського запилювача у формах типу F₁ (V'V'V'OOO). Щоправда, існує небагато визначних віргінських запилювачів. Потрібно перевірити сорт Szukis та сорти X. віргінської, похідні від Early Golden, які нерегулярно квітнуть чоловічими квітками, або ж за допомогою гібереліну добиватись зміни статі у відомих великоплідних сортів X. віргінської (Prok, Корр, Yates). Схрещування F₁ між собою (2) дасть повний спектр гібридів від X. віргінської до X. східної, але поки що немає запилювачів F₁, а типу F₁ ще не визначені (отримані не прямим схрещуванням X. віргінська × X. східна, а в подальших схрещуваннях). Форми 15/2, 15/12, 3/9, 10/8 ДГ „Новокаховське”, які не були пошкоджені при -27°C, можуть бути запилювачами. Форма 15/2 з фенотипом, ближчим до віргінського, мабуть, належить не до типу F₁ (V'V'V'OOO), а, певно, має більшу частку геномів X. віргінської та витримує морози нижче -27°C.

Представляємо теоретично можливий вихід форм із різним співвідношенням геномів віргінська – східна в подальших варіантах схрещувань:

4) VVVVOOO × VOOOOO			5) VVVVOOO × VVVVOOO			6) VVVVOOO × VVVVVOO		
VVVVVO	10	1	VVVVVO	4	1	VVVVVV	4	1
VVVOOO	100	10	VVVVVO	48	12	VVVVVO	48	12
VVOOOO	180	18	VVVOOO	148	37	VVVVVO	148	37
VOOOOO	100	10	VVOOOO	148	37	VVVOOO	148	37
OOOOOO	10	1	VOOOOO	48	12	VVOOOO	48	12
	Σ= 400	Σ= 40	OOOOOO	4	1	VOOOOO	4	1
				Σ= 400	Σ=100		Σ= 400	Σ= 100
7) VVVVOOO × VVVVVO			8) VVOOOO × VOOOOO			9) VVOOOO × VVOOOO		

VVVVVV	10	1	VVVOOO	40	1	VVVVOO	16	1
VVVVVO	100	10	VVOOOO	160	4	VVVOOO	96	6
VVVVOO	180	18	VOOOOO	160	4	VVOOOO	176	11
VVVOOO	100	10	OOOOOO	40	1	VOOOOO	96	6
VVOOOO	10	1		$\Sigma=400$	$\Sigma=10$	OOOOOO	16	1
	$\Sigma=400$	$\Sigma=40$					$\Sigma=400$	$\Sigma=25$

10) VVOOOO×VVVVVO			11) VVVOOO×VVVVVO			12) VVVVVO×OOOOOO		
VVVVVO	16	1	VVVVVO	40	1	VVVOOO	80	1
VVVVVO	96	6	VVVVVO	160	4	VVOOOO	240	3
VVVOOO	176	11	VVVOOO	160	4	VOOOOO	80	1
VVOOOO	96	6	VVOOOO	40	1		$\Sigma=400$	$\Sigma=5$
VOOOOO	16	1		$\Sigma=400$	$\Sigma=10$			
	$\Sigma=400$	$\Sigma=25$						

13) VVVVVO×VOOOOO			14) VVVVVO×VVVVVO			15) VVVVVO×VVVVVV		
VVVVVO	40	1	VVVVVV	40	1	VVVVVV	80	1
VVVOOO	160	4	VVVVVO	160	4	VVVVVO	240	3
VVOOOO	160	4	VVVVVO	160	4	VVVVVO	80	1
VOOOOO	40	1	VVVOOO	40	1		$\Sigma=400$	$\Sigma=5$
	$\Sigma=400$	$\Sigma=10$		$\Sigma=400$	$\Sigma=10$			

16) VOOOOO×V'V'V'V'V'V'			17) VOOOOO×V'V'V'V'V'O'		
VOOV'V'V'	200	1	VOOV'V'V'	100	1
OOOV'V'V'	200	1	VOOV'V'O'	100	1
	$\Sigma=400$	$\Sigma=2$	OOOV'V'V'	100	1
			OOOV'V'O'	100	1
				$\Sigma=400$	$\Sigma=4$

18) V₁V₂O₁O₂O₃O₄×V'₁V'₂V'₃V'₄V'₅V'₆		
V ₁ V ₂ O ₁₋₄ V' ₁₋₄ V' ₂₋₅ V' ₃₋₆	80	1
V ₁₋₂ O ₁₋₃ O ₂₋₄ V' ₁₋₄ V' ₂₋₅ V' ₃₋₆	240	3
O ₁₋₂ O ₂₋₃ O ₃₋₄ V' ₁₋₄ V' ₂₋₅ V' ₃₋₆	80	1
	$\Sigma=400$	$\Sigma=5$

Як бачимо з наведених варіантів схрещувань між МВ гібридами хурми, можна різними шляхами отримати форми з подібною геномною формулою. Зрозуміло також, чому від схрещування між менш морозостійкими МВ гібридами можливо одержати більш морозостійкі. Це варіанти схрещувань 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 14, коли збільшується частка геномів хурми віргінської (виділені напівжирним шрифтом).

Дослідивши детально морозостійкість гібридів шляхом їх штучного проморожування, можемо приблизно визначити їх геномну формулу. Тільки різниця в один геном змінює морозостійкість на 1,7°C, тому потрібно ретельно відпрацювати методику проморожування, а також мати досконалу морозильну камеру. Можливо, вдасться визначити різницю лише через два геноми.

Звичайно, ці схеми відображають гібридизацію поліплоїдних видів спрощено і не враховують можливості обміну гомологічними хромосомами між геномами як одного виду, так і між геномами східна – віргінська, а також можливість кросинговеру. Безумовно, потрібно повторити шлях А.К. Пасенкова й отримати міжвидові гібриди F₁, але вже на сучасному сортовому матеріалі Х. віргінської та залучити найбільш зимостійкі сорти Х. східної, може, навіть через зміну статі.

Висновки. Процеси при гібридизації поліплоїдів набагато складніші, ніж диплоїдів, але наведені варіанти схрещувань можуть бути корисними в практичній селекції та її плану-

ванні. Потрібно проводити цитогенетичні дослідження форм з відмітними характеристиками й перевіряти їх морозостійкість, не чекаючи зим із критичними температурами.

Література

1. Воронцов В.М., Штейман У.Г. Возделывание субтропических культур. - М.: Колос, 1982. - С. 144-158.
2. Дерев'янка В.М. Перспективи культури хурми східної (*Diospyros kaki*) та її гібридів із хурмою віргінською (*D. virginiana*) на півдні України // Досягнення та проблеми інтродукції рослин в степовій зоні України; зб. тез доп. Міжнар. наук.-практ. конф. - Херсон: Айлант, 2007. - С. 37-38.
3. Казас А.Н. Использование межвидового гибрида Россиянка в селекции хурмы // Бюл. ГНБС. - Ялта, 1986. - Вып. 60. - С. 51-55.
4. Пасенков А.К. Вопросы биологии и селекции восточной хурмы в Крыму: дисс. ... канд. с.-х. наук. - Ялта, 1969. - С. 103-113.
5. Пасенков А.К. Итоги сортоизучения восточной хурмы в Никитском ботаническом саду // Тр. ГНБС. - Т. XLVII. - Харьков, 1970. - С. 61-62.
6. Рыбин В.А. Цитологический метод в селекции плодовых. - М.: Колос, 1967. - С. 192-193.
7. Селекция плодовых растений. - М.: Колос, 1981. - С. 373-375.
8. Field guide to trees. Eastern region. North America. - New York: Alfred A. Knopf, Publisher, 2007. - P. 635-636.
9. Gordon J. Nut Growing Ontario Style. - Ontario, 1993. - P. 111-117, 163.
10. Holdeman Q.L. Persimmons for Louisiana's children - young and old // http://j.t.holdeman.home.att.net/PFLC1_QLH.pdf.
11. Persimmons // <http://www.fruit.cornell.edu/mfruit/persimmons.html>.
12. Yong A Choi, Ryutarō Tao, Keizo Yonemori and Akira Sugiura Genomic distribution of three repetitive DNAs in cultivated hexaploid *Diospyros* spp. (*D. kaki* and *D. virginiana*) and their wild relatives // Genes Genet. Syst. (2003) 78, p. 301-308.

Резюме

Пропонується на геномному рівні розглянути процеси міжвидової гібридизації для поліплоїдних видів хурма віргінська (*Diospyros virginiana* L.) та хурма східна (*Diospyros kaki* (L.) Thunb.). Наводяться різні варіанти схрещувань між міжвидовими гібридами, які показують можливість отримання різними шляхами гібридів із подібною геномною формулою, а також пояснюється, чому від схрещувань між менш морозостійкими МВ гібридами можливо вивести більш морозостійкі. Пропонується теоретично ймовірний варіант визначення геномного складу МВ гібридів методом проморожування.

Предлагается на геномном уровне рассмотреть процессы межвидовой гибридизации для полиплоидных видов хурма виргинская и хурма восточная. Приводятся различные варианты скрещиваний между МВ гибридами, которые показывают возможность получения разными путями гибридов с подобной геномной формулой, а также поясняется, почему от скрещиваний между менее морозостойкими МВ гибридами можно вывести более морозостойкие. Предлагается теоретически возможный вариант определения геномного состава МВ гибридов методом промораживания.

The author recommends considering the processes of the interspecific hybridization for the polyploid species *Diospyros virginiana* L. and *Diospyros kaki* L. (Thunb.) on the genomic level. Different variants of crossings between interspecific hybrids are presented. The variants show the possibility of getting hybrids with similar genomic formula in different ways. The author also explains why it is possible to receive more cold-resistant cultivars in consequence of crossings between less cold-resistant interspecific hybrids. A theoretically possible way to determine genomic structure of interspecific hybrids by freezing is offered.

ЛИТВИНЕНКО Т.В.

НУБіП України 03041Київ, вул. Героїв оборони, 15, e-mail:tv-litv@ukr.net

ЗАКОНОМІРНОСТІ ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОГО РОСТУ МОЛОДНЯКУ ГОЛШТИНСЬКОЇ ПОРОДИ

Постембріональний розвиток тварин характеризується неоднаковою інтенсивністю росту різних тканин і органів в окремі вікові періоди та зміною співвідношень між ними.

Дослідження особливостей та закономірностей росту і розвитку тварин засвідчили, що успадкована генетична програма росту організму корегується паратиповими (середовищними) факторами.[4]. Генетично запрограмована продуктивність може бути реалізована тільки за сприятливих умов вирощування тварин. Численними дослідженнями доведено, а практикою підтверджено, що різні умови середовища, в яких знаходяться тварини у період їх росту і розвитку, можуть як сприяти формуванню високої продуктивності, так і пригнічувати її [1, 4].

Матеріали і методи

Проведення досліджень на основі базового господарства Головного селекційного центру України пояснюється використанням достатньо великих груп імпортованих корів голштинської породи з Німеччини, США, Канади, Нідерландів на фоні високого рівня годівлі, застосування сучасних технологій утримання і вирощування ремонтного молодняку, добре налагодженого ветеринарного захисту та систематичного племінного обліку. В таких подібних умовах зовнішніх факторів можливе виділення з достатньою вірогідністю впливу генотипових особливостей корів на основні господарсько корисні ознаки.

У нових природних і господарських умовах основним завданням вирощування телят, народжених від завезеної з-за кордону худоби, є одержання добре розвинутих, з високою продуктивністю та здатністю до відтворення тварин. Досягнення цієї мети можливе насамперед при забезпеченні повноцінної раціональної годівлі, належних умов догляду і утримання молодняку від народження до переведення в основне стадо [2, 3, 5].

Для досліджень використано 133 голови телят у віці від народження до 18 міс. Телят до 21-27 денного віку вирощували в індивідуальних будиночках, потім у телятниках.

Особливості росту молодняку визначали за живою масою новонароджених теличок, а також молодняку у віці 3, 6, 9, 12, 15 і 18 міс, і при першому заплідненні.

У господарстві Головного селекційного центру України телята в період від народження до 6-місячного віку одержували, у середньому (кг): молока незбираного – 500 і збираного – 700, сіна – 250, буряків кормових – 190, силосу – 270 і суміші концкормів – 206. Улітку сіно, силос і буряки заміняли на зелену масу – 930 кг.

Наведені корми забезпечували одержання телятами за шість місяців вирощування близько 715 к. од. і 84 кг перетравного протеїну. На 1 к. од. у середньому припадало 117 г протеїну. На 1 кг приросту живої маси в цей період витрачалося 4,4 к. од.

Протягом наступних шести місяців (вік 6-12 місяців) телиці одержували: сіна – 730 кг, буряків кормових – 710, силосу кукурудзяного – 637 і концентрованих кормів – 365 кг. Улітку замість грубих і соковитих кормів телицям давали зелену масу – 2527 кг. У зазначених кормах містилося 906 к. од. і 102 кг перетравного протеїну. При цьому на 1 к. од. припадало 113 г протеїну. Витрати кормів у цей період досягали 6,5 к. од. на 1000 г приросту живої маси.

Раціони годівлі телиць у всі вікові періоди контролювали за рівнем енергетичної поживності (к. од.) та сухою речовиною, перетравним протеїном, клітковиною, крохмалем, цукром, жиром, кальцієм, фосфором, магнієм, калієм, сіркою, залізом, міддю, цинком, кобаль-

том, марганцем, йодом, а також каротином, вітаміном D і E. Враховували й відношення цукру до перетравного протеїну, кальцію до фосфору, вміст клітковини і жиру в сухій речовині раціону.

Результати досліджень

У таблиці наведена динаміка живої маси, абсолютних і відносних приростів за весь період вирощування телиць – від народження до 18-місячного віку. За цими даними, середня жива маса новонароджених телят (133 гол.) дорівнювала 32,3 кг (при коливанні від 24 до 50 кг), що складає 5,6% від живої маси корів на початок першої лактації (576 кг). У віці 3, 6, 9, 12, 15 і 18 міс. питома вага живої маси телиць до маси корів при першому отеленні була відповідно 17,2; 33,6; 46,0; 57,7; 68,3; 77,8% і у 18 місяців досягла 448,5 кг. Перше запліднення відбувалося у середньому в 16,2 місяця при середній живій масі 423 кг, що перевищувала живу масу новонароджених телят в 13,1 раза і становила 73,4% від маси корови після першого отелення.

Таким чином, жива маса телиць протягом перших трьох місяців вирощування збільшилася порівняно з живою масою новонароджених телят в 3 рази, протягом перших шести місяців – у 6 разів, 12 міс. – у 10,3 і 18 міс. – у 13,9 раза.

Аналізуючи зміни живої маси телиць на початок і кінець тримісячних інтервалів, слід зазначити, що за перші три місяці вирощування жива маса телят збільшилася в 3 рази, у період від трьох до шести місяців також у 3 рази, а далі в проміжках між 6 і 9, 9 і 12, 12 і 15 і 15-18 місяцями збільшувалася відповідно в 1,4; 1,3; 1,2; 1,1 раза.

За наведеними даними, найінтенсивніше збільшення живої маси мало місце від народження теляти до 6-місячного віку (у 6 разів). Потім, у порядку тримісячних вікових інтервалів, інтенсивність збільшення живої маси помітно знижувалась і в період між 15-м і 18-м місяцями жива маса телиць збільшилась тільки в 1,1 раза. Про це свідчать і абсолютні та відносні прирости живої маси телиць.

Протягом 18 місяців вирощування абсолютний приріст живої маси телиць був різним, але в цілому відповідав природній енергії росту молодняку великої рогатої худоби. У перші три місяці життя телят їх абсолютний місячний приріст становив 21,3 кг. За період від трьох до шести місяців він був найвищим і досягав 31,5 кг за місяць. За період від 6 до 9 місяців, від 9 до 12, від 12 до 15 та від 15 до 18 місяців абсолютний приріст порівняно з періодом 3-6 міс. поступово знижувався і становив відповідно 23,8; 22,4; 20,2 і 18,4 кг за місяць. Якщо максимальний місячний приріст живої маси, що мав місце в перші 6 міс вирощування (26,9 кг) визначити за 100 %, то в інші 6-9, 9-12, 12-15 і 15-18 періоди росту абсолютний приріст буде відповідно 88, 83, 75 і 68%.

Таким чином, якщо протягом перших 12 місяців вирощування телиць середньомісячний абсолютний приріст досягав 24,8 кг, то за наступні 6 місяців (12-18 міс.) він знизився до 19,3 кг, або на 22,8%.

Розбіжності у середньодобових приростах живої маси характеризуються тими ж особливостями, що й абсолютні прирости. Найвищий середньодобовий приріст живої маси був у період 3-6 міс і досягав 1033 г, а найнижчий – 15-18 міс – 602 г.

Відносний приріст живої маси показує, що найвищий його показник 101,2% був для періоду від народження до трьох місяців. Потім він різко знижувався і у віковий період 15-18 міс дорівнював 13,1%. Це означає, що швидкість росту телиць з віком закономірно знижувалась.

Вцілому високий рівень годівлі телиць за період від народження до 18-місячного віку забезпечував інтенсивний ріст молодняку та формування великорослих тварин з високою молочною продуктивністю.

Жива маса та середньодобовий приріст телиць від народження до 18-місячного віку

Показник	n	Вік, міс							При осіменінні	
		0	3	6	9	12	15	18	вік, міс	жива маса, кг
Жива маса, кг										
M±m	133	32,3±0,4	99,1±1,1	193,7±1,7	265,1±2,5	332,6±2,9	393,4±2,8	448,5±8,2	16,2±0,2	423±3
Cv±m		14,0±0,9	13,0±0,8	10,2±0,6	11,0±0,7	9,9±0,6	8,2±0,5	8,2±0,5	13,0±0,8	6,7±0,4
Абсолютний приріст живої маси за період, кг										
Періоди	n	0	0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18	Приріст за 18 міс	
M±m	133	–	66,8±1,1	94,6±1,2	71,4±1,7	67,3±1,6	60,6±1,6	55,1±2,1	416,2±5,6	
Cv±m		–	18,2±1,1	14,4±0,9	27,9±1,7	27,3±1,7	29,9±1,8	43,3±2,7	–	
Середньодобовий приріст живої маси за період, г										
M±m	133	–	730±12	1033±13	780±19	736±18	662±17	602±23	758±25	
Cv±m		–	18,2±1,1	14,4±0,9	27,9±1,7	27,3±1,7	29,9±1,8	43,2±2,7	–	
Відносний приріст, %										
M±m	133	–	101,2±1,0	64,8±0,7	31,0±0,8	22,6±0,5	16,8±0,5	13,1±5,1	173,1±2,1	
Cv±m		–	11,8±0,7	13,1±0,8	25,3±1,6	27,7±1,7	31,5±1,9	44,3±2,7	–	

Висновок. Молодняк, одержаний від корів зарубіжної селекції, має високу інтенсивність росту – середньодобовий приріст живої маси телиць від народження до 18 міс. складає 758 г, а у віці від 3 до 6 міс. – 1033 г, чим зумовлюється термін їх першого плідного осіменіння у віці 16,2 міс. при живій масі 423 кг.

Література

1. *Абориев М.А., Пашинин В.П.* Влияние уровня кормления на изменение живой массы и молочную продуктивность коров // Корма и кормление. – 1988. - № 5.- С. 12.
2. *Антонечко С.Ф.* Влияние живой массы телок при их осеменении на молочную продуктивность // Научно-техн. Бюлл. – Харьков, 1995. – Вып.71. – С. 19-20.
3. *Буркат В.П.* Теорія, методологія і практика селекції. – Київ. – «БМТ». – 1999. – 376с.
4. Енергетичний підхід до визначення в онтогенезі бажаного типу молочної худоби. М.Я. Єфименко, Б.Є. Подоба, Н.Є Чернякова та ін.// Науково-технічний бюлеть. – Харків 2001. - № 80. – С. 12-14.
5. Linear typ evaluations // Holstein typ-production Sire Summaries.-1999. -3.- P. 10 -16

Резюме

Результати досліджень постембріонального розвитку (вагового росту) показали, що молодняк голштинської худоби в умовах Лісостепу України має високу енергію росту і досягає у віці 6, 12 і 18 місяців живої маси відповідно 193,7±1,7; 332,6±2,9 і 448,5±8,2 кг. Фізіологічна скороспілість, що відображається віком плідного осіменіння відбувалась, у середньому в 16,2 місяця при живій масі 423±3 кг.

Результаты исследований постембрионального развития (весового роста) ремонтных телок голштинской породы в условиях Лесостепи Украины показали, что молодняк голштинского скота имеет высокую энергию роста и достигает в возрасте 6, 12 и 18 месяцев живой массы соответственно 193,7±1,7; 332,6±2,9 и 448,5±8,2 кг. Физиологическая скороспелость, что характеризуется возрастом плодотворного осеменения была в среднем в 16,2 месяца при живой массе 423±3 кг.

The results of investigations the postembryonic development (weighting rise) showed that Golshtyn young animals have had high growth energy and by 6, 12 and 18 months age have reached live weight of 193,7±1,7; 332,6±2,9 and 448,5±8,2 accordingly. The physiological quicklyripe, that is reflection fertilization of age in 16,2 mauns for weigh t423±3 kg, is happened.

¹МЕЛЕШКО Ю.В., ¹ВИНОГРАДОВА О.М., ²ЛАРЧЕНКО К.А.

¹Черкаський інститут агропромислового виробництва УААН, Черкаси, вул.Онопрієнка,10

²Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, 03022, Київ, вул.Васильківська 31/17, e-mail: larchenko@ifrg.kiev.ua

ГЕНЕТИЧНІ ДЖЕРЕЛА ЦІННИХ ОЗНАК В СЕЛЕКЦІЇ ІНБРЕДНИХ ЛІНІЙ КУКУРУДЗИ

Ефективність гетерозисної селекції в значній мірі залежить від різноманітності та якості вихідного селекційного матеріалу. Розширення генетичної основи зародкової плазми кукурудзи це є один зі шляхів підвищення врожайності та якості продукції.

Створення нових самозапилених ліній кукурудзи, поповнення робочих колекцій, які формуються в наукових установах, є необхідною умовою для створення високоврожайних конкурентноздатних гібридів.

Основи формування колекції самозапилених ліній кукурудзи закладені видатними вченими- селекціонерами М.М. Кулешовим, Л.М. Делоне, Б.П.Соколовим, М.І. Хаджиновим, які розвивали дослідження по інбридингу та вивченню спонтанних мутацій.

Самозапилені лінії є важливим джерелом для селекційних програм на якість зерна, ранньостиглість, урожайність зерна, стійкість до шкідників і хвороб, полягання та інші цінні ознаки.

Для створення інбредних ліній використовуються методи експериментального мутагенезу, класичної селекції та біотехнології. Важливі досягнення в селекції самозапилених ліній пов'язані з використанням мутацій по ЦЧС, структурі ендосперму, якості зерна, мутацій по кількісних ознаках. Мутації та трансресії, що виникають внаслідок перекомбінації генів є основним джерелом для збагачення генофонду рослин. Для посилення мутаційного процесу і трансресивного рекомбіногенезу вдаються до обробки мутагенами гібридних генотипів. При поєднанні мутаційної та комбінаційної мінливості можливі індукція рідкісних трансресивних перекомбінацій, розширюється можливість рекомбінації ознак батьківських форм в поколінні гібридів шляхом розриву тісного зчеплення між окремими ознаками в результаті хромосомних перебудов.

Важливе значення при створенні самозапильних ліній на гібридних генотипах має наявність та ступінь варіювання ознак, на які ведеться селекція. Так в селекції на ранньостиглість кукурудзи ефективним є використання гібридів, створених на основі ліній контрастних за ознакою „довжина вегетаційного періоду” за принципом не змішування базових зародкових плазм таких як Lancaster, Jodent, Рейд (BSSS), Лакон, Айова. При доборі ранньостиглі форми повинні бути посухостійкими, здатними добре переносити атмосферну і ґрунтову посуху, особливо на перших етапах розвитку та в період цвітіння і зав'язування насіння, витримувати високу густоту рослин, характеризуватись швидким зменшенням збиральної вологості зерна в період дозрівання.

Вивчення індукованої мінливості при дії мутагенами на гібридне насіння кукурудзи за участю ліній елітної генетичної плазми та добір мутантних і рекомбінантних генотипів, що поєднували б такі ознаки як ранньостиглість, продуктивність, якість зерна і створення на їх основі нових ліній з селекційно-корисними ознаками є головним завданням наших досліджень.

Матеріали та методи

У дослідях використані прості та бекросні на ранньо- і пізньостиглу форму гібриди кукурудзи F₁ спеціально нами створені на основі ліній: Мо 17 (плазма Ланкастер), Гк 26 (Айодент), ліній власної селекції Л 250, Л 390, ЧК 2470, ЧК 2106, ЧК 2126, Л240 (Рейд-BSSS) контрастних за тривалістю вегетаційного періоду. Насіння гібридів F₁ обробляли хімічними мутагенами нітрозоетилсечовиною (НЕС) концентрацією 0,05 і 0,025%; нітрозодиметилсечовиною (НДМС)- 0,02%; діетилсульфатом (ДЕС)-0,2%; 1,4 біс-діазаацетилбутаном (ДАБ)- 0,5% та опромінювали гамма-променями (Гп) дозами 50 і 100 Гр. Індукована спадкова мінливість в поколіннях рослин проаналізована в роботі [1].

Результати та обговорення

У результаті самозапилення та щорічного добору на ранньостиглість та продуктивність у поколіннях рослин I₂-I₄ дослідного варіанту з використанням гібриду ЧК 2126 x Л240, відібрано більше 50 ліній, які за такими ознаками як маса, довжина качана, кількість рядів та зерен в ряду є суттєво покращеними у порівнянні з вихідними лініями. Вивчається їх комбінаційна здатність.Характеристика кращих нових ліній за результатами структурного аналізу наведена в таблиці 1.

Таблиця 1 Результати структурного аналізу інбредних ліній кукурудзи (I₄) одержаних при дії мутагенами на гібрид ЧК2126 x Л240.

Номер зразка	Варіанти досліду	Маса качана, г	Довжина качан, см	Кількість рядів зерен	Кількість зерен в ряду
<i>Самозапилені лінії, I₄</i>					
2772	Л 390 стандарт	106,5	15,9	14,2	31,2
2774	Л 240	71,6	13,7	15,2	25,0
2773	ЧК 2126	101,4	14,9	14,8	28,2
2775	Вода, контроль	144,6	17,5	19,5	33,7*
2777-3	«	107,1	14,8	21,4*	27,5
2778-3	«	98,6	16,5*	16,8	32,5
2778-7	«	108,9	17,1	16,4	34,6*
2779-4	«	117,9	15,0	19,0	34,8*
2782-4	НЕС 0,025%	110,0	15,5	18,4	27,3
2786-3	«	121,0 *	18,2*	16,4	29,0
2786-5	«	120,0*	15,5	17,6	28,4
2787-5	«	116,9	17,9*	15,4	34,4*
2788-3	«	165,9*	17,3*	20,4*	34,7*
2788-4	«	158,4*	15,8	20,4*	31,0
2788-6	«	156,0*	17,0*	17,4	35,1*
2789-5	«	121,2*	14,9	15,6	30,7
2793-3	«	80,3	12,5	20,5*	27,8
2795-2	ДАБ 0,5 %	106,4	14,3	20,4*	32,3
2796-1	«	83,9	12,2	21,0*	27,4
2799-2	«	144,6*	17,5*	19,5	33,7*
2815-3	«	118,9	17,7*	15,8	31,7
2822-2	«	118,3	14,9	21,3*	29,8
2826-1	«	112,9	14,5	20,8*	28,5
2832-2	«	129,2*	16,3	18,0	31,9
2836-2	«	137,6*	17,1*	21,8*	33,7*
2838	«	127,1*	16,3	15,0	30,2
2843-4	«	143,2*	15,7	19,6	31,8
2844-4	«	143,7*	19,8*	17,4	32,6
2849-2	«	133,6*	15,3	23,8*	30,5
2855-5	«	146,7*	15,3	17,8	30,2
2868-6	«	137,1*	13,5	16,8	31,3
2870-1	«	146,7*	16,3	19,6	33,1*
2871-3	«	139,0*	16,3	20,2*	31,5
2872-1	«	153,6*	14,8	22,0*	28,0

* Різниця суттєва у порівнянні зі стандартом при P_{0,05}

Важливим напрямком досліджень є генетичне поліпшення якості зерна кукурудзи, що визначається вмістом білка, крохмалю, цукру, декстринів, вітамінів, мінеральних речовин. Це стосується особливо цукрової кукурудзи, яка користується великим попитом і є лідером серед овочів за поживними якостями. Зерно цукрової кукурудзи у фазі молочно-воскової стиглості містить вітаміни В1, В2, В3, В6, С, Е, РР, а також холін, біотин та інші біологічно активні речовини. Однак селекція цукрової кукурудзи в Україні майже не ведеться, не має якісного вихідного селекційного матеріалу. Як кращі генетичні джерела і по-

тенційні донори підвищення урожайності та її компонентів у гібридів цукрової кукурудзи ідентифіковані інбредні американські лінії А 632, ЕР 42, W 64 А. Окремі американські і європейські елітні інбредні лінії використовуються як генетичні джерела для підвищення агрономічної цінності цукрової кукурудзи. Однак лінія ЕР 42 зменшує число рядів зерен, а лінія W 64 А, відома як джерело цукристості, знижує урожай і довжину качана у гібридів F₁ [2]. Крім того ці лінії є дуже пізньостиглими і не придатними для використання у насінництві в якості батьківських форм гібридів у наших умовах.

Для створення самозапилених ліній цукрової кукурудзи, які б поєднували ознаки, що зумовлюють високу технологічність гібридів, нами частково зібрано зразки цукрової кукурудзи сорти і гібриди іноземної та вітчизняної селекції: Лінкольн, Фрау Марта, НМХ 8389, Роялті, Ароматна, Спокуса, Білосніжка, цукрова чорна, цуква австралійська, зверх цукрова австралійська та інші, які використані нами як генетичні джерела селекційно-корисних ознак. Проведені самозапилення та цілеспрямований добір кращих генотипів, вивчено морфологічні та фізіологічні ознаки, визначена довжина вегетаційного періоду.

Селекційний матеріал (лінії I₃, I₄) оцінювався у природно - кліматичних умовах Південного Лісостепу на опорному пункту Інституту при Черкаському Інституті АПВ УААН, м. Сміла (таблиця 2).

Таблиця 2. Характеристика інбредних ліній цукрової кукурудзи (I₃–I₄) за окремими ознаками продуктивності

Номер зразка	Назва і походження	Маса качана, г	Довжина качан, см	Кількість рядів зерен	Кількість зерен в ряду
1	2	3	4	5	6
Ліній, I₃					
3363-1	Л 289-3, стандарт.	80,5	15,5	13,0	32,1
3392	Лінкольн	116,4*	15,0	19,2*	36,1*
3394	Лінкольн	91,5	14,1	20,0*	28,3
3395-2	Лінкольн	84,7	13,9	19,2*	31,6
3398-2	Фрау Марта	65,2	10,4	16,8*	22,8
3399-1	Фрау Марта	84,3	14,4	16,8*	27,2
3401-1	Фрау Марта	81,6	12,5	17,2*	31,3
3405	Фрау Марта	76,4	12,5	17,4*	27,8
3407-2	Фрау Марта	79,8	12,0	18,2*	25,5
3432-5	Фрау Марта	69,5	12,1	18,0*	29,0
3433-4	Фрау Марта	107,0*	15,9	18,0*	36,4*
3435-2	Фрау Марта	81,9	12,4	18,4*	28,9
3435-4	Фрау Марта	86,0	11,7	20,0*	29,2
3436-1	Фрау Марта	77,1	11,3	18,0*	26,6
3436-6	Фрау Марта	105,0*	15,6	15,2	33,6*
3436-7	Фрау Марта	84,9	12,7	19,0*	27
3438-1	Фрау Марта	99,0*	13,6	19,4*	26,7
1	2	3	4	5	6
3410-1	Австралія	66,7	13,9	17,8*	29,4
3411-1	Австралія	81,9	13,2	21,2*	30,7
3412-2	Австралія	85,6	14,5	17,8*	34,0*
Ліній, I₄					
3366-1	Біла цукрова	117,5*	14,7	14,0	32,8

3372-2	Чорна цукрова	89,3	18,1*	12,8	37,8*
3373-2	Чорна цукрова	107,6*	14,9	13,4	34,0
3385-2	Спокуса	75,4	11,8	16,8*	29,4

* Різниця суттєва у порівнянні зі стандартом при $P_{0,05}$

За період досліджень проведено добір за позитивними ознаками та високими показниками коефіцієнта успадкування. Лінії з від'ємними показниками бракувались. Відібрані шляхом інбридингу лінії переводились у гомозиготний стан.

У результаті досліджень одержано більш продуктивні самозапилені лінії цукрової кукурудзи з суттєвим перевищенням контрольних показників по таких елементах продуктивності як маса качана, довжина і кількість рядів зерен, виділені ранньостиглі форми.

Ефективним є добір за ознакою "кількість рядів зерен", відібрані кращі багаторядні лінії на основі генетичних джерел іноземного походження. Вміст цукру в зерні кращих по продуктивності ліній (I_3, I_4) цукрової кукурудзи у фазі молочно-воскової стиглості становить 3,1- 7,8%.

Висновки

Таким чином, у результаті проведених досліджень на гібридному матеріалі за дії мутагенних чинників та використанні генетичних джерел, як донорів селекційно-корисних ознак, створено більш ранньостиглі інбредні лінії, які переважали кращу батьківську лінію за продуктивністю та якістю зерна. Найвищий ступінь позитивної трансгресії досягнуто за ознаками маса качана, довжина качана, кількість рядів зерен.

Література

1. Ларченко К.А., Моргун В.В. Ефективність поєднання мутаційної та комбінаційної мінливості в селекції ранньостиглих інбредних ліній кукурудзи // Физиология и биохимия культ. растений.- 2008.-40, №5.-С.393-402.
2. Malvar R.A., Carrea M.E., Revilla H. et al. Verification of predictions from estimators of favorable alleles to improve yield of sweet corn hybrids//Maydica.-2004.-49, №1.- С.49-55.

Резюме

За дії мутагенних чинників на насіння гібридів кукурудзи з використанням генетичних джерел селекційно-корисних ознак створено нові інбредні лінії з поліпшеними показниками продуктивності та якості зерна.

При воздействии мутагенными факторами на семена гибридов кукурузы с использованием генетических источников селекционно-ценных признаков создано новые инбредные линии с улучшенными показателями продуктивности и качество зерна.

The new inbred lines with enhanced productivity and grain quality indexes were created using genetics sources of selectively- valuable signs under the influence of mutagenic factors on corn hybrid seeds.

ОРЛОВА Т.Г., АЛЕХИНА Н.Н., МУРАЕВА Е.В., АЛЕХИН А.А.

Ботанический сад Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина, Украина, 61022, Харьков, ул. Клочковская, 52, e-mail: garden@univer.kharkov.ua

СЕЛЕКЦИЯ *LEUCANTHEMUM MAXIMUM* (RAMOND) DC. 'SILVER PRINCE' С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ХИМИЧЕСКОГО МУТАГЕНЕЗА В БОТАНИЧЕСКОМ

САДУ ХАРЬКОВСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМЕНИ В.Н. КАРАЗИНА

Химические мутагены для получения новых сортов цветочно-декоративных растений используют уже на протяжении нескольких десятилетий [1-5]. Работа по экспериментальному мутагенезу многолетних декоративных растений имеет ряд особенностей. Так, высокая гетерозиготность, большая специфичность в биологии развития, недостаточность изучения генетических особенностей этих растений по сравнению с зерновыми и техническими культурами затрудняет работу, однако способность к вегетативному размножению ставит эти исследования в исключительно благоприятные условия для работы, так как растения с новыми признаками могут быть быстро размножены вегетативно [6]. При этом важным этапом в данной работе должно быть моделирование селекционного процесса, в частности, должна быть определена модель и разработаны требования к будущему сорту [7,8]. По ряду качественных отличий, обуславливающих специфические особенности методики отбора выделены три этапа в селекции, которые, в свою очередь, могут состоять из нескольких ступеней отбора [9]. На первом этапе изучаются и оцениваются признаки и свойства отдельных растений. Наблюдая морфологические изменения листьев, побегов и др., отбирают растения, так как эти изменения если и являются морфозами, часто коррелируют с наличием скрытых мутаций [6]. При этом систематический отбор, который проводится по хозяйственно ценным признакам, является решающим в селекции [10].

Материалы и методы

Объект исследования – *Leucanthemum maximum* (Ramond) DC. 'Silver Prince'. При выполнении работы использовали общепринятые методики [11]. Водный раствор мутагена диметилсульфата (ДМС), готовили непосредственно перед обработкой семян. Мутаген разводили дистиллированной водой. Диметилсульфат малорастворим в воде, поэтому раствор сильно взбалтывали до образования тонкой эмульсии. Семена помещали в марлевые мешочки. Применяли дозы ДМС и экспозицию разработанные Г.А. Кудиной [12,13] с использованием рекомендаций Стрельчук С.И. [14]. Посев обработанных семян и выращивание из них растений производили обычными методами. Учет всхожести в M_1 проводили через 2 недели после появления всходов. Основная масса индуцированных мутаций – рецессивные и могут проявляться в M_2 и M_3 после самоопыления мутировавших растений. Однако, морфологические мутации могут проявляться и в M_1 , поэтому анализ и выявление мутантных растений проводили на данном этапе. Семена измененных растений в M_2 высевали отдельно для изучения наследования изменений. В схеме опыта сочетали высокие концентрации мутагена с меньшей экспозицией и низкие концентрации с большей экспозицией. Схема опыта была следующая: I вариант – 0,1% раствор ДМС при 2-х часовой экспозиции; II вариант – 0,5% раствор ДМС при 2-х часовой экспозиции; III вариант – 0,01% раствор ДМС при 8-и часовой экспозиции; IV вариант – 0,05% раствор при 4-х часовой экспозиции; V вариант – контроль, дистиллированная вода при экспозиции 8 часов. Реакцию растений определяли по следующим показателям: морфо- и биологические особенности семян, всхожесть семян, выживаемость сеянцев, изменчивость морфологических признаков. Качество семян определяли по следующим признакам: масса 1000 штук семян, всхожесть и энергия прорастания [15-17].

Результаты и обсуждение

Строение зрелого семени служит анатомо-морфологическим выражением итога, в который выливаются физиологические взаимоотношения между всеми элементами семени, принимающими участие в его формировании [18]. Масса 1000 штук семян является показателем размеров и выполненности семян, выраженной в граммах. Всхожесть их определяет возможность давать нормальные проростки. Масса семян коррелирует с их биологическими особенностями. Известно, что ширина семени является более ва-

риабельным признаком, чем длина и формируется раньше других линейных размеров и поэтому в меньшей степени поддается влиянию неблагоприятных факторов [19,20]. Таким образом, изучив биологические и морфологические особенности семян растений в комплексе с другими признаками, мы можем дать оценку влиянию мутагенов на растения.

Всходы появились на 6-й день после посева обработанных семян. Стимуляция процесса прорастания отмечена в I-III вариантах (54-64% против 36% в контроле). Значительное снижение всхожести (14%) отмечено в IV варианте. К концу вегетационного периода отпада растений не отмечено. Достоверное уменьшение всех изучаемых признаков (длина корня, высота растения, длина и ширина листовой пластинки) произошло в варианте II, а уменьшение длины корня отмечено в варианте IV. Изменчивость изучаемых признаков значительна во всех вариантах опыта, за исключением длины корня (IV вариант), высоты растения, длины и ширины листа (III варианте), где изменчивость была средней.

На втором году жизни мутантные сеянцы M_1 были высажены в грунт. Количество сохранившихся после перезимовки растений было невелико во всех вариантах опыта включая и контроль: I – III варианты – 12%, IV – V варианты – 16%.

Мутантные сеянцы массово вступили в генеративный период, дали семена. При изучении сроков наступления фаз более ранне- или более позднецветущих форм выявлено не было. Достоверно уменьшилась высота растений только в I варианте опыта ($48,3 \pm 4,5$ см) по сравнению с контролем ($61,8 \pm 3,0$ см) при $P \geq 0,95$. Следовательно, можно ожидать выделение низкорослых форм *Leucanthemum maximum*. Однако, коэффициент вариации в вариантах I, II и III является значительным ($> 20\%$), что свидетельствует о наличии изменчивости растений по признаку «высота растений» в то время как в контроле коэффициент вариации средний (14%). Изучение размеров листьев показало недостоверные различия в опыте и контроле, за исключением длины листа во II варианте (наибольшая концентрация мутагена). Следует отметить, что коэффициент вариации по признакам «длина листа» и «ширина листа» был значительным во всех вариантах опыта (21-66%), кроме II (длина листа) и контроля (5-19%). Различия между опытом и контролем по признаку «диаметр соцветия» так же были недостоверными. Однако, коэффициент вариации и в этом случае оставался значительным в I и IV вариантах опыта (44% и 24% соответственно). По всем изученным признакам выявлена следующая закономерность: в контроле коэффициент вариации был средним и не превышал 20 %, в то время, как в опыте, за исключением II и III вариантов по признаку «диаметр соцветия» он был значительным. Мы можем предположить, что повышение изменчивости мутантных растений позволит отобрать интересные формы при индивидуальном отборе в последующих поколениях.

В вариантах I, II и IV были отобраны формы с измененными соцветиями. Соцветия отборов отличались неправильной формой, фасциациями, измененными язычковыми цветками. Можно предположить, что данные изменения произошли под действием диметилсульфата и в последующих поколениях могут быть получены интересные формы. Был проведен массовый и индивидуальный сбор семян. При изучении особенностей семян установлено, что достоверных различий размеров и абсолютного веса семян в опыте и контроле не обнаружено. Изучение коэффициента вариации показало, что во всех вариантах опыта (за исключением I), длина и ширина семени варьируют значительно больше, чем в контроле. Коэффициент вариации абсолютного веса семян незначительный и колеблется от 2 до 7 % как в опыте, так и в контроле, что свидетельствует о том, что изучаемый показатель является величиной более постоянной. Достоверно уменьшилась длина семени отборов в варианте I ($2,7 \pm 0,2$ мм; контроль – $3,9 \pm 0,3$ мм) и в варианте II ($3,0 \pm 0,1$ мм; контроль – $3,9 \pm 0,3$ мм). Абсолютный же вес семян отборов 1 ($1,8 \pm 0,1$ г) и 3 ($1,7 \pm 0,1$ г) во II варианте (контроль – $1,4 \pm 0,04$ г) и отбора 1 ($1,92 \pm 0,1$ г) в варианте IV (контроль – $1,47 \pm 0,1$ г) достоверно выше.

В последующем от отборов были получены сеянцы мутантных растений в поколении M_2 . Всхожесть семян достоверно отличается от контроля, кроме IV варианта. Можно предположить что это вызвано действием ДМС, при этом в I варианте всхожесть была ниже, что может быть вызвано наличием летальных мутаций, в то время как в вариантах II и III отмечено стимулирующее действие мутагена. При этом варьирование признака было значительным в вариантах I и IV. При изучении морфологических особенностей (высота растений, длина и ширина листа, длина черешка) достоверных различий не обнаружено, за исключением признака «длина листа» во II варианте. Наиболее вариабельна высота растений во II варианте, следовательно можно предположить появление разнообразных по данному признаку растений. Различия достоверны при $P \geq 0,95$.

Выводы

Изучение мутантных сеянцев в поколении M_1 позволило установить что достоверное уменьшение высоты растений *Leucanthemum maximum* 'Silver Prince' во II варианте позволяет надеяться на выделение низкорослых форм; изменение размеров листовой пластинки и диаметра соцветия было недостоверно по сравнению с контролем, за исключением IV варианта по признаку «длина листа»; коэффициент вариации при изучении морфологических особенностей был значительным и выше, чем в контроле, практически во всех вариантах опыта, что свидетельствует о высокой изменчивости изученных признаков и может говорить о влиянии мутагена; изучение морфологических особенностей семян в I-IV вариантах опыта позволило установить, что они характеризуются незначительной изменчивостью и не имеют достоверных отличий от контрольных; при изучении особенностей семян отборов *Leucanthemum maximum* 'Silver Prince' установлено достоверное уменьшение длины семени в I и II вариантах опыта, а также увеличение абсолютного веса у отборов во II и IV вариантах опыта, чем в контроле. Изучение растений в поколении M_2 показало влияние ДМС на растения в вариантах II и III. Морфологические особенности растений не имели достоверных отличий.

Литература

1. Тамразян Е.Е. Интродуцирование мутаций у цветочно-декоративных растений и возможность их использования в практике // Мутационная селекция. – Москва. – 1968. – С. 192-199.
2. Антонюк Н.М., Яценко М.П. Вплив супермутагенів на життєздатність насіння деяких багаторічних квітникових рослин // Інтрод. та аклімат. рослин на Україні. – 1977. – Вип. 10. – С. 102-106.
3. Глазова М.В. Экспериментальная полиплоидия в селекции дурмана индийского // Селекция и первичное семеноводство лекарственных культур. – 1980. – Вып. 2. – С. 132-136.
4. Антонюк Н.М., Рахуба Г.В. Наслідки дії хімічних мутагенів на деякі сорти троянд // Інтрод. та аклімат. рослин на Україні. – 1982. – Вип. 20. – С. 85-89.
5. Манкевич О.И. Перспективные мутанты // Цветоводство. – 1990. - № 4 - С. 15-16.
6. Антонюк Н.М. Применение мутагенов в селекции декоративных растений // Интрод. и акклим. растений. – 1991. – Вып. 13. – С. 97-99.
7. Кукеков В.Г., Карамышев Р.М. Моделирование селекционного процесса // Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. – 1978. – С. 10-15.
8. Булах П.Е. Алгоритмы теории сходства в интродукции и селекции растений // Интродукція рослин. – 2002. - № 3-4. – С. 31-38
9. Литун П.П. Приемы уменьшения фенотипической изменчивости и ее компонентов на разных этапах отбора в селекции // Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. – Москва. – 1978. – С. 93-100.
10. Забелин И.А. Интродукция и селекция цветочных растений в ксеротермических условиях (на примере Крыма)//Труды Гос-го Никитского ботан. сада.– 1969. –Т.XL. – С. 185-193.

11. Зоз Н.Н. Методика использования химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных культур // Мутационная селекция. – 1968. – С. 218-230.
12. Кудина Г.А. Химические мутагены в селекции цветочно-декоративных растений // Промышленная ботаника. – 2006. – Вып. 6. – С. 116-120.
13. Кудина Г.А., Червинский А.Ю. Селекция однолетних декоративных злаков // Промышленная ботаника. – 2004. – Вып. 4. – С. 161-165.
14. Стрельчук С.И. Основы экспериментального мутагенеза. – Киев. – 1981. – 213 с.
15. Вольф В.И. Статистическая обработка опытных данных. – Москва. – 1966. – 255 с.
16. Даева О.В. Особенности прорастания семян сибирских видов лука // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1966. – Вып. 61. – С. 66-72.
17. Зорина М.С., Кабанов С.И. Определение семенной продуктивности и качества семян интродуцентов // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. – Куйбышев. – 1988. – С. 174-176.
18. Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. – Москва. – 1978. – 131 с.
19. Доброхотов В.Н. Семена сорных растений. – Москва. – 1961. – 414 с.
20. Сидорович Е.А., Лунина Н.М. Интродукция травянистых многолетников в Беларуси. – Минск. – 1992. – 185 с.

Резюме

В работе представлены результаты обработки семян *Leucanthemum maximum* 'Silver Prince' диэтилсульфатом с целью получения мутантных сеянцев, изучение морфологических особенностей растений в поколении M₁ и M₂, а также особенностей семян.

В роботі представлені результати обробки насіння *Leucanthemum maximum* 'Silver Prince' діетілсульфатом з метою отримання мутантних сіянців, вивчення морфологічних особливостей рослин в поколінні M₁ і M₂, а також особливостей насіння.

Results of diethylsulfat processing seeds of *Leucanthemum maximum* 'Silver Prince' for the purpose of reception mutant seedling, morphological features of plants in M₁ and M₂ generation and characteristic in the article are presented.

ОРЛОВСКАЯ О.А., КОРЕНЬ Л.В., ХОТЫЛЕВА Л.В.

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,

Беларусь, 220072, Минск, ул. Академическая 27, e-mail: O.Orlovskaya@igc.bas-net.by

РАСШИРЕНИЕ ГЕНОФОНДА ПШЕНИЦЫ ПОСРЕДСТВОМ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Пшеница – основная хлебная культура большинства стран мира – широко возделывается от северных полярных районов до южных пределов 5 континентов. В настоящее время для сельскохозяйственного производства нужны сорта пшеницы интенсивного типа, сочетающие комплекс хозяйственно ценных признаков и биологических свойств. Для Беларуси особое значение имеет постоянная и надежная устойчивость к неблагоприятным факторам среды: отечественные сорта должны обладать морозостойкостью, засухоустойчивостью, устойчивостью к вымоканию, выпреванию, прорастанию на корню и коротким вегетационным периодом. Для решения этой задачи большое значение имеет создание разнообразного генофонда, адаптированного к условиям выращивания. В связи с этим для улучшения пшеницы все чаще привлекаются дикорастущие сородичи, которые несут гены, детерминирующие такие хозяйственно ценные признаки, как устойчивость к грибным болезням, вредителям, засолению почвы, высокое качество зерна [1,2]. С целью обогащения и улучшения генофонда культурных зла-

ков нами получены гибриды сортов мягкой пшеницы с дикорастущими видами рода *Triticum*.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили сорта мягкой пшеницы *T. aestivum*, 2n=42 (Фестивальная, Белорусская 80, Саратовская 29, Ростань, Чайниз Спринг, Рассвет, Тома, Дарья) и виды рода *Triticum* разного уровня ploidy: диплоидный вид *T. monococcum*, 2n=14, тетраплоидные виды (*T. persicum*, *T. dicocum*, *T. dicoccoides*, *T. dicoccoides K5199*, *T. polonicum*, *T. turgidum*, 2n=28). Получены гибриды по 34 комбинациям скрещивания (из них 14 – прямым, где в качестве материнского компонента использовали сородичей мягкой пшеницы и 20 – обратных, где они служили опылителем). Виды рода *Triticum* выступали как в роли материнского, так и отцовского компонентов скрещивания, так как успех межвидовой гибридизации зависит не только от видов, вовлекаемых в гибридизацию, но и от направления скрещивания [3]. С целью выявления чужеродного генетического материала у полученных гибридов F₁ на первых этапах исследования использовали анализ морфологических признаков, как наиболее простой и удобный. В литературе есть примеры эффективного использования морфологических маркеров для решения некоторых генетических задач, в том числе для идентификации чужеродно-хромосомных замещений [4] или добавлений [5], установления гомеологии между хромосомами представителей *Triticinae*. Анализировали морфологические признаки, по которым родительские формы отличались визуально: форма и окраска колоса, опушение колосковой чешуи, ломкость колоскового стержня, жесткость колосковой чешуи, восковой налет на колосе.

Результаты и обсуждение

Как видно из таблицы, из 34 проведенных комбинаций скрещивания в 24 комбинациях получены гибридные зерновки. Завязываемость зерновок колебалась в пределах 1,39 – 44,4%. Стабильно высокие значения по анализируемому показателю наблюдались при использовании в отдаленной гибридизации *T. persicum* K11899, причем, как в прямых комбинациях скрещивания (*Triticum persicum* K11899 × Рассвет, 37,21%), так и в обратных (Рассвет × *Triticum persicum* K11899, 28,05%).

Таблица
Завязываемость семян при использовании видов *Triticum* в скрещиваниях с *Triticum aestivum*

Комбинация скрещивания	Опылено цветков	Завязалось зерновок		Завязываемость, %
		всего	без эндосперма	
<i>Triticum persicum</i> K11899 × Рассвет	86	32	0	37,21
<i>Triticum persicum</i> K11899 × Тома	90	19	1	21,11
<i>Triticum dicocum</i> K45926 × Фестивальная	112	15	2	13,39
<i>Triticum dicocum</i> K45926 × Белорусская 80	84	15	1	17,86
<i>Triticum dicocum</i> K45926 × Рассвет	50	1	0	2,0
<i>Triticum dicocum</i> K45926 × Тома	84	3	1	3,57
<i>Triticum monococcum</i> K105 × Фестивальная	192	0	0	0
<i>Triticum monococcum</i> K105 × Саратовская 29	96	0	0	0
<i>Triticum monococcum</i> K105 × Белорусская 80	72	1	0	1,39
<i>Triticum monococcum</i> K105 × Чайниз Спринг	226	0	0	0
<i>Triticum monococcum</i> K105 × Дарья	168	1	0	0,6
<i>Triticum monococcum</i> K105 × Рассвет	44	0	0	0
<i>Triticum polonicum</i> × Рассвет	54	14	0	25,93
<i>Triticum polonicum</i> × Тома	46	16	0	34,78
Саратовская 29 × <i>Triticum persicum</i> K11899	48	13	0	27,08
Саратовская 29 × <i>Triticum dicoccoides</i>	28	3	0	10,71

Саратовская 29 × <i>Triticum dicoccoides</i> K5199	28	2	0	7,14
Саратовская 29 × <i>Triticum polonicum</i>	54	19	0	35,19
Росстань × <i>Triticum persicum</i> K11899	172	58	0	33,72
Росстань × <i>Triticum dicoccoides</i>	106	32	0	30,19
Росстань × <i>Triticum dicoccoides</i> K5199	78	19	0	24,36
Росстань × <i>Triticum turgidum</i>	40	0	0	0
Чайниз Спринг × <i>Triticum persicum</i> K11899	164	43	0	26,22
Чайниз Спринг × <i>Triticum dicoccoides</i>	44	5	0	11,36
Чайниз Спринг × <i>Triticum dicoccoides</i> K5199	22	0	0	0
Чайниз Спринг × <i>Triticum monococcum</i> K105	30	1	0	3,33
Чайниз Спринг × <i>Triticum polonicum</i>	52	0	0	0
Чайниз Спринг × <i>Triticum turgidum</i>	50	0	0	0
Рассвет × <i>Triticum persicum</i> K11899	82	23	0	28,05
Рассвет × <i>Triticum dicoccoides</i> K5199	18	8	0	44,44
Рассвет × <i>Triticum monococcum</i> K105	86	0	0	0
Рассвет × <i>Triticum turgidum</i>	44	0	0	0
Тома × <i>Triticum persicum</i> K11899	200	19	0	9,5
Тома × <i>Triticum polonicum</i>	52	2	0	3,85

Анализ полученных результатов показал, что при скрещивании гексаплоидных и тетраплоидных пшениц оплодотворение протекает более успешно, когда опылителем является многохромосомный вид. Так, в комбинации, где в качестве материнского компонента скрещивания использовали *T. persicum* K11899, а в качестве отцовского – сорт пшеницы Тома завязываемость составила 21,11%, тогда как в обратной – только 9,5%. Однако выполненность завязавшихся зерновок выше в комбинациях, где в роли опылителя выступали тетраплоидные виды. Как видно из таблицы, ни в одной такой комбинации скрещивания не выявлено зерновок без эндосперма. В обратных же комбинациях зерновки были более морщинистые, с плохо выполненным эндоспермом, а у части – эндосперм практически отсутствовал. Использование биотехнологических методов *in vitro* в дальнейшем позволит сохранить полученный гибридный материал во всех комбинациях скрещивания.

Поиск надежных морфологических маркеров для выявления чужеродных включений при отдаленной гибридизации является очень важной задачей, так как генетический анализ на их основе является самым простым и дешевым способом. На наш взгляд, применение в данном случае таких маркеров наиболее целесообразно на первых этапах работы с гибридными растениями. Проведенный анализ морфологических признаков показал, что гибриды пшеницы F₁ сочетают в себе признаки обеих родительских форм. В первую очередь нас интересует наследование признаков дикорастущих сорочичей пшеницы, что позволяет говорить об интрогрессии чужеродного генетического материала в геном мягкой пшеницы. Для растений комбинаций скрещивания *Triticum dicoccum* K45926 × Фестивальная и *Triticum dicoccoides* × Фестивальная отмечена коричневая окраска колосковой чешуи. Это свидетельствует о передаче данного признака от тетраплоидных пшениц, так как для *Triticum dicoccum* K45926 и *Triticum dicoccoides* характерна коричневая окраска колоса, в то время как для сорта пшеницы Фестивальная – белая. Известно, что гены, контролирующие окраску колосковых чешуй принадлежат к числу наиболее известных маркеров хромосом первой гомеологической группы пшеницы [6]. На основании этого можно предположить в гибридных растениях наличие чужеродного материала из данной группы хромосом.

Растения комбинации *Triticum dicoccoides* × Фестивальная по морфологии колоса больше похожи на *Triticum dicoccoides* (отсутствие воскового налета, жесткость колосковой чешуи, ломкоколосость). Отсутствие воскового налета на колосе можно связать с наличием в геноме гибрида хромосом *Triticum dicoccoides* из второй гомеологич-

ной группы, так как гены, контролирующие образование воска и ингибирующие его проявление, локализованы в хромосомах этой группы [7, 8].

По литературным данным ломкость зрелого колоса отдаленных гибридов пшеницы обусловлена присутствием генетического материала дикорастущих видов *Triticum* [6]. Для большинства полученных нами гибридов первого поколения также отмечена ломкоколосость, в результате чего при созревании колос распадается на отдельные колоски, что позволяет предположить у данных форм наличие чужеродного генетического материала. Наиболее ярко данный признак проявляется у гибридов, полученных с участием *T. dicoccoides*.

Сравнительный морфологический анализ гибридов F₁ и исходных родительских форм позволяет предположить наличие чужеродного генетического материала в гибридном геноме. В дальнейших исследованиях для подтверждения полученных данных будут использованы биохимические и молекулярные методы анализа гибридного материала.

Выводы

С целью обогащения и улучшения генофонда культурных злаков получены гибриды сортов мягкой пшеницы с дикорастущими видами рода *Triticum* по 34 комбинациям скрещивания (из них 14 – прямых, 20 – обратных). Выявлено, что при скрещивании гексаплоидных (2n=42) и тетраплоидных (2n=28) пшениц оплодотворение протекает более успешно, когда опылителем является многохромосомный вид. Выполненность завязавшихся зерновок, как правило, выше в комбинациях, где тетраплоидные виды рода *Triticum* выступают в роли опылителя. Анализ морфологических признаков выявил у полученных гибридов F₁ признаки дикорастущих сородичей пшеницы, что позволяет предположить интрогрессию чужеродного генетического материала в геном *T. aestivum*.

Литература

1. *Pilch J.* Performance of interspecific and intergeneric hybrids of *Triticum aestivum* L. for wheat improvement. I. Performance of winter generation F₃ - F₅ of *T. aestivum* L. with *Triticum* (2x, 4x), *Aegilops* (2x) and *Elymus* (4x) species in respect of some characters of spike // *Plant Breed. and Seed Sci.* – 1996. – № 3-4. – P. 73-82.
2. *Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Кекало Н.Ю.* Использование генофонда диких сородичей для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы // Тез. межд. конф. «Генетика в 21 веке: современное состояние и перспективы развития». – Москва, 2004. – Т. 1. – С. 98.
3. *Faeshadfar M., Molnar-Lang M., Sutka J.* The crossability of different wheat (*T. aestivum* L.) genotypes with *T. timopheevii* Zhuk., under two types of conditions // *Cereal Res. Commun.* – 1994. – vol.22, №1-2. – P. 15-20.
4. *Моцный И.И., Омельченко Л.И., Симоненко В.К.* Наследование качественных признаков при гибридизации пшеницы с пшенично-элимусным амфиплоидом // *Цитология и генетика.* – 1997. – Т. 31, № 1. – С. 20-31.
5. *Friebe B.R., Tulcen N.A., Gill B.S.* Development and identification of a complete set of *Triticum aestivum* – *Aegilops geniculata* chromosome addition lines // *Genome.* – 1999. – vol. 42, № 3. – P. 374-380.
6. *Гончаров Н.П.* Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. – Новосибирск. – 2002. – 252 с.
7. *Гончаров Н.П., Серый А.П., Коваль С.Ф.* Локализация гена-ингибитора воска у изогенной линии АНК-26А // *Генетика.* – 1998. – Т. 34, №1. – С. 122-124.
8. *Tsujimoto H.* Production of near-isogenic lines and marked monosomic lines in common wheat (*Triticum aestivum*) cv. Chinese Spring // *J. Hered.* - 2001. - vol. 93, №3. - P. 254-259.

Резюме

С целью улучшения генофонда культурных злаков получены гибриды сортов мягкой пшеницы с дикорастущими видами рода *Triticum* по 34 комбинациям скрещивания. Установлено, что при скрещивании гексаплоидных и тетраплоидных пшениц оплодотворение протекает более успешно, когда опылителем является многохромосомный вид. Анализ морфологических признаков выявил у полученных гибридов F₁ признаки дикорастущих сородичей пшеницы, что позволяет предположить интрогрессию чужеродного генетического материала в геном *T. aestivum*.

Hybrids of common wheat cultivars with wild species of genus *Triticum* were produced from 34 crossing combinations (of them 14 - direct, 20 - back) for improving gene pool of cereals. It was revealed that fertilization proceeded more successfully in crossing hexaploid and tetraploid wheats when a multichromosomal species was a pollinator. Analysis of morphological traits has revealed traits of wild wheat relatives in the produced F₁ hybrids that allows supposition of alien genetic material introgression into *T. aestivum* genome.

ПРЯДКИНА Г.А., ДМИТРИЕВА В.В.

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины

Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская 31/17, e-mail: monitor@ifrg.kiev.ua

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА ДИНАМИКУ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АССИМИЛЯЦИОННОЙ ПОВЕРХНОСТИ КОНТРАСТНЫХ ПО ПРОДУКТИВНОСТИ СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Значительные успехи селекции в создании интенсивных сортов и повышении зерновой продуктивности озимой пшеницы, тем не менее, не снимают проблему зависимости ее урожайности от погодных условий вегетационного периода. В связи с этим вопрос о том, какие показатели обуславливают их высокую продуктивность и сохраняется ли она при изменении условий внешней среды не теряет своей актуальности [1, 2]. Целью данной работы было исследование влияния погодных условий на показатели ассимиляционной поверхности и продуктивность контрастных по зерновой продуктивности сортов озимой пшеницы.

Материалы и методы

В 3-хлетнем эксперименте выращивали 2 сорта озимой пшеницы (интенсивный сорт Фаворитка и полуинтенсивный - Мироновская 808) в условиях полевого (2006 г.) и мелкоделяночных (2007-2008 гг.) опытов. Дозы минеральных удобрений – 120 кг азота (действующего вещества) и по 90 кг фосфора и калия на 1 га. Листовой индекс (ЛИ) посева в отдельные фазы вегетации рассчитывали как произведение площади зеленых листьев отдельного побега (S , м²) и числа побегов, произрастающих на 1 м² почвы. Концентрацию суммарного (a и b) хлорофилла определяли в диметилсульфоксиде спектрофотометрическим методом [3]. Все результаты статистически обработаны [4].

Результаты и обсуждение

Все три года проведения эксперимента существенно отличались друг от друга по погодным условиям. Среднесуточная температура воздуха в 2006 году длительное время (в период от выхода в трубку до цветения) была на 10% ниже, чем средняя многолетняя за календарное время, соответствующее этому периоду вегетации. Число часов солнечного сияния за период выход в трубку - колошение было самым низким за весь 3-хлетний период наблюдений, а количество осадков, наоборот, самым высоким. 2007 год резко отличался от других температурным фоном периода выход в трубку - молочная спелость зерна. Среднесуточная температура воздуха существенно - на 5-10°C - превышала ее среднюю многолетнюю величину за этот период. Данный год также отличался большим количеством часов солнечного сияния за период выход в

трубку - цветение и небольшой суммой выпавших осадков. Температурный режим 2008 года, за исключением периода выход в трубку - колошение, когда температура составляла около 90% от нормы, был близким к среднестатистическому - 97-102%. Количество осадков превышало норму только в начале вегетации, а число часов солнечного сияния в этот период было ниже среднего многолетнего.

Величину урожая, которую каждый из генотипов сформировал в погодных условиях конкретного года, демонстрирует таблица 1. Действие погодных условий на урожайность интенсивного сорта повлияло меньше, чем полуинтенсивного. У сорта Фаворитка в год с повышенным температурным фоном (2007) она снизилась, по сравнению с 2008 г., на 16%, а в прохладный и влажный (2006) - на 34, в то время как у Мироновской 808, соответственно, на 30 и на 53%. То есть современный сорт характеризовался не только более высокой урожайностью, но и большей ее устойчивостью к изменению погодных условий.

Таблица 1.

Влияние погодных условий на урожайность (ц/га) контрастных по зерновой продуктивности генотипов озимой пшеницы.

Год	Сорт		Среднее
	Фаворитка	Мироновская 808	
2006	82,4	40,4	61,4
2007	104,1	60,5	82,3
2008	124,5	85,5	105,0
Среднее	103,7	62,1	
НСР ₀₅ по годам = 4,1 ц/га			НСР ₀₅ по сортам = 3,4 ц/га

В этой связи, важно выявить какие именно показатели способствуют формированию высокой зерновой продуктивности современных генотипов. Согласно теории фотосинтетической продуктивности, урожайность посевов определяется размером их ассимиляционной поверхности, в частности – площадью и содержанием хлорофилла в листьях [5, 6, 7]. Оба этих параметра, характеризующие эффективность поглощения солнечной радиации и фотосинтетическую продуктивность ценозов, претерпевают значительные изменения в зависимости от этапа онтогенеза, условий внешней среды и генотипа. Динамика изменений ЛИ обоих сортов в каждый из 3 исследуемых лет представлена на рис. 1. В наиболее неблагоприятный по погодным условиям начала лета 2006 г. ЛИ посевов сорта Фаворитка в среднем за период от выхода в трубку до молочно-восковой спелости составлял около 3, а у Мироновская 808 - до фазы молочной спелости колебался от 2,7 до 3 и снизился затем до 1,9. В год с повышенным температурным режимом (2007) к фазе выхода в трубку у более продуктивного сорта сформировался более высокий, чем в 2006 г., ЛИ: 4 м² листовой поверхности над 1 м² почвы. Однако, снижение его величины (до 3,5) началось раньше, чем обычно - уже после фазы колошения, оставаясь на этом уровне до фазы молочно-восковой спелости (МВС). У менее продуктивного сорта в этот же год до фазы цветения ЛИ составлял около 3,2, а затем снизился до 2,8 к фазе МВС. В год с благоприятными погодными условиями (2008) величина ЛИ у обоих сортов превышала оптимальное значение (3 - 3,5 [8]) в течение всего исследуемого периода вегетации.

Как свидетельствуют данные рис. 2, содержание суммарного хлорофилла также зависело от погодных условий года. В отличие от площади листовой поверхности, которая в 2006 г. была самой низкой за 3 года наблюдений, концентрация суммарного хлорофилла в этот год у сорта Фаворитка превышала ее значения за другие годы в течение периода выход в трубку – молочно-восковая спелость, а у сорта Мироновская 808 - выход в трубку – цветение. Причину этого послужило увеличение количества

пасмурных дней, о чем свидетельствует снижение длительности солнечного сияния за период выход в трубку – цветение в этом году. Аналогичное повышение удельного содержания хлорофилла в посевах в год с пониженной освещенностью и избыточным увлажнением отмечают и другие авторы: для всех органов озимой пшеницы – листьев, стеблей и колосьев – оно было на 40% выше, чем в благоприятный год [2].

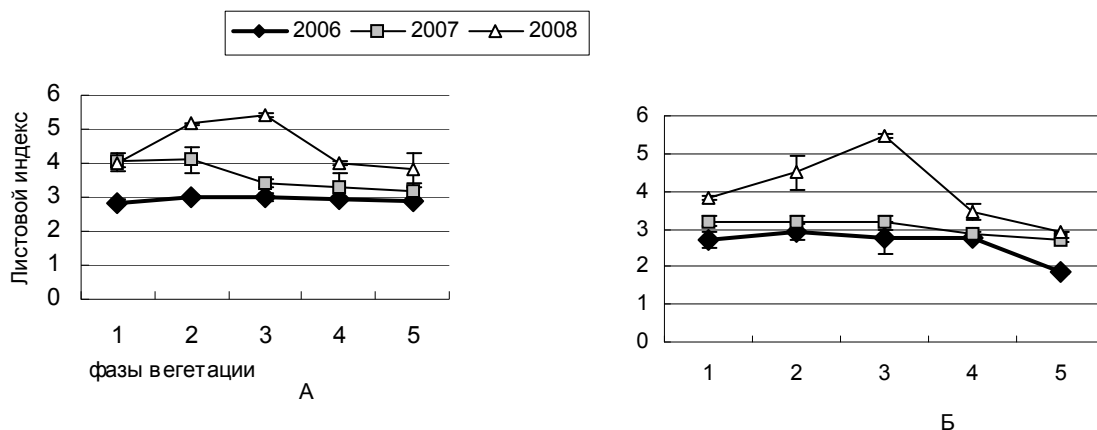


Рис. 1. Динамика листового индекса контрастных по зерновой продуктивности сортов озимой пшеницы Фаворитка (А) и Мироновская 808 (Б) за 3 отличающихся по погодным условиям года. Здесь и далее: 1 – выход в трубку, 2 – колошение, 3 – цветение, 4 – молочная спелость, 5 – молочно-восковая спелость.

Наиболее низкое за 3 года содержание суммарного хлорофилла наблюдали в 2007 г., когда интенсивность и длительность солнечного освещения были наибольшими. Как видно из данных рисунка 2, тогда же отмечены его наименьшие колебания с течением онтогенеза: у сорта Фаворитка его величина составляла около 4 мг/дм², а у Мироновской 808 – около 3. Динамика изменений этого пигмента в 2008 году имела традиционный для этой культуры ход – содержание суммарного хлорофилла возрастало от фазы выхода в трубку до фазы цветения (у сорта Фаворитка от 3,3 до 4,2 мг/дм², и у Мироновской 808 – от 3 до 3,3) и затем снижалось к молочно-восковой спелости (соотв., до 2,5 и 2,1).

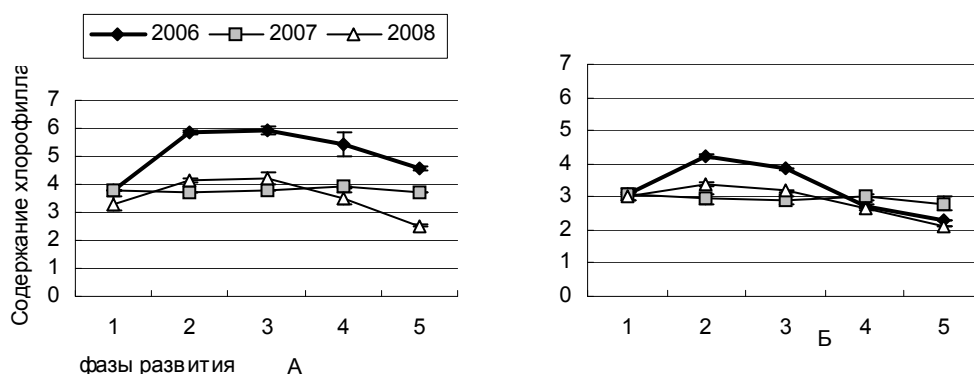


Рис. 2. Динамика содержания суммарного хлорофилла, мг/дм², в листьях контрастных по зерновой продуктивности сортов озимой пшеницы Фаворитка (А) и Мироновская 808 (Б) за 3 отличающихся по погодным условиям года.

Оба этих рисунки наглядно демонстрируют зависимость исследуемых параметров ассимиляционной деятельности посевов озимой пшеницы от погодных условий,

фазы развития и генотипа (табл. 2). Проведенный статистический анализ показал, что самое существенное влияние на величину ЛИ оказали погодные условия (51%), а на содержание суммарного хлорофилла в листьях – особенности генотипа (41%).

Таблица 2.

Влияние, %, погодных условий года (А), генотипа (В) и фазы развития (С), а также их взаимодействия на показатели фотосинтетической деятельности у контрастных по зерновой продуктивности сортов озимой пшеницы

Показатель	Факторы и их взаимодействие						
	А	В	С	А x В	А x С	В x С	А x В x С
Листовой индекс, м ² /м ²	51 ^{***}	7 [*]	19 ^{**, **}	нет	13 ^{**, **}	2 [*]	нет
Содержание суммарного хлорофилла, мг/дм ²	22 ^{***}	41 ^{***}	10 [*]	7 [*]	9 [*]	4 [*]	4 [*]

^{*}, ^{**}, ^{***} - значимы, соотв., для 95 и 99% уровней значимости

На рис. 3 представлена динамика осредненных за 3 года ЛИ (А) и содержания суммарного хлорофилла (Б) исследуемых генотипов озимой пшеницы. Для обоих сортов характерно увеличение ЛИ от фазы выхода в трубку до цветения и последующее снижение к фазам молочной и молочно-восковой спелости. Достоверные отличия между сортами по величине листового индекса появляются к фазе молочной спелости. Причем скорость уменьшения площади зеленых листьев у сорта Фаворитка была ниже, чем у сорта Мироновская 808. Большая длительность функционирования листьев позволила первому сорту сохранить близкие к оптимальным значения ЛИ и в период налива зерна, в то время как у последнего к фазе МВС он снизился до 2,5. Динамика изменений среднего за 3 года содержания суммарного хлорофилла в онтогенезе сортов имеет сходный характер (рис. 3Б), но его количество существенно отличается между сортами в течение исследуемого отрезка онтогенеза: у сорта Фаворитка оно в 1,3-1,5 раза выше, чем у Мироновской 808.

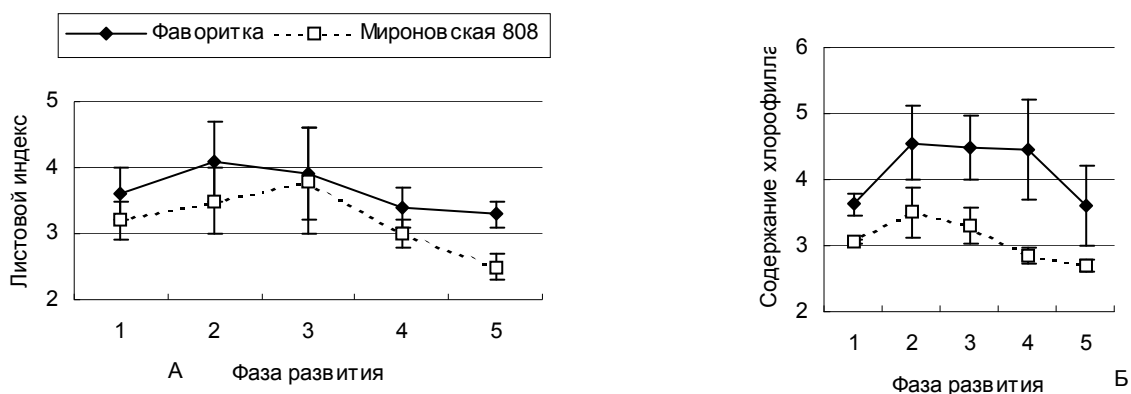


Рис. 3. Динамика осредненных за 2006-2008 гг. листового индекса (А) и содержания суммарного хлорофилла (Б) в листьях 5 генотипов озимой пшеницы.

Выводы

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что изменчивость исследуемых показателей ассимиляционной поверхности у контрастных по зерновой продуктивности сортов озимой пшеницы обусловлена разными факторами. Погодные условия оказали большее влияние на изменчивость ЛИ, а содержание хлорофилла в листьях сильнее зависит от генотипических особенностей сорта. Более высокое содержа-

ние хлорофилла в листьях сорта Фаворитка и большая длительность периода, в который его листовой индекс оптимален, способствовало увеличению его продуктивности.

Литература

1. Martre P. Modelling quality traits and their genetic variability for wheat //European Journal of Agronomy. – 2006. – 25. – P. 75-78.
2. Дуденко Н.В., Андрианова Ю.Е., Максютова Н.Н. Формирование хлорофилльного фотосинтетического потенциала пшеницы в сухой и влажный годы //Физиология растений. - 2002. - 49, №5. - С. 684-687.
3. Wellburn A. R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution //Journal of Plant Physiology. – 1994. – 144, №3. – P. 307-313.
4. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
5. Андрианова Ю.Е. Хлорофилльные индексы и хлорофилльные фотосинтетические потенциалы – критерии оценки потенциальной продуктивности сельскохозяйственных растений: Автореф. Дис.... Д-ра биол. наук. / Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева. – М., 1998. – 50 с.
6. Kutasy E., Csajbok J., Hunyadi Borbely E. Relations between yield and photosynthetic activity of winter wheat varieties //Cereal Research Communications. – 2005. – 33, N1. – P.173-176.
7. Шадчина Т.М., Прядкина Г.О., Моргунов В.В. Зв'язок між характеристиками фотосинтетичного апарату та зерновою продуктивністю у різних сортів озимої пшениці /Досягнення і проблеми генетики, селекції і біотехнології. Збірник наукових праць. Т.2. - Київ: Логос, 2007. - С. 410-415.
8. Richards R.A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops //Journal of Experimental Botany. - 2000. - 51, N 90001. - P. 447-458.

Резюме

Исследовали влияние погодных условий и генотипических особенностей сортов озимой пшеницы на динамику листового индекса и содержание хлорофилла. Показано, что изменчивость первого из них в большей степени зависит от условий внешней среды, а второго – определялся влиянием генотипа. Высокая урожайность сорта Фаворитка обусловлена большим содержанием хлорофилла в ее листьях в течение всего онтогенеза и большей длительностью периода с оптимальным листовым индексом посева.

Досліджували вплив погодних умов та генотипових особливостей сортів озимої пшениці на динаміку листового індексу та вмісту хлорофілу у листках. Показано, що мінливість першого з них більше залежить від умов зовнішнього середовища, в той час як другого – від генотипових особливостей сорту. Висока урожайність сорту Фаворитка обумовлена більшим вмістом хлорофілу у її листках впродовж онтогенезу та більшою тривалістю періоду з оптимальним листовим індексом посівів.

The influence of weather and genotype on LAI and chlorophyll leaves dynamics in winter wheat has been investigated. The greater part of LAI's variability was caused by weather influence, whereas the variability of leaves chlorophyll contents was closely connected with genotypes. High yield of variety Favoritka depended on high chlorophyll contents and longer period, when LAI was optimal.

САВКИН Н.Л., КОВТУН Н.В., ШЕЛИХОВ П.В., ФЕДОРЕНКО Е.М., САВКИНА В.Н., ЗЕЛЕНСКИЙ Р.А. ²ДУБОВЫЙ А.И.

Луганский национальный аграрный университет

Украина, 91008, Луганск, ЛНАУ, e-mail: rector@lnau.lg.ua

ВЗАИМОСВЯЗЬ МАРКЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ, КАК КРИТЕРИЙ ОЦЕНКИ ПЕРСПЕКТИВНОГО СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ НА ЭКОЛОГИЧЕСКУЮ ПЛАСТИЧНОСТЬ

Основой сельскохозяйственного производства Луганской области является зерновое хозяйство, это более 5% от валового производства в Украине.

В последние годы отечественными селекционерами создано немало новых сортов озимой пшеницы, которые отмечаются морфобиологическими особенностями, хозяйственно-ценными показателями с определенной агроэкологической адаптацией к неблагоприятным сочетаниям комплекса погодных факторов. Как правило высокоинтенсивные сорта обладают низкой зимостойкостью и низкой стабильностью урожайности [2].

Сорта, которые обладают высокой пластичностью и высокой стабильностью – наиболее ценны в селекционном и практическом отношении.

Результаты исследования многих ученых, в том числе и наших [1], свидетельствуют о том, что признаки устойчивости генотипов к неблагоприятным условиям достаточно конкретно отличаются стабильностью урожайности. Это означает то, что есть хоть и небольшие, но реальные возможности для дальнейшего усовершенствования сортов пшеницы в направлении увеличения как урожайного, так и адаптивного потенциалов.

Современная селекционная практика требует корректировки существующих селекционных программ с учетом комплексных подходов к созданию адаптированных для каждого экологического региона сортов пшеницы [3]. Для создания адаптивного сорта с высоким потенциалом продуктивности важно определение основных признаков, обуславливающих урожай зерна с единицы площади, знание показателей отбора и их использование в меняющихся условиях среды.

Признаки отбора в зависимости от задач селекции должны отвечать следующим требованиям: нести в себе максимальное количество информации о растении, быть тесно связанными с основными его элементами продуктивности, обладать сильным и широким по спектру эффектом отбора.

При создании новых высокопродуктивных сортов озимой пшеницы важно добиться увеличения зерна с одного колоса за счет повышения числа зерен в колосе, а также сбалансированного показателя массы 1000 семян.

Целью наших исследований было определить взаимосвязь основных маркерных признаков с показателем массы 1000 семян.

Материалы и методы

В изучении было взято 26 популяций мягкой озимой пшеницы. Технология выращивания общепринятая для селекционных питомников мягкой озимой пшеницы.

Из каждой популяции отбирают произвольно по 150 растений, производились замеры: высоты стебля, длины колоса. Выполняли подсчеты количества колосьев, колосков в колосе, семян в колосе, семян в колоске. Взвешиванием определяли массу семян с колоса, рассчитывали плотность колоса, количества семян в колоске и массу 1000 семян. Математическую обработку данных выполняли на компьютере по программе STATISTIC с определением параметров: коэффициентов парной корреляции.

Результаты и обсуждение

При лабораторной оценке (браковки) исходного селекционного материала одним из основных маркерных показателей (признаков) является крупность семян (показатель массы 1000 семян). Взаимосвязь этого маркерного признака с основными хозяйствен-

но-ценными показателями по 26 популяциям (исходным формам) приведены в таблице 1.

Таблица 1

Корреляционная зависимость массы 1000 семян с другими количественными признаками колоса по популяциям
(данные достоверны на 5 % -м уровне значимости)

Популяция	Количество семян в колосе	Количество колосков в колосе	Количество семян в колоске	Длина колоса	Плотность колоса	Масса семян с растения
1	2	3	4	5	6	7
Д- 1/05	-0,37	0,03*	-0,37	-0,28	0,11*	0,45
Д- 2/05	0,08*	0,15	0,04*	0,20	-0,12*	0,53
Д- 3/05	0,34	0,01*	0,37	0,33	-0,38	0,69
Д- 4/05	0,16	0,07*	0,16	0,20	-0,22	0,49
Д- 5/05	0,15*	0,08*	0,15*	0,23	-0,25	0,59
Д- 6/05	0,04*	-0,05*	0,06*	0,06*	-0,10*	0,45
Д- 7/05	0,05*	-0,12*	0,08*	0,14*	-0,26	0,46
Д- 8/05	0,09*	0,04*	0,09*	0,10*	-0,12*	0,56
Д- 9/05	0,02*	-0,05*	0,00*	0,08*	-0,15	0,41
Д- 10/05	0,01*	-0,05*	0,00*	0,04*	0,07*	0,47
Д- 11/05	0,15	0,18	0,09*	0,34	-0,29	0,56
Д- 12/05	-0,13*	-0,02*	-0,13*	-0,13*	-0,17*	0,49
Д- 13/05	0,15	0,03*	0,17	0,08*	-0,06*	0,55
Д- 14/05	0,03*	-0,02*	0,04*	0,07*	-0,13	0,41
Д- 15/05	0,02*	-0,02*	0,03*	0,07*	-0,13	0,51
Д- 16/05	0,20	-0,04*	0,25	0,09*	-0,17*	0,53
Д- 17/05	0,02*	0,08*	-0,01*	0,10*	-0,06*	0,38
Д- 18/05	-0,04*	-0,04*	-0,03*	-0,02*	0,08*	0,39
Д- 19/05	0,18	0,07*	0,18	0,23	-0,27	0,48
Д- 20/05	0,11*	-0,01*	0,11*	0,10*	-0,15*	0,45
Д- 21/05	0,00*	0,05*	-0,02*	0,14*	-0,13*	0,42
Д- 22/05	0,08*	-0,07*	0,10*	0,05*	-0,14*	0,48
Д- 23/05	0,04*	-0,05*	0,08*	0,16*	-0,24	0,39
Д- 24/05	0,13*	-0,05*	0,16*	0,18*	-0,28	0,46
Д- 25/05	0,07*	-0,05*	0,11*	0,04*	-0,10*	0,50
Д- 26/05	0,02*	-0,18*	0,12*	-0,10*	-0,08*	0,55

Примечание: * - данные недостоверны на 5 %- уровне значимости

Как показывает анализ данных, корреляционная связь массы 1000 семян с количеством семян в колосе у девятнадцати популяций (73%) от изучаемых ниже порога значимости достоверной взаимосвязи. У шести исходных форм (или 23%) эта зависимость была выявлена на слабом положительном уровне ($r = 0.15 \dots 0.34$).

Однако на фоне выявленной тенденции следует выделить селекционный номер 1/05, у которого коэффициент корреляции между массой 1000 семян и количеством семян в колосе оказался отрицательным и имеет среднее значение $r = -0.37$.

Масса 1000 семян у 24 селекционных номеров, что составляет 92.3 % от изучаемых, не имела достоверной корреляционной связи с показателем "количество колосков в колосе". Только у двух исходных форм Д 2/05 и Д 11/05 эта взаимосвязь находится на слабом положительном уровне, $r = 0.15$ и $r = 0.18$, соответственно. Следовательно, масса 1000 семян практически не оказывает влияние на количество колосков в колосе.

В двадцати случаях, или у 76.9 % исходных форм, корреляционная зависимость массы 1000 семян с количеством семян в колосе находится на недостоверном очень слабом, как положительном ($r = 0.04 \dots 0.16$) у 14 номеров, так и отрицательном ($r = -0.01 \dots -0.13$) уровне у 4 исходных форм. У двух селекционных номеров Д 9/05 и Д 10/05 взаимосвязь анализируемых показателей отсутствует ($r = 0.00$).

У трех исходных форм (11.5 %) коэффициент корреляции массы 1000 семян с количеством семян в колоске находился на низком положительном уровне ($r = 0.16 \dots 0.25$). У одного селекционного номера Д 3/05 анализируемая взаимосвязь между выше упомянутыми показателями имела положительное среднее значение ($r = 0.37$) и отрицательное среднее значение у номера Д 1/05 ($r = -0.37$). Аналогичный коэффициент корреляции исходного образца Д 1/05 был отмечен при анализе взаимосвязи массы 1000 семян с количеством семян в колосе.

Как и при анализе взаимосвязи показателя массы 1000 семян с количеством семян в колосе у 18 исходных форм (69.2 %), коэффициент корреляции массы 1000 семян с показателем длины колоса находится на очень слабом положительном, и в одном случае отрицательном ($r = -0.10$), но на достоверном уровне ($r = 0.04 \dots 0.18$).

У селекционного номера Д 1/05 отмечается также аномальное явление на слабом отрицательном уровне ($r = -0.28$). У шести исходных форм (23.0 %) эта взаимосвязь была выявлена на слабом достоверном положительном уровне ($r = 0.20 \dots 0.34$). Следовательно, масса 1000 семян как маркерный признак длины колоса, при отборе исходного материала не применим.

Что касается взаимосвязи массы 1000 семян с плотностью колоса, то в данном случае у четырнадцати селекционных номеров, а это составляет 53.6 % от общего числа находящихся форм в изучении, наблюдается очень слабая отрицательная и недостоверная связь. У одиннадцати номеров проявилась слабая отрицательная корреляционная связь ($r = -0.13 \dots -0.29$) между этими признаками. И только один селекционный номер Д 3/05 показал отрицательную взаимосвязь между массой 1000 семян и плотностью колоса на достоверном среднем уровне ($r = -0.38$).

Из всего изучаемого набора селекционного материала, как и было отмечено ранее при анализе взаимосвязи предыдущих показателей, у исходного образца Д 1/05 коэффициент корреляции между выше указанными показателями находился на очень слабом положительном, но не достоверном уровне ($r = 0.11$).

Как показывает анализ величины коэффициента корреляции между массой 1000 семян и массой семян с растения, то есть продуктивностью, первый показатель может быть использован как маркерный при отборе перспективного исходного материала мягкой озимой пшеницы. В шести случаях (23%) взаимосвязь между этими показателями находится на уровне $r = 0.38 \dots 0.42$, у 19 селекционных номеров анализируемая взаимосвязь находится в пределах $r = 0.45 \dots 0.59$, то есть наблюдается средняя положительная взаимосвязь. Исключением стала исходная форма Д 3/05, у которой коэффициент корреляции между этими показателями оказался высоким и составил $r = 0.69$.

Выводы

1. Коэффициенты парной корреляции между равнозначными признаками носит четко выраженную направленность, но на величину показателя оказывает влияние генотип исходного образца.

2. При лабораторной оценке исходного материала озимой пшеницы показатель массы 1000 семян (крупность) может быть использован как маркерный признак продуктивности.

Литература

1. *Жученко А.А.* Эколого-генетические основы адаптивной системы селекции растений// Селекция и семеноводство.- 1990.- №4.- С. 5-16.
2. *Кочурко В.И., Матык И.С.* Формирование урожайности озимой пшеницы//Аграрная наука.- 2005.-№5.- С. 17-18.

3. Пруцков В.Н., Куперман Ф.М., Животков Л.А. Селекция и сортовая агротехника пшеницы интенсивного типа.- М.: Колос, 1982.- 303 с.

Резюме

У статті приведені результати взаємозв'язку основних маркерних господарсько-цінних ознак при індивідуальному відборі перспективного селекційного матеріалу м'якої озимої пшениці.

В статье приведены результаты взаимосвязи основных маркерных хозяйственно-ценных признаков при индивидуальном отборе перспективного селекционного материала мягкой озимой пшеницы.

The results of inter connections of main marked - value features under individual selection of prospective selective soft weat material are examined in this article.

САКАЛО В.Д., КУРЧИЙ В.М.

Институт физиологии растений и генетики Национальной Академии наук Украины, Украина 03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17

ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА СИНТЕЗ И МЕТАБОЛИЗМ САХАРОЗЫ В КОЛЕОПТИЛЯХ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ

Засуха является одним из факторов, лимитирующих урожай сельскохозяйственных культур. Известно, что стресс водного дефицита особенно пагубно влияет на самых ранних этапах развития растений. В этот период важна роль колеоптиля, как органа, защищающегося развивающийся проросток [1]. Одной из реакций колеоптиля на водный дефицит является изменение его размеров. Взаимосвязь между длиной колеоптиля и индексом резистентности к засухе в селекции пшеницы рекомендуется для оценки засухоустойчивости и отбора генотипов по этому признаку [2]. Устойчивые линии имели большую длину колеоптиля, чем не устойчивые, водный стресс значительно уменьшал длину колеоптиля. Корреляционная зависимость между длиной колеоптиля и засухоустойчивостью была обнаружена и для популяций рекомбинантных инбредных линий риса в условиях водного стресса [3].

Среди физиологических реакций на стрессовые воздействия важная роль отводится растворимым углеводам, функционированию ферментов их синтеза и метаболизма. В синтезе сахарозы в нефотосинтезирующих тканях, таких как колеоптиль, важная роль принадлежит сахарозосинтазе (СС, К.Ф. 2.4.1.13), которая благодаря своей способности как к синтезу, так и расщеплению дисахарида, обеспечивает субстратами (УДФГ) ростовые процессы, накопление растворимых сахаров, выполняющих осмопротекторную роль. Гидролиз сахарозы инвертазой (К.Ф. 3.2.1.26) также играет важную роль при стрессах водного дефицита [4]. Вместе с тем, особенности функционирования ферментов СС и инвертазы в колеоптилях кукурузы практически не изучены.

Целью данной работы было изучение влияния стресса водного дефицита на функционирование ферментов синтеза и метаболизма сахарозы – сахарозосинтазы и инвертазы, накопление растворимых сахаров в колеоптилях двух инбредных линий кукурузы, отличающихся устойчивостью к засухе.

Материалы и методы

Объектом исследования были 9-ти суточные проростки двух инбредных линий кукурузы селекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины, характеризующиеся различной устойчивостью к стрессу водного дефицита: неустойчивая линия Л 240 и устойчивая – Л 250. Проростки выращивали в песчаной культуре при ес-

тественном свете, t 22-24°C, засуху создавали прекращением полива на 2 суток, контрольные проростки продолжали поливать водой.

Для выделения ферментов – СС и инвертазы навески колеоптилей – 1 г гомогенизировали в среде, которая содержала 0,05 М трис-НСl, рН 7,5, 1 мМ ЭДТА, 10 мМ ДТТ, 10 мМ MgCl₂. Гомогенат прожимали через капрон, центрифугировали 20 мин при 20000 g, супернатант высаливали сульфатом аммония до 70 % насыщения. Полученный после центрифугирования осадок растворяли в минимальном объеме буфера и диализовали на протяжении ночи против разбавленного в 10 раз буфера. Полученный диализат, в котором определяли содержание белков [5], использовали как источник ферментов – СС и инвертазы.

Состав инкубационной смеси (в мкмольях) в реакции расщепления сахарозы: 0,1 М цитратный буфер, рН 6,4 – 50 мкл, УДФ – 2,5, сахароза – 20, ферментный препарат – 50 мкл. Активность определяли арсеномолибдатным методом [6]. Инкубационная смесь для определения активности сахарозосинтазы в реакции синтеза сахарозы (в мкмольях): 0,2 М трис-НСl буфер, рН 7,3 – 50 мкл, УДФГ – 1, фруктоза – 3, ферментный препарат – 50 мкл (\approx 100 мкг белка). Объем смеси – 0,2 мл. Активность определяли резорциновым методом [7].

Инкубационная смесь для нейтральной инвертазы: 1/15 М К-Ф буфер, рН 7,0 – 50 мкл, сахароза – 20 мкмольей, ферментный препарат – 50 мкл; для кислой инвертазы: 1 М ацетатный буфер, рН 4,7 – 50 мкл, сахароза – 20 мкмольей, ферментный препарат – 50 мкл. Активность определяли по [6].

Для определения содержания растворимых сахаров навеску (500 мг) фиксировали и экстрагировали 80 % этанолом. Полученный после центрифугирования супернатант выпаривали, сахара растворяли в воде и использовали для определения сахарозы резорциновым методом [7], моносахаров – арсеномолибдатным [6].

В таблицах представлены средние арифметические значения 4-х опытов со стандартными отклонениями.

Результаты и обсуждение

В колеоптилях проростков кукурузы обнаружена активная сахарозосинтаза, которая в нефотосинтезирующих тканях отвечает за синтез сахарозы и ее включение в метаболизм. Сахароза, в свою очередь, за счет обратимого действия СС расщепляется с образованием уридиндифосфатглюкозы, используемой для синтеза компонентов клеточных стенок тканей колеоптиля [8]. В колеоптилях двух линий кукурузы активность фермента в реакции расщепления сахарозы в 2 раза выше синтетической направленности реакции, что связано с интенсивными ростовыми процессами. Стресс водного дефицита оказывает влияние на активность СС в реакции расщепления сахарозы. У неустойчивой к засухе линии Л 240 активируется удельная активность на 28 %, общая на – 73 %, в то время как у засухоустойчивой Л 250 активация не обнаружена. Синтез сахарозы у засухоустойчивой линии Л 240 активируется больше, чем расщепление (на 71-130 %), у засухоустойчивой – Л 250 незначительно (33-21 %) активируется только синтез сахарозы, но не расщепление. Отношение реакций синтез/расщепление у неустойчивой линии повышается с 0,56 до 0,74 во время засухи, а у засухоустойчивой Л 250 практически не меняется, так как активация СС в реакции синтеза сахарозы незначительная (табл. 1).

Таблица 1

Активность сахарозосинтазы в колеоптилях проростков кукурузы в условиях засухи

Инбредные линии	Расщепление сахарозы, мкм фруктозы		Синтез сахарозы, мкмоль сахарозы		Синтез/расщепление
	на мг белка · час	на г ткани · час	на мг белка · час	на г ткани · час	

Линия Л 240	$\frac{4,3 \pm 0,1}{100}$	$\frac{90,1 \pm 5,0}{100}$	$\frac{2,4 \pm 0,05}{100}$	$\frac{49,6 \pm 2,4}{100}$	0,56
Линия Л 240 (засуха)	$\frac{5,5 \pm 0,3}{128}$	$\frac{155,5 \pm 2,5}{173}$	$\frac{4,1 \pm 0,1}{171}$	$\frac{114,0 \pm 5,0}{230}$	0,74
Линия Л 250	$\frac{5,5 \pm 0,05}{100}$	$\frac{87,4 \pm 2,4}{100}$	$\frac{3,0 \pm 0,01}{100}$	$\frac{44,6 \pm 1,2}{100}$	0,54
Линия Л 250 (засуха)	$\frac{5,2 \pm 0,02}{95}$	$\frac{91,1 \pm 1,9}{104}$	$\frac{4,0 \pm 0,05}{133}$	$\frac{53,8 \pm 0,8}{121}$	0,59

В колеоптилях активен и фермент гидролиза сахарозы – инвертаза. Причем, активность кислой (вакуолярной) инвертазы в 2-3 раза выше активности щелочной (цитоплазматической). В условиях засухи активируется кислая инвертаза (на 56-106 %) только у неустойчивой линии Л 240, а у засухоустойчивой Л 250 активность остается на уровне контроля. Щелочная инвертаза практически не активируется в обеих линиях (табл. 2).

Таблица 2

Активность инвертазы в колеоптилях проростков кукурузы в условиях засухи

Инбредные линии	Кислая инвертаза, мкмоль фруктозы		Щелочная инвертаза, мкмоль фруктозы	
	на мг белка · час	на г ткани · час	на мг белка · час	на г ткани · час
Линия Л 240	$\frac{4,6 \pm 0,05}{100}$	$\frac{37,2 \pm 5,0}{100}$	$\frac{1,7 \pm 0,01}{100}$	$\frac{35,5 \pm 0,5}{100}$
Линия Л 240 (засуха)	$\frac{7,2 \pm 0,1}{156}$	$\frac{200,0 \pm 10,0}{206}$	$\frac{1,5 \pm 0,01}{88}$	$\frac{40,2 \pm 1,2}{113}$
Линия Л 250	$\frac{9,5 \pm 0,2}{100}$	$\frac{150,0 \pm 5,0}{100}$	$\frac{3,4 \pm 0,02}{100}$	$\frac{53,8 \pm 1,8}{100}$
Линия Л 250 (засуха)	$\frac{8,3 \pm 0,1}{87}$	$\frac{146,1 \pm 2,3}{97}$	$\frac{3,4 \pm 0,04}{100}$	$\frac{60,0 \pm 2,0}{111}$

В условиях водного дефицита в обоих генотипах кукурузы наблюдается повышение уровня сахарозы, что согласуется с активацией сахарозосинтазы в реакции синтеза сахарозы. Таким образом, в колеоптилях, защищающих прорастающий лист от повреждений, формируется система защиты от стресса водного дефицита, накапливается сахароза, которая как известно, является хорошим осмопротектором [9]. Причем, в колеоптилях важная роль в синтезе сахарозы принадлежит СС в отличие от фотосинтезирующих тканей, где ее роль незначительна, и как считают, фермент не изменяется при стрессах [10]. В то же время моносахара в небольшом количестве накапливаются только у неустойчивой линии Л 240 за счет активации СС и кислой инвертазы. По накоплению сухого вещества две линии в условиях засухи мало отличаются. Фракция легко растворимых белков у неустойчивой к засухе линии Л 240 в условиях засухи повышается в 2,5 раза, а у засухоустойчивой Л 250 увеличивается незначительно (табл. 3).

Таблица 3

Содержание растворимых углеводов в колеоптилях проростков кукурузы в условиях засухи

Инбредные линии	Сахароза, мкмоль / г сухой ткани	Моносахара, мкмоль / г сухой ткани	% сухой ткани	Белок, мг / г ткани
-----------------	----------------------------------	------------------------------------	---------------	---------------------

Линия Л 240	$\frac{126,7 \pm 3,0}{100}$	$\frac{433,6 \pm 18,0}{100}$	11,6	11,9 ± 0,1
Линия Л 240 (засуха)	$\frac{231,2 \pm 12,2}{182}$	$\frac{590,7 \pm 25,2}{136}$	12,0	28,2 ± 0,4
Линия Л 250	$\frac{236,0 \pm 3,5}{100}$	$\frac{664,0 \pm 54,3}{100}$	11,4	15,7 ± 0,2
Линия Л 250 (засуха)	$\frac{401,7 \pm 20,2}{170}$	$\frac{553,1 \pm 16,2}{83}$	12,0	17,7 ± 0,3

Таким образом, в coleoptiliaх, т.е. на самых ранних фазах развития растения стресс водного дефицита оказывает существенное влияние на активность ферментов синтеза и метаболизма сахарозы. Существуют генотипические особенности реакции двух линий с разной толерантностью к засухе в проявлении активности ферментов СС и инвертазы, в накоплении растворимых углеводов. Так, у засухоустойчивой линии Л 250 в условиях засухи повышается только содержание сахарозы на фоне незначительной активации СС в реакции синтеза сахарозы. В то же время в coleoptiliaх неустойчивой линии Л 240 активируется СС как в реакции синтеза сахарозы, так и ее расщепления, гидролиз сахарозы кислой инвертазой, увеличивается содержание сахарозы и моносахаров, легкорастворимых белков.

Литература

1. *Cosgrove D.J.* Expansive growth of plant cell walls // *Plant Physiol. and Biochem.* - 2000. - 38. - P. 109-124.
2. *Wang W., Zou Q., Yang J., Zhou X.* The dynamic characteristics of coleoptile growth under water stress in different drought resistant wheats // *Plant Physiol. Comm.* - 199. - 35, N 5. - P. 359-362.
3. *Hu Song-ping, Yang Hua, Zou Gui-Hua and et al.* Coleoptile length and drought resistance and their QTL mapping in rice // *Rice Science.* - 2007. - 14, N 1. - P. 13-20.
4. *Bianco R.L., Rieger M., Sung S.-Y.S.* Effect of drought on sorbiton and sucrose metabolism in sink and sources of peach // *Physiol. Plant.* - 2000. - 108, N 1. - P. 71-78.
5. *Lowry O.N., Rosebrough N.J., Farr A.J. and Rondall A.J.* Protein measurement with the folin phenol reagent // *J. Biol. Chem.* - 1951. - **192**, N 2. - P. 265-275.
6. *Somogyi M.* Notes on sugar determination // *J. Biol. Chem.* - 1952. - **195**, N 1. - P. 18-23.
7. *Roe J.H.* A Colorimetric method for the determination of fructose in blood and urine // *J. Biol. Chem.* - 1954. - **107**. - P. 15-22.
8. *Amor G., Haigler C.H., Wainscott M., Johnson S. et al.* A membrane-associated form of sucrose synthase and its potential role synthesis of cellulose and callose in plants // *PNAS USA.* - 1995. - **92**. - P. 9353-9357.
9. *Франко О.Л., Мело Ф.Р.* Осмопротекторы: ответ растений на осмотический стресс // *Физиология растений.* - 2000. - 47, № 1. - С. 152-159.
10. *Yang J., Zhang J., Wang Z., Zhu Q.* Activities of starch hydrolytic enzymes and sucrose - phosphate synthase in the stems of rice subjected to water stress during grain filling // *J. Exp. Bot.* - 2001. - 52, N 364. - P. 2169-2179.

Резюме

Вивчали вплив посухи на активність ферментів синтезу і метаболізму сахарози – сахарозосинтази та інвертази в coleoptiliaх двох інбредних ліній кукурудзи з різною посухостійкістю: нестійкою – Л 240 та посухостійкою – Л 250. Накопичення сахарози в coleoptiliaх цих ліній кукурудзи зв'язано з активацією сахарозисинтази в реакції синтезу сахарози, що свідчить про внесок цього ферменту в осморегуляцію в умовах посухи.

Изучали влияние засухи на активность ферментов синтеза и метаболизма сахарозы – сахарозосинтазы и инвертазы в coleoptilyах двух инбредных линий кукурузы с разной засухоустойчивостью: неустойчивой – Л 240 и засухоустойчивой – Л 250. Накопление сахарозы в coleoptilyах этих линий кукурузы связано с активацией сахарозосинтазы в реакции синтеза сахарозы, что свидетельствует о вкладе этого фермента в осморегуляцию в условиях засухи.

The activity of enzymes of synthesis and metabolism of sucrose (sucrose synthase and invertase) in the coleoptiles of two maize inbred lines of different drought resistance L 240 (non resistant) and L 250 (resistant) was studied. It is concluded that accumulation of sucrose in the coleoptiles of these lines is connected with activation of sucrose synthase in the reaction of sucrose synthesis, and this suggests about the role this enzymes into the osmoregulation during drought.

САМЧУК В.А.¹, СТЕКЛЕНЬОВ Є.П.²

¹Луганський національний університет імені Тараса Шевченка,
Україна, 91011, Луганськ, вул. Оборонна, 2, e – mail: anatomic@mail.dsip.net

²Біосферний заповідник „Асканія - Нова”
Україна, 75230, смт. Асканія – Нова, Херсонська обл.

МІНЛИВІСТЬ БУДОВИ ПОРОЖНЬОЇ КИШКИ У БІЗОНІВ І БАНТЕНГІВ ТА ЇХ ГІБРИДІВ ІЗ СВІЙСЬКИМИ БИКАМИ

Значні перетворення геному міжвидових гібридів, їх наслідки і вплив на організм тварини потребують комплексного вивчення. Окремі види, міжродові й міжвидові гібриди родів *Bos* і *Bison* мають високий поліморфізм за кількістю і розмірами гібридизаційних фрагментів ДНК [1]. Властивий жуйним шлунково-кишковий тип травлення у диких жуйних більш виразний порівняно із домашніми тваринами і формується під значним впливом якості і складу кормів вже під час переходу з молока на рослинну їжу. У тонкій кишці відбуваються процеси подальшого (після шлунка) травлення і всмоктування поживних речовин. Крім цього, тонка кишка виконує евакуаторну функцію, яка здійснюється за рахунок перистальтичних скорочень м'язової оболонки і проштовхування продуктів травлення у товсту кишку. У бантенгових гібридів із червоною степовою породою тонка кишка розвинена більше, ніж в обох вихідних видів. Це ж стосується й кількості сосочків в рубці, відносної товщини слизової оболонки в сичузі, дванадцятипалій кишки [3, 4]. Порожня кишка, її мікроструктура у бізонових і бантенгових гібридів із сірою українською породою вивчені мало.

Метою досліджень було вивчення морфометричних показників та мікроструктури порожньої кишки бізонових і бантенгових гібридів та їх вихідних форм.

Матеріали і методи

У дослідах використовували зразки порожньої кишки 34 дорослих тварин: бізонів, бантенгів, червоної степової та сірої української порід, гібридів бантенга із червоною степовою та сірою українською породами й гібридів бізона із сірою українською породою. Матеріал відбирався відразу після забою тварин у перші 30-40 хвилин. Визначали абсолютну масу (г) і довжину (см) та індекси забезпечення маси тіла в проміле (‰) й відносного розвитку порожньої кишки в процентах (%) від загальної маси і довжини кишечнику. Для гістологічного дослідження шматочки стінки органу фіксували в 10 % - му нейтральному формаліні, рідині Карнуа, заливали в целоїдин і парафін. Зрізи товщиною 6-10 мкм фарбували гематоксиліном Ерліха та ео-

зином, пікрофуксином й за Домініче-Кедровським. У бантенгів, домашньої корови та їх гібридів проводили гістохімічні реакції на лужну фосфатазу, глікопротеїни. Отримані мікропрепарати використовували для загальної гістологічної характеристики й визначення морфометричних показників [2].

Результати та обговорення

За результатами проведених досліджень встановлено, що забезпеченість маси тіла масою порожньої кишки у бізона та його гібридів була меншою порівняно з домашньою коровою, бантенгом та бантенговими гібридами (див. табл. 1).

Відносна маса порожньої кишки від загальної маси кишечника у досліджених бантенгів найменша, а у його гібридів, які отримані в схрещуваннях із червоною степовою, цей індекс перевищував показники у вихідних форм ($P < 0,05$).

Суттєвих відмінностей абсолютної і відносної довжини порожньої кишки у досліджених тварин не встановлено.

Товщина стінки порожньої кишки у бізона (1012,4 мкм) і бантенга (987,2 мкм) була меншою порівняно з показниками гібридів і сірої української породи (1416,4 мкм).

Таблиця 1

Забезпеченість маси тіла масою порожньої кишки в проміле (‰), відносна маса порожньої кишки в процентах (%) від маси кишечника, її довжина в см і відносна довжина в процентах (%) від загальної довжини кишечника у досліджених тварин

Вид, форма тварин п	Маса			Довжина	
	М, межі варіювання			М, межі варіювання	
	г	‰	%	см	%
Бізон п=3	3006,7 2110,0-4700,0	6,6 5,8-7,2	50,2 48,0-52,4	3255,0 2700,0-4025,0	69,5 67,3-72,2
Бантенг п=6	3035,0 2120,0-5050,0	7,8 4,9-13,3	48,3 39,9-56,3	3029,8 2500,0-3600,0	74,1 72,5-75,7
Червона степова порода п=6	4775,0 3800,0-6200,0	9,8 8,7-11,7	53,7 46,7-59,8	3936,7 2550,0-4750,0	76,3 72,5-79,2
Гібриди $\frac{1}{2}$ бантенга х $\frac{1}{2}$ червоної степової п=9	4516,7 3500,0-6376,0	9,1 7,2-11,4	58,9 51,3-73,3	3908,9 3290,0-4890,0	74,2 73,4-76,3
Гібриди $\frac{1}{2}$ бантенга х $\frac{1}{2}$ сірої української п=3	3373,3 3150,0-3500,0	7,7 6,6-9,0	51,6 49,2-54,0	3910,7 3210,0-4672,0	76,8 73,7-81,9
Гібриди $\frac{1}{2}$ бізона х $\frac{1}{2}$ сірої української п=4	3910,0 3040,0-4400,0	5,8 4,8-6,2	49,6 38,8-63,5	4517,5 4300,0-4780,0	72,5 70,8-73,4

Кількість ворсинок і крипт на 1 мм^2 слизової оболонки порожньої кишки у бантенга була більшою порівняно з бізоном, домашніми тваринами і бізоновими гібридами (див.табл.2).

Таблиця 2

Середні показники кількості кишечника ворсинок, крипт на 1 мм^2 , відносна товщина оболонок (%) порожньої кишки у досліджених тварин

Вид, форма тварин	п	Кількість ворсинок	Кількість крипт	Слизова оболонка	М'язова оболонка	Серозна оболонка
Бізон	3	14,6	58,6	66,8	24,3	8,9
Бантенг	5	20,1	60,5	65,9	24,0	10,1

Червона степова	6	14,3	55,9	69,2	24,5	6,3
Сіра українська	3	13,8	56,4	64,8	24,4	10,8
Гібриди $\frac{1}{2}$ бантенга х $\frac{1}{2}$ червоної степової	3	17,7	60,3	70,6	24,2	5,2
Гібриди $\frac{1}{2}$ бантенга х $\frac{1}{2}$ сірої української	3	16,8	61,8	68,2	24,4	7,4
Гібриди $\frac{1}{2}$ бізона х $\frac{1}{2}$ сірої української	4	13,6	59,2	67,6	26,2	6,2

За співвідношенням кількості ворсинок і крипт відмінності виявилися не значними. У бізона цей показник склав 1: 4,0; бантенга – 1: 3,0; червоної степової – 1:3,9; сірої української – 1:4,1; гібридів $\frac{1}{2}$ бантенга х $\frac{1}{2}$ червоної степової – 1: 3,4; гібридів $\frac{1}{2}$ бантенга х $\frac{1}{2}$ сірої української - 1: 3,7 та гібридів $\frac{1}{2}$ бізона х $\frac{1}{2}$ сірої української – 1: 4,4.

Порівняльний аналіз показників відносної товщини (%) слизової й м'язової оболонок суттєвих відмінностей у досліджених тварин не виявив, але у червоної степової спостерігалось значне варіювання відносної товщини слизової оболонки (межі 51,2 – 73,2 %).

Гістологічна будова порожньої кишки в досліджених диких бізонів і бантенгів, домашньої корови, бантенгових і бізонових гібридів мала принципову схожість. Локалізація різних типів епітеліоцитів, активність лужної фосфатази, наявність глікопротеїнів вказують на значну функціональну активність порожньої кишки у досліджених тварин. Відмінності в будові і розвитку структур порожньої кишки менші порівняно із дванадцятипалою кишкою [4]. Дикі тварини, особливо бантенг і в умовах тривалої акліматизації зберігають видові особливості товщини стінки, кількості ворсинок і крипт порівняно з домашніми формами.

Висновки

Таким чином, порожня кишка у досліджених диких бізонів, бантенгів і домашніх биків та їх гібридів, які були отримані у міжвидових і міжродових схрещуваннях, мала схожість за своєю будовою, але її кількісні показники значне варіювання, що свідчить про генотипічну неоднорідність досліджених груп тварин та вплив акліматизації на їх травний канал.

Література

1. Васильев В.А., Стекленин Е.П., Морозова Е.В., Семенова С.К. ДНК – фингер-принтинг представителей отдельных видов, межродовых и межвидовых гибридов родов *Bos* і *Bison* подсемейств *Bovidae* // Генетика, 2002, том 38, №4. – С. 515-520.
2. Давлетова Л.В., Капралова Л.Т., Термелева А.Г. морфофункциональное изучение органов пищеварения у копытных: методические рекомендации. – М.: Наука, 1986. – 60 с.
3. Самчук В.А., Стекленов Є.П. Особливості епітелію сичуга при гібридизації домашньої корови з бантенгом // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб.наук.пр. - К.: Логос, 2006. – С. – 293-297.
4. Самчук В.А., Стекленов Є.П., Скрипник Н.М. Особливості будови дванадцятипалої кишки у бізонів і бантенгів та їх гібридів із швейцарськими биками // Фактори експериментальної еволюції організмів : Зб.наук.пр. – К.: Логос, 2008. – С. – 169-172.

Резюме

Изучены особенности строения тощей кишки бизона, бантенга, домашних быков и их гибридов. Полученные результаты указывают на изменчивость ее строения у диких и домашних быков и их гибридов.

Вивчені особливості будови порожньої кишки бізонів, бантенгів і домашніх биків та їх гібридів. Отримані результати вказують на мінливість її будови у диких і домашніх биків та їхніх гібридів.

The features of structure of jejunum of bison, banteng, domestic cow and their hybrids are studied. The got results specify on changeability of its structure at wild and domestic bulls and their hybrids.

СМЫКОВ А.В, МИТРОФАНОВА О.В., ФЕДОРОВА О.С.

*Никитский ботанический сад – Национальный научный центр УААН,
Украина, 98648, AP Крым, Ялта, пгт. Никита, e-mail: fruit_culture@mail.ru*

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПОРАЖАЕМОСТЬ КУРЧАВОСТЬЮ ЛИСТЬЕВ (*TAPHRINA DEFORMANS* TUL.) СОРТОВ ПЕРСИКА РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП И ЭКОТИПОВ

Курчавость листьев (возбудитель – гриб *Taphrina deformans* Tul.), является одной из наиболее вредоносных болезней персика, так как она не только резко снижает урожай плодов, но и может вызвать полную гибель деревьев. Развитию болезни благоприятствует прохладная и дождливая погода в весенний период, когда происходит заражение листовых почек. Заболевание обнаруживается на листьях вскоре после их распускания. Деформированная листовая пластинка приобретает желтовато-зеленую или красноватую окраску, ткань утолщается, поверхность листьев покрывается восковидным налетом. Такие листья буреют, засыхают и преждевременно опадают, а побеги усыхают [4, 5].

Одной из эффективных мер борьбы с курчавостью является выведение и выращивание сортов с повышенной устойчивостью, что позволяет уменьшить затраты на опрыскивание растений химическими препаратами (фунгицидами) и фитосанитарные мероприятия, при этом значительно улучшить экологическую обстановку в агроценозах, повысить жизнеспособность и продуктивность растений.

Цель данной работы – определить степень поражаемости курчавостью листьев сортов персика в коллекционных посадках НБС-ННЦ и отобрать адаптивные сорта для включения в гибридизацию в качестве доноров устойчивости.

Объекты и методы исследований

Объектами исследования являлись сорта персика селекции и интродукции НБС-ННЦ посадки 1988-1989 гг., выращиваемые в Никитском ботаническом саду (г. Ялта). Исследования проводили в 1990-2006 гг., эпифитотийными из которых были 1995-1997, 2001, 2002, 2005, 2006 годы, по методике НБС, программе и методике сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур [2-4] на основе систематизации генофонда по эколого-географическим группам и экотипам персика.

По степени поражаемости курчавостью листьев по средним показателям за 7 лет сорта были распределены на следующие группы: очень слабое поражение на 0,5-1,4 балла (высокоустойчивые сорта), слабое поражение – 1,5-2,4 балла (устойчивые), среднее поражение – 2,5-3,4 балла (среднеустойчивые), сильное поражение – 3,5-4,4 балла (восприимчивые), очень сильное поражение – 4,5-5,0 балла (сильновосприимчивые).

Статистическую обработку данных проводили по методике Б.А. Доспехова [1].

Результаты и обсуждение

В результате изучения 386 сортов персика в группу с очень слабой степенью поражаемости был отнесен 41 сорт, что составило 10,6% от общего количества сортов. Это сорта – Абрикосовый, Ак Шефталю №1, Врегanzo, Гавазури, Гвардейский Желтый, Дружба Народов, Замшевый, Jayhaven, Королева Ольга, Кудесник, Лебедев, Назир, Новый Уро-

жайный, Орленок, Поздноцветущий №1, Рекордный, Sayhaven, Хидиставский Белый и другие.

К группе со слабой поражаемостью *Taphrina deformans* Tul. отнесено 242 сорта (62,7%): Ак Шефтало № 1, Арп, Ач Назлы, Бархатистый, Baby Gold-6, Blake, Валиант, Velvet, Гагаринский, Glohaven, Dixired, Earlyred, Желтоплодный Ранний, Заргалдак, Зердаби, Ифтихор, July Lady, Кардинал, Carson, Кодру, Comanche, Космический, Кремлевский, Лаг Санагян, Loadel, Meadow Iork, Молдова, Нарель, Океан, Остряковский Белый, Память Вавилова, Радуга, Redhaven, Самбули, Sweet Haven, Товарищ, Усгор 1, Факел, Harbelle, Chachak, Чемпион Осени, Юбилейный, Ялтинский Ранний и другие.

В группу со средней поражаемостью возбудителем курчавостью листьев отобрано 99 сортов (25,6%): Августовский, Ambergold, Восток-3, Горный Цветок, Duf Maraum, Early Redhaven, Early Coronet, Золотая Москва, Keystone, Coronet, Крымский Фейерверк, Летний Ранний, Michelini, Наслаждение, Олимпийский, Пинту, Radiance, Рот-Фронт, Селена, Springold, Транспортабельный, Фаворита Мореттини, Христиан Стевен, Чемпион Ранний, Чин-чон-луй-ли-тао, Яркий Закат и другие.

В группе с сильным поражением курчавостью листьев отмечено четыре сорта (1,4%): Златогор, Орфей, Red Queen, Harbinger.

Из 17-летних наблюдений за развитием возбудителя *Taphrina deformans* Tul. эпифитотийными годами были 1995-1997, 2001, 2002, 2005, 2006, из которых наиболее высокоую степень проявления болезни и поражаемости растений показал 1996 г.

Этот год позволил выявить из группы высокоустойчивых сортов 4 сорта: Гаяр-9, Дружба Народов, Душа Степи, Лебедев.

К группе устойчивых был отнесен 31 сорт: Валиант (2,5 балла), Вардени (2,3), Великолепный (1,8), Vinity (2,4), Глинка (1,8), Glohaven (2,4), Загляденье (2,0), Заргалдак (2,0), Золотой Юбилей (2,3), Кармин (2,3), Краса Степи (2,3), Красная Горка (2,3), Кубанский Августовский (2,5), Кумберленд (2,0), Lednicka Zluta (2,0), Luna (2,0), Молдавский Желтый (2,0), Молодежный (2,5), Назели (2,3), Оранжевый (2,5), Перекопский Крупный (2,0), Повеса (2,5), Праздничный (2,1), Приветный (2,0), Saint John (2,0), Соперник (2,3), Ставропольский (2,2), Hel Berta Giant (2,0), Юбилейный (2,0), Юность (2,5), Ялтинский Ранний (2,5).

Среднюю степень поражения в самый эпифитотийный год проявили восемь сортов: Goldrey (3,2 балла), Early Coronet (3,6), Erik Coronet (3,6), Jersey Queen (2,3), Miorita (3,3), Richhaven (3,0), Rocahontas (2,0), Сын Ветерана (3,5).

Анализируя полученные результаты, следует отметить, что большинство сортов с очень слабой поражаемостью курчавостью листьев принадлежит к северокитайской эколого-географической группе (13,7%); со слабой – к иранской группе (65,8%); со средней – в одинаковой пропорции к обеим группам (25,1 и 25,7%); с сильной степенью поражения – к северокитайской эколого-географической группе (1,6%) (рис. 1). Среди южнокитайской группы выявлен сорт Пинту, который имел среднюю степень поражаемости.

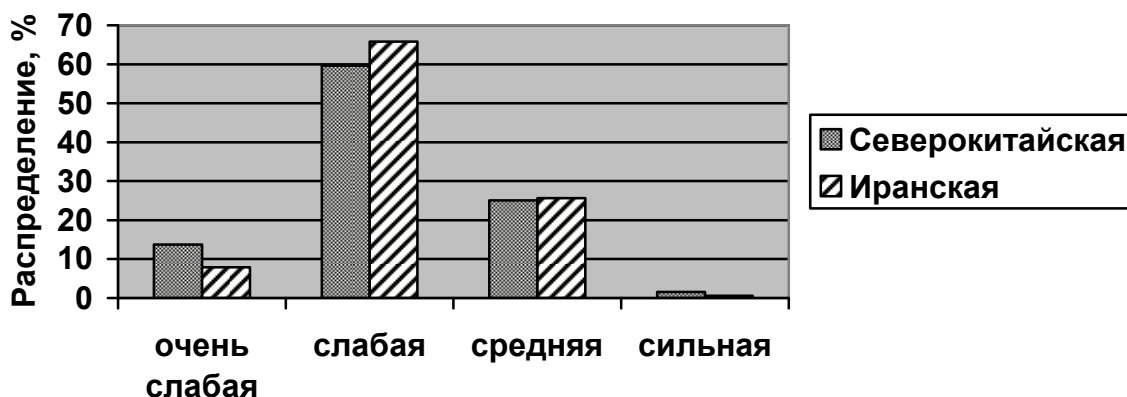
Рассматривая разные экотипы, наибольшее количество сортов с очень слабым поражением наблюдали у закавказского (27,3%) и среднеазиатского (33,3%) экотипов северокитайской эколого-географической группы; со слабой степенью – у закавказского экотипа северокитайской группы (72,7%), у европейского (69,7%) и закавказского (77,8%) экотипов иранской группы; со средней – у американского (30,0%) и китайского (33,3%) экотипов северокитайской группы; с сильным поражением – у американского экотипа (5,1%) северокитайской группы (рис. 1).

Сорта персика северокитайской и иранской эколого-географических групп по поражаемости курчавостью листьев не различались (по 2,1 балла), но дисперсия и коэффициент вариации этого признака были выше у северокитайской группы (σ^2 0,38, V 29,3%), чем у иранской (σ^2 0,23, V 22,8%).

Существенные различия по поражаемости курчавостью листьев с контрольным европейским экотипом (2,1 балла) наблюдали у американского (2,3 балла), закавказского (1,7 балла) и китайского (2,5 балла) экотипов северокитайской эколого-географической группы.

У всех экотипов иранской группы заметных различий с контролем не наблюдали. Наименьшая изменчивость признака проявилась у закавказского экотипа иранской группы (σ^2 0,13, V 17,4%), а наибольшая вариабельность – у закавказского экотипа северокитайской эколого-географической группы (V 29,5%).

Эколого-географические группы



Экотипы

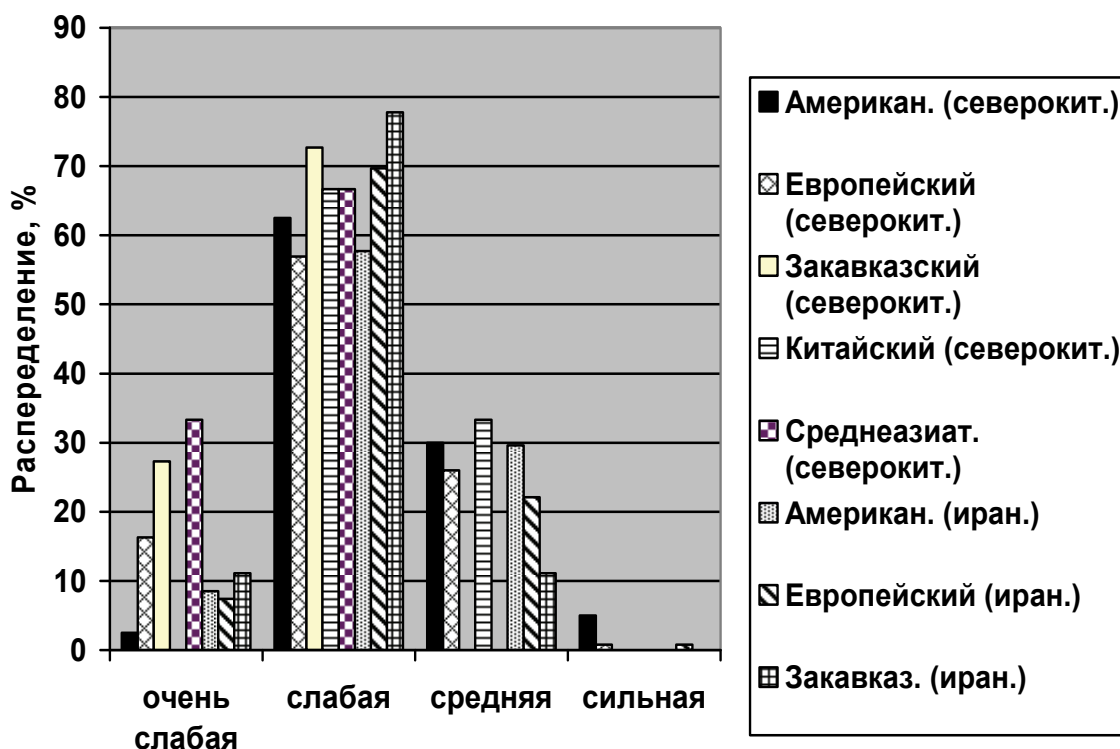


Рис. 1. Распределение эколого-географических групп и экотипов персика по степени поражения курчавостью листьев, 1990-2006 гг.

Выводы

1. Установлено, что в наиболее эпифитотийном 1996 году высокоустойчивыми оказались 4 сорта: Гаяр-9, Дружба Народов, Душа Степи, Лебедев.

2. Большинство сортов персика с очень слабой степенью поражения курчавостью листьев принадлежало к северокитайской эколого-географической группе (13,7%).

3. Наибольшее количество сортов с очень слабым поражением наблюдали у закавказского (27,3%) и среднеазиатского (33,3%) экотипов северокитайской эколого-географической группы.

4. У сортов северокитайской и иранской эколого-географических групп не выявлено различий по поражаемости курчавостью листьев (по 2,1 балла).

5. В дальнейших исследованиях выделенные сорта определенных экотипов и эколого-географических групп могут быть использованы в селекции для выведения форм и сортов персика со слабой поражаемостью курчавостью листьев.

Литература

1. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. – М., 1979. – 416 с.
2. *Митрофанов В.И., Смыков А.В.* Методика селекции на иммунитет к патогенам // Интенсификация селекции плодовых культур – Ялта, 1999. – С. 98-113.
3. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Под ред. Г.А. Лобанова. – Мичуринск, 1973. – С. 399-423.
4. *Рябов И.Н.* Сортоизучение и первичное сортоиспытание косточковых плодовых культур в Государственном Никитском ботаническом саду // Труды ВАСХНИЛ. – 1969. – Т 41. – С. 5-83.
5. *Соколова С.А., Соколов Б.В.* Персик. – Кишинев, 1987. – 326 с.

Приведены данные по устойчивости сортов персика в коллекции НБС-ННЦ к курчавости листьев и их распределение по эколого-географическим группам и экотипам в зависимости от степени проявления этого признака.

Наведено дані по стійкості сортів персика в колекції НБС-ННЦ до кучерявості листя і їх розподіл по еколого-географічним групам і екотипам залежно від ступеня прояви цієї ознаки.

The results on stability of peach varieties in collections of NBS-NSC to curliness of leaves and their distributing on ecology-geographical groups and ecotypes depending on the degree of this sign are presented.

СУПРУН И.А., ХМЕЛЬНИЧИЙ Л.М.*

Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Украина, 03022, Киев, ул А. Глушкова, 10, 19 e-mail: menfrend@rambler.ru

**Сумской Национальный аграрный университет, Украина, 40021, Сумы, ул Кирова, 160/5, 108 e-mail: [khmelnychy@rambler.ru](mailto:khmelnichy@rambler.ru)*

ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И РЕАЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА МОЛОЧНОГО СКОТА

Генетические параметры являются важным звеном селекции животных, позволяющим с высокой долей объективности определять их племенную ценность и направление работы со стадом или породой на перспективу. Самыми важными среди селекционно-генетических параметров являются фенотипическая изменчивость, корреляция между хозяйственно полезными качествами, наследуемость и повторяемость признаков. На этих показателях основывается генетическая сущность селекционной работы [1, 3, 6].

Как свидетельствует практика отрасли молочного скотоводства, увеличение продуктивности обеспечивается благодаря двум основным факторам – созданию соответствующих условий кормления и постоянному увеличению генетического потенциала определенных хозяйственно полезных качеств. Поэтому оценка генетических возможностей животных в конкретных условиях хозяйствования имеет значение и для теории и для практики улучшения молочного скота путем межпородных скрещиваний.

Материалы и методы

Результаты исследований основываются на материалах селекционно-племенного учета стада племзавода АФ Маяк, Черкасской области. Реализация генетического потенциала определялась у животных с условной наследственностью по голштинской породе в пределах от: 50,00% до 94,04% по методике Н.З. Басовского [1, 2]. Селекционно генетические параметры определяли методами математической статистики средствами программированного пакета Statistika 5.5A, в «Windows» на ПЕОМ [2].

Результаты и обсуждение

Научными исследованиями установлено, что успех селекции в значительной мере зависит от изменчивости признаков. И чем выше уровень производительности стада, тем лучше генетически потенциальные возможности отдельных животных и тем более эффективным будет ранний отбор [4]. В обследованном стаде изменчивость признаков молочной продуктивности в пределах трех генотипических групп животных и в разрезе лактаций заметно колеблется. Однако она не зависит от условной части наследственности по улучшающей породе. Установлен высокий уровень фенотипической изменчивости удоев ($C_v=22,9 - 29,8 \%$), что позволяет эффективно проводить селекционный отбор (табл. 1).

Таблица 1 . Изменчивость удоя и жирности молока коров разных генотипов

Генотип	Лактация	n	Удой, кг	Жир, %
			$C_v, \%$	$C_v, \%$
=50% за КПП *	первая	186	27,4	2,6
	третья	131	27,3	3,1
	высшая	186	23,7	3,4
= 75% за КПП	первая	177	28,7	2,7
	третья	86	22,9	3,1
	высшая	177	29,8	3,1
=>75% КПП	первая	171	28,1	3,8
	третья	86	26,5	3,7
	высшая	171	24,8	3,7

Примечание: КПП *- голштинская порода красно пестрой масти

Степень повторяемости признака также имеет достаточно важное значение для отбора, поскольку, чем она выше, тем надежнее отбор по первым оценкам, тем раньше можно определить племенную ценность животных, прогнозируя эффективность селекции [6].

В процессе исследований нами отмечен значительный уровень повторяемости между первой и наивысшей лактациями по удою и молочному жиру коров опытного стада украинской красно пестрой молочной породы во всех группах, независимо от генотипа (табл. 2).

Таблица 2. Повторяемость молочной производительности коров украинской красно-пестрой молочной породы, ($r \pm m_r$)

Порода та генотип	Ранги лактаций	n	Удой, кг	Содержание жира, %	Выход молочного жира, кг
УКПМ * (до	первая - высшая	86	$0,62 \pm 0,085$	$0,16 \pm 0,11$	$0,62 \pm 0,085$

	первая - третья	56	0,35±0,13	-0,01 ±0,14	0,38±0,13
	третья - высшая	56	0,68±0,09	0,37±0,13	0,67±0,10
УКПМ (50% по КПГ)	первая - высшая	187	0,56±0,04	0,15±0,073	0,61±0,058
	первая - третья	131	0,22±0,085	0,04±0,087	0,27±0,085
	третья - высшая	131	0,64±0,067	0,611±0,069	0,70±0,063
УКПМ (75% по КПГ)	первая - высшая	174	0,71±0,053	0,17±0,075	0,77±0,049
	первая - третья	84	-0,01±0,110	-0,09±0,11	-0,03±0,11
	третья - высшая	84	0,33±0,104	0,18±0,108	0,44±0,099
УКПМ (больше 75% по КПГ)	первая - высшая	158	0,60±0,063	0,62±0,063	0,741±0,062
	первая - третья	78	0,14±0,114	0,16±0,113	0,011±0,013
	третья - высшая	78	0,36±0,107	0,28±0,11	0,45±0,102

Примечание: УКПМ* - украинская красно пестрая молочная порода

Отсутствие в хозяйстве должного раздоя, влечет к снижению коэффициентов повторяемости между первой и третьей лактациями во всех без исключения генотипических группах животных.

Эффективность селекции в значительной мере зависит от степени и направленности взаимосвязи между селекционными признаками, поэтому изучение корреляционных закономерностей дает возможность решать вопросы селекции.

По результатам наших исследований большинство селекционных показателей взаимосвязаны. Обнаружена высокодостоверная зависимость длительности хозяйственного использования и пожизненной продуктивности с рядом хозяйственно полезных признаков (живой массой, жирномолочностью, количеством лактаций, суммой дойных дней, удоем по определенной лактации).

Например, длительность хозяйственного использования обратно пропорциональна удою по первой лактации и возрасту первотелок ($r = -0,638$; $r = -0,211$). Пожизненная продуктивность положительно коррелирует с удоем за год хозяйственного использования ($r = 0,788$), удоем третьей лактации ($r = 0,406$), высшей лактации ($r = 0,492$), суммой дойных дней ($r = 0,944$). Уменьшение сервисного периода достоверно приводит к увеличению продуктивности полученной от коровы за весь период хозяйственного использования ($r = -0,138$). Однако коровы, способные давать наивысший удой в третью лактацию имеют более продолжительный сервис- период.

Наиболее важным показателем для прогнозирования эффекта селекции по молочной продуктивности является ее наследуемость. Между коэффициентом наследуемости и особенностями селекции существует взаимосвязь. Признаки, имеющие высокие коэффициенты наследуемости и зависящие преимущественно от действия адитивных генов, почти не подлежат инбредной депрессии и не проявляют гетерозис [5]. Наследуемость является способностью к реализации соответствующего признака в фенотипе в конкретных условиях среды, что и предопределяет значительную долю изменчивости.

Наивысший показатель наследуемости по удою и количеству молочного жира ($h^2 = 0,420$ и $0,430$) рассчитанный как корреляция между матерями и дочерьми, нами отмечено по первой лактации (табл. 3). Следовательно, оценка коров-первотелок по собственной продуктивности позволяет прогнозировать их потенциал. По данным производительности установлено достоверное улучшение показателей удоя дочерей сравнительно с матерями по первой и лучшей лактации соответственно на 696 и 886 кг молока ($P < 0,001$).

Таблица 3. Наследуемость продуктивности коров украинской красно-пестрой молочной породы

Лактация	n - пар	Коэффициент наследуемости		
		удой, кг	жир, %	молочный жир,
первая (М)- первая (Д)	588	0,420±0,036	0,060±0,036	0,430±0,036
высшая (М) - первая (Д)		0,354±0,037	0,147±0,019	0,320±0,350
высшая (М) - высшая(Д)		0,328±0,035	0,800±0,017	0,310±0,031

Различные по наследственности животные по-разному реагируют на новые условия среды. Поэтому для эффективной селекции большое значение имеет оценка реализации генетического потенциала животных разного происхождения в определенных условиях хозяйствования. Под генетическим потенциалом (ГП*) продуктивности подразумевается способность животных проявлять наивысшую продуктивность при создании им оптимальных условий среды, направленных на максимальное проявление генотипа [1].

Согласно нашим исследованиям (табл. 4), теоретически рассчитанный генетический потенциал по удою имеет достаточно высокий уровень. Он составляет от 6500 кг для полукровных генотипов, до – 7822 кг для чистопородных.

Таблица 4. Генетический потенциал коров украинской красно-пестрой молочной породы разных генотипов и степень его реализации

Условный генотип	Условная кровность, %	Количество коров, гол.	ГП* по удою, кг	Фактический удой, кг	Степень реализации ГП*, %
1/2	50,00	186	6500	5544±96	85,29
9/16	56,25	24	6687	5458±259	81,62
5/8, 45/64, 81/128	62,5-70,30	138	6869	5344±120	77,80
11/16	68,75	37	7062	5530±214	78,59
3/4	75,00	174	7250	5347±120	73,75
13/16	81,25	59	7437	5304±176	71,32
7/8, 25/32, 27/32	78,13-87,50	75	7499	5709±209	76,13
15/16, 31/32, 57/64,	93,75-98,45	24	7822	6123±347	78,28

В условиях подконтрольного стада племзавода АФ "Маяк" при среднегодовых расходах кормов на уровне 60,3-63,8 ц к. ед. на корову генетический потенциал реализован на 71,32 – 85,29 %, что в фактическом выражении удоев составляет 5304 – 6123 кг молока.

Показатели реализации генетического потенциала были несколько выше у полукровных животных. Хуже всего генетический потенциал реализуется у коров с условной долей кровности от 75,00 до 81,25% по голштинской породе.

С повышением условной части наследственности голштинской породы, фактический удой существенно всего увеличился лишь у высококровных коров. Таким образом, при данных условиях хозяйства генетический потенциал по удою коров украинской красно пестрой молочной породы всех генотипов реализуется неполностью. Степень его реализации в среднем составляет около 77,8%, при этом с повышением части наследственности по голштинской породе степень реализации генетического потенциала снижается.

Выводы. При создании высокопродуктивных стад для обеспечения наиболее полной реализации генетического потенциала животных необходимо создавать соот-

ветствующие условия кормления и содержания, обеспечив прихотливость высококровных по голштинской породе животных.

Высокодостоверный уровень повторяемости между первой и наивысшей лактациями по удою и молочному жиру коров украинской красно пестрой молочной породы позволяет проводить эффективный отбор первотелок по продуктивности.

Отрицательные корреляции между сроком хозяйственного использования, удо-ем по первой лактации и длительностью сервисного периода свидетельствуют о менее продолжительном периоде использования в стаде высокопродуктивных животных.

Надежными критериями оценки племенной ценности животных стада украинской красно пестрой молочной породы являются полученные высокие показатели наследования удоев.

Литература

1. Басовский Н.З., Буркат В.П., Власов В.Й., Коваленко В. 17. Крупномасштабная селекция в животноводстве. - К.: Ассоциация «Украина», 1994.-274с.
2. Боровиков В. STATISTICA: Искусство анализа данных на компьютере для профессионалов. - С-Пб: Питер, 2001. - 656 с.
3. Глазко В.И. Генетические основы породообразования // Новое в породообразовательном процессе. Материалы конференции 25-26 февраля 1993 года/ Институт разведения и генетики животных. - Киев, 1993. – С. 88-89.
4. Дмитриев Н.Г., Басовский Н.З., Бойков Ю.В. Селекционно-генетические основы повышения производства молока//Сельскохозяйственная биология. - 983.-С.97-104.
5. Завертяев Б.П. Сравнительная оценка разных методов определения коэффициента наследуемости количественных признаков у молочного скота // Генетика. - 1973. - Т. 9. - № 3. - С. 46-52.
6. Петренко І.П., Зубець М.В., Вінничук Д.Т., Петренко А.П. Генетико-популяційні процеси при розведенні тварин. -. К.: Аграрна Наука, 1997. -470с.

Резюме

Изучено степень изменчивости генетических параметров основных хозяйственно полезных признаков коров украинской красно-пестрой молочной породы и уровень реализации их генетического потенциала.

Вивчено ступінь мінливості генетичних параметрів основних господарськи корисних ознак корів української червоно-рябої молочної породи та рівень реалізації їх генетичного потенціалу.

It is investigated a degree of the main economic traits genetic parameters variability of Ukrainian Red and White milk breed cows and the level of their genetic potential realization.

СЫТНИК И.Д.

*Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины
Україна, 03041, Київ, вул. Героїв Оборони, 13, igorsitnik@bigmir.net*

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ В СЕ- ЛЕКЦИИ РАПСА

Самонесовместимость присуща многим видам семейства Brassicaceae, включая и большую группу культурных растений. У цветковых растений имеется три главных типа систем самонесовместимости: гетероморфная, гаметофитная, и спорофитная. Два последних типа вместе составляют гомоморфную систему. Наибольшее распространение в природе получила гаметофитная несовместимость [1]. Это однолокусная мультиаллельная система характеризующаяся независимым действием и полной экспрессивностью S- аллелей в пыльце и столбике. Несовместимость возникает во всех тех

случаях, когда аллель пыльцы присутствует не только при самоопылении, но и вообще при любом одинаковом S – аллельном строении пестика и пыльцы.

Роду *Brassica* к которому относится и *Brassica napus* L. присущ спорофитный контроль самонесовместимости, контролируемый одним локусом с серией множественных аллелей, при котором реакция пыльцы зависит не от конституции гаметофита, а от диплоидного генотипа растения, продуцирующего пыльцу. У видов со спорофитным контролем самонесовместимости наблюдается как самостоятельное действие S- аллелей так и доминантное взаимодействие между ними. Межаллельное взаимодействие имеет место как в пыльце, так и в столбике. Поэтому фенотипическая активность генов несовместимости при спорофитной автонесовместимости является премейотической в отличие от послемейотической при гаметофитной несовместимости. При спорофитной системе наблюдается не только более раннее проявление S- генов, но и благодаря межаллельному взаимодействию более экономичное обеспечение аутбридинга с меньшей степенью перекрестной несовместимости [2]. Кроме того, при этой системе предотвращение инбридинга осуществляется не столь строго, как при гаметофитной несовместимости [3,4]

Спорофитный контроль за поведением пыльцы характерен и для видов с гетероморфной несовместимостью. Гетроморфизм встречается реже каждой из остальных систем несовместимости [5]. Так дистилия присуща 122 родам [5], а тристилия – только девяти. Несовместимость здесь возникает как при самоопылении, так и при опылении в пределах своей морфологической формы (иллегитимное опыление) а опыления между разными формами (легитимное) оказываются совместимыми.

S- гены считаются одними из древнейших генов на Земле [6,2,7], которые содействуют аутбридингу, генетической рекомбинации, и играют ведущую роль в успешной эволюции покрытосеменных растений [1,2,7]. Гаметофитная система эволюционно старше спорофитной, т.е. она представляет собой самый примитивный тип несовместимости. Поэтому дальнейшее развитие несовместимости от гаметофитной к гомоморфной спорофитной происходило, видимо, за счет сдвига во времени действия S- гена в сторону его более ранней активности. [8,9,6,10,11]. Гетеростилию следует рассматривать как производную более древней гомостильной, возникшей в результате рекомбинаций в локусе S. Следовательно гетероморфная спорофитная несовместимость представляет собой деградацию гомоморфной спорофитной системы и является результатом перехода от мультиаллелизма к диаллелизму. Вид *Brassica napus* L. представляет собой интересный объект для изучения самонесовместимости, так как сочетает в себе два уровня: гетероморфную спорофитную самонесовместимость SI с полной самосовместимостью SC.

Причину этого следует искать, по видимому, в аллополиплоидном происхождении некоторых видов *Brassica*. Так амфидиплоиды – горчица сарепская *Br. juncea* ($2n=36$), рапс *Br. napus* L. ($2n=38$) и горчица абиссинская *B. carinata* ($2n=34$) – автофертильны в той или иной мере, в то время как горчица черная *Br. nigra* ($2n=16$), сурепица *Br. campestris* L. ($2n=20$) и капуста *Br. oleracea* ($2n=18$) – от сочетания геномов которых произошли указанные аллополиплоидные виды, автостерильны [12,13]. Таким образом, очевидно влияние полиплоидии на автофертильность видов со спорофитной системой несовместимости. Следовательно можно сказать, что аллополиплоидия является достаточно мощным средством устранения автостерильности у видов с спорофитной системой несовместимости. Вероятно, по мере увеличения ploидности видов, в пределах родов повышается их самосовместимость. Возможно, что в процессе возникновения и развития самосовместимости в результате последовательного мутационного изменения гена самонесовместимости в направлении $S_i \rightarrow S_f \rightarrow S_c$, серия множественных аллелей, свойственная исходному состоянию S гена (S_i) в общем сохраняется для S_f –гена и в меньшей степени для S_c – гена. А при большом полиплоидном ряде растений у них может возникать уже апомиксис [12].

Вероятно, что наибольшее распространение полиплоидия нашла в неблагоприятных условиях существования, где возникновение самосовместимости и апомиксиса способствовало в первую очередь их широкому расселению в суровых природных условиях, т.е. наиболее продвинутое в эволюционном отношении. S – локус, определяет не только самонесовместимость, но и самонесовместимость между разными популяциями и видами, так как в S – геном комплексе существуют две формы специфичностей – первичная и вторичная, контролирующая соответственно межвидовую и внутривидовую несовместимость. По мнению Пандея [13] первичная (межвидовая) специфичность сформировалась в период эволюции голосеменных, а вторичная (внутривидовая) возникла в ранний период эволюции покрытосеменных.

Таким образом, процесс эволюции локуса S (несовместимости) шел от типичных самонесовместимых видов SI к автофертильным видам SF (с частичной самосовместимостью) к полностью совместимым видам SC, наиболее молодым в филогенетическом отношении, одним из которых и является *Brassica napus* L. Поэтому, наверное, в популяциях рапса еще до сих пор уживаются аллели автостерильности Si, автофертильности Sf и самосовместимости Sc, то есть все три уровня самонесовместимости.

Материалы и методы

Основными объектами исследований служили сорта ярового и озимого рапса, гибридные популяции, гибриды F₁. Изучено на совместимость, более двухсот сортов ярового и озимого рапса. По индексу самосовместимости (число завязавшихся стручков плодов с семенами на число самоопыленных цветков), были выделены пять сортов ярового и озимого рапса, а также две гибридные комбинации. Среди них были отобраны растения SI (кт и дт формы), SF. Изучение наследования КТ (короткая тычинка) и ДТ (длинная тычинка) формы проводили, анализируя потомства от реципрокных скрещиваний КТ и ДТ форм, а также SI_{КТ}, SI_{ДТ} с самосовместимыми растениями SC. Кроме того все исследованные формы были проверены на автостерильность.

Выделенные КТ и ДТ линии а также SC линии сортов рапса были проверены на ОКС и СКС. Линии получали как путем опыления в пределах своей морфологической группы, а также и методом неоплодотворенных семязачатков.

Результаты исследований

Анализ коллекции сортов ярового и озимого рапса, селекционных образцов на самосовместимость (1999-2002 года) показал высокую дифференциацию сортов по этому признаку (от 81,3% до 99,4%). Исследования также показали полное отсутствие автостерильных растений у ряда сортообразцов. У этих сортов встречались растения с неполной стерильностью (CF). Следующим этапом было изучение отобранных сортов и селекционных образцов с наибольшей самонесовместимостью и наличием в популяции полностью автостерильных растений CI. Исследование популяций растений, отобранных сортов, показало дифференциацию растений на 3 типа: SI_(КТ, ДТ), SF, SC. Автостерильными были растения коротко- и долготычиночные, часть растений была автофертильная (SF), остальные полностью самосовместимы. Морфологических различий между SF и SC формами практически не наблюдалось (пыльники и рыльца располагались на одном уровне). Таким образом, сортовые популяции растений частично состоят из гетеростильных форм (дистилия), которые различаются по относительному расположению пыльников и рылец. Длиннопестичность (в нашем случае это короткотычинковые формы КТ), контролируется рецессивным аллелем s, а носителем доминантного S являются короткостолбчатые (длиннотычинковые ДТ). Результаты реципрокных скрещиваний между КТ и ДТ формами показали (опыление в пределах одного типа цветка фактически не происходит) что популяции КТ и ДТ форм будут находится в равном количестве Ss и ss генотипы.

Скрещивания между SI_{КТ} и SC, SI_{ДТ} и SC выявили что при прямых скрещиваниях SI_{КТ} x SC и SI_{ДТ} x SC все гибриды F₁, были SI, а при обратных скрещиваниях наблю-

далось промежуточное наследование (образовались растения CF). Параллельно с этим нами изучалась КС линий, выделенных из отобранных нами сортов.

Таблица 1.

Комбинации скрещивания ($\otimes SI_{КТ}$; $\otimes SI_{ДТ}$)	Наиболее вероятные S-геноотипы гибридов	Наблюдаемый эффект
$SI_{КТ} \times SI_{ДТ}$ $SI_{ДТ} \times SI_{КТ}$	$Si_{ДТ}Si_{КТ}$; $Si_{КТ}Si_{КТ}$ (Ss и ss) $Si_{ДТ}Si_{КТ}$; $Si_{КТ}Si_{КТ}$ (Ss и ss)	Самонесовместимые КТ и ДТ формы
$SI_{КТ} \times SF$ $SI_{ДТ} \times SF$	$Si_{(КТ)}Sf$ $Si_{(ДТ)}Sf$	проявление СН
$SF \times SI_{КТ}$	$Si_{(КТ)}Sf$	ослабление автофертильности
$SF \times SI_{ДТ}$	$Si_{(ДТ)}Sf$	частичная автофертильность
$SI_{КТ} \times SC$ $SI_{ДТ} \times SC$	$Si_{(КТ)}Sc$ $Si_{(ДТ)}Sc$	проявление СН
$SC \times SI_{КТ}$ $SC \times SI_{ДТ}$	$Si_{(КТ)}Sc$ $Si_{(ДТ)}Sc$	ослабление СС автофертильность

Весь рассмотренный фактический материал указывает на то, что аллели самонесовместимости SI (табл.1) по своей функциональной активности превосходят аллели самосовместимости SF и SC, особенно это четко проявляется, когда в качестве материнского родителя выступает автостерильная форма.

Несовместимость сохраняется как при самоопылении КТ и ДТ форм (ничтожно малое, при не очень крайних выражениях гетеростилии), так и при опылении в пределах своей морфологической формы (иллегитимное опыление). Самонесовместимость при внутрiformном опылении проявляется несколько слабее, чем при инцухте, что очень важно при необходимости дальнейшего размножения этих автостерильных форм и ведении семеноводства. Более того иллегитимное скрещивание не приводит к депрессии потомства [14]. В результате проведенной работы, нами были найдены формы рапса SC, которые при скрещивании с SI давали самофертильное потомство.

Согласно исследованиям многих авторов, спорофитная несовместимость контролируется одним многоаллельным геном [15] (при гетеростилии одним локусом и двумя аллелями) [16,17]. Межаллельные взаимоотношения в спорофитной системе очень сложны и поэтому выявление характера взаимодействия в пыльце и пестике связаны с большими трудностями. Некоторые авторы допускали возможность действия второго комплементарного гена [18].

Молекулярная характеристика S-локуса у самонесовместимых линий *Vr. parus* показала, что на отдельной хромосоме имеется два тесно сцепленных гена, кодирующих S-локус гликопротеина (SLG) и S-локус рецепторной киназы (SRK). Они проявляются для включения компонента пестика при реакции СН. Предполагается, что SLG и SRK распознают неизвестный компонент у несовместимой пыльцы, и ген, кодирующий этот компонент пыльцы, должен быть так же связан с генами SLG и SRK. При дальнейшем изучении данного участка хромосомы были выявлены 2 дополнительных локуса S – генов (SLL₁ SLL₂). Ген SLL₁ является S-локус специфичным, в то время как SLL₂ находится не только в S-локусе, но также представлен в других частях генома в СС и СН линиях рапса. Экспрессия гена SLL₁ обнаружена только в пыльниках растений с СН и эволюционно регулируется в процессе развития пыльников. Очевидно, данный ген может существенно влиять на уровень самонесовместимости, т.е. усиливать или ослаблять действие основных S-аллелей [19].

Проведенные нами исследования подтверждают, что СН может быть источником получения форм, обеспечивающих высокую полноту перекрестного опыления рапса.

Таким образом, гетерозисная селекция рапса на основе самонесовместимости включает следующие этапы:

1. Предварительная проверка исходного материала на ОКС.
2. Создание самоопыленных линий $SI_{КТ}$, $SI_{ДТ}$, SC , а также линий SC восстанавливающих фертильность.

Линии $SI_{КТ}$ и $SI_{ДТ}$ получали с помощью опыления в пределах своих форм, одной семьи (незначительный коэффициент размножения), опыления аналогами (SC) линий $SI_{КТ}$ и $SI_{ДТ}$ (высокий коэффициент размножения) с последующим негативным отбором на материнских посевах растений без четкого выявления признака.

Линии SC – путем самоопыления (под изоляторами), а SC -восстановители – путем насыщающих скрещиваний.

3. Для ускорения создания самоопыленных линий использовали метод неоплодотворенных семязачатков
4. Оценка линий по комбинационной способности.
5. Получение экспериментальных гибридов
6. Для выявления высокогетерозисных гибридов проводится скрещивание между лучшими по ОКС линиями.

На основании проведенной работы было разработано несколько вариантов наиболее простых схем гибридного семеноводства рапса:

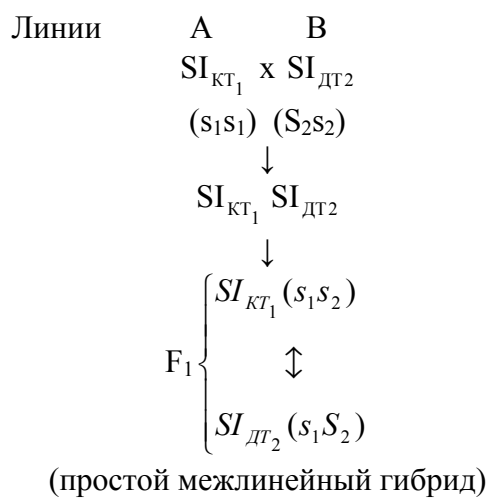


Схема 1

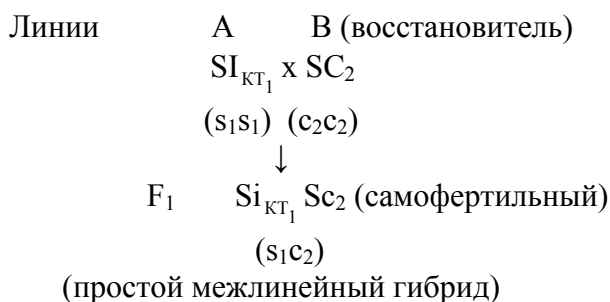
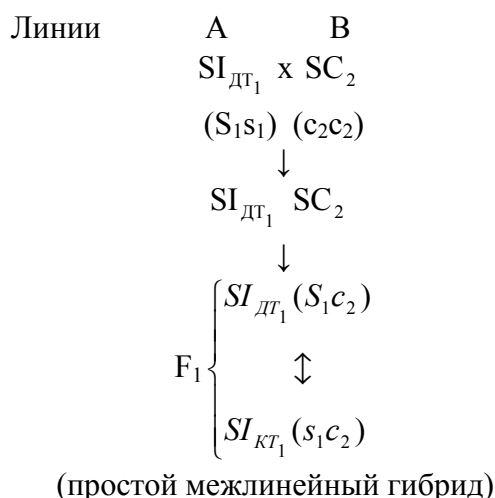


Схема 2

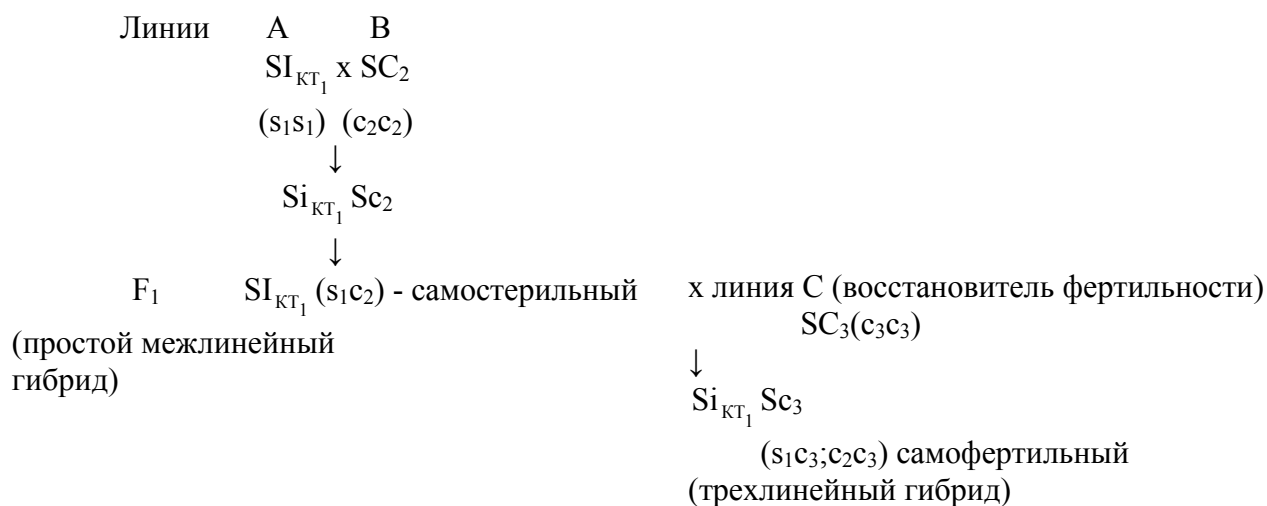


Схема 3

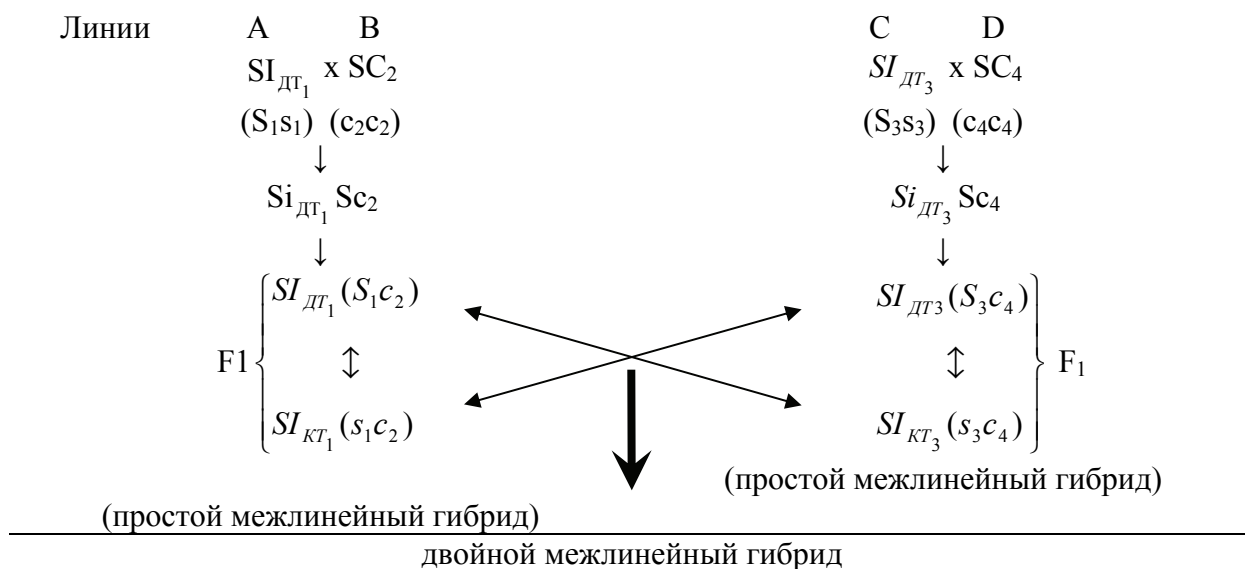


Схема 4

Выводы

Спорофитная система самонесовместимости *Vg. parvus* настолько сложна и еще слабо изучена, что принесет со временем еще много сюрпризов и неожиданностей. Рассмотренные выше схемы будут постоянно нуждаться в дальнейшей их модификации, так как это только начало сложного и интересного направления в гетерозисной селекции рапса.

Литература

1. Брюбейкер Дж. Л. Сельскохозяйственная генетика. М.: Колос, 1966. 224 с.
2. Lundqvist A. Proc. Roy. Soc. B. 1975. V. 188. P. 235.
3. Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. М.: Колос, 1968. 448 с.
4. Charlesworth D. Heredity. 1988. V. 60. P. 445.
5. Vuilleumier B. S. Evolution. 1967. V. 21. P. 210.
6. Crowe L. Heredity. 1964. V. 19. P. 435.

7. *Whitehouse H. L. K.*- Ann. Bot. 1950. V. 14. № 54. P. 198.
8. *Arasu N. T.*- Genetica. 1968. V. 39. № 1. P. 1.
9. *Brewbaker J. L.* Indian J. Genet. and Plant Breed. 1959 V 19 № 2 P 121
10. *Nettancourt D. de.* Genet. agraria. 1972. V. 26. Л. 1-2. P. 163.
11. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи.- Л.- Колос.- 1971. – 752с.
12. Рудь В.Д., Лутков А.Н. Некоторые итоги и перспективы использования полиплоидии в селекции Brassica и Raphanus.- Полиплоидия и селекция.- Минск.- Наука и техника.- 1972.- с. 298-307
13. *Pandey K. Я.* Genetica. 1969. V. 40. P. 447.
14. *Палилов А. И.* Многократный гетерозис. Минск: Наука и техника, 1976. 160 с
15. *Френкель Р., Галун Э.* Механизмы опыления, размножение и селекция растений. М.: Колос, 1982. 384 с.
16. *Соснихина С. П.* Успехи современной генетики. Т. 5. М.: Наука, 1974. С. 210.
17. *Mather K.* Nature. 1940. V. 145. P. 484.
18. *Zubery M. J., Zubery S., Lewis D.* Heredity. 1981. V. 46. P. 175.
19. *Yu Kangfu, Schafer Ulrike, Glavin Tracy L.* Molecular characterization of the s solution in two self. – incompatible Brassica napus lines.- Plant cell. – 1996.- 8.- №12.- с. 2369-2380.

Резюме

Работа посвящена обоснованию перспективности использования явления самонесовместимости для гетерозисной селекции рапса. Разработаны схемы гибридного семеноводства рапса без ручной кастрации цветков на основании гетеростилии.

Робота присвячена обґрунтуванню перспективності використання явища самонесумісності для гетерозисної селекції ріпаку. Розроблені схеми гібридного насінництва ріпаку без ручної кастрації квіток на основі гетеростилії.

This paper is devoted to the substantiation of the promising use of self-compatibility for heterosis breeding rape. The scheme of hybrid seed growing of rape without manual castration flowers under heterostilia was created.

ТАЛЫБОВ Т.Г., БАГИРОВ О.Р.

*Институт Биоресурсов Нахчыванского отделения НАН Азербайджана
Азербайджан, AZ 7000, Нахчыванской АР, г.Нахчыван, ул.Бабека 10,
e-mail: t_talibov@mail.ru*

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМ ЧЕРЕШНИ И ВИШНИ ПО ВЕЛИЧИНЕ УРОЖАЯ ПЛОДОВ

Плоды черешни и вишни в Азербайджане высоко ценятся благодаря своим вкусовым, лечебным и диетическим свойствам. В республике эта культура наиболее широкое распространение имеет в Нахчыванской АР, где сосредоточен аборигенный сортимент ее. Народные специалисты по селекции получили из существующих в регионе дикорастущих видов методом простого отбора и, постоянно совершенствуя их, вывели новые полезные сорта. Кроме этого, многие сорта вишни и черешни ввозились сюда из различных регионов и возделывались, некоторые адаптировались и нашли здесь свою вторую родину. На территории Автономной Республики в диком состоянии выявлено нижеследующие видов:

Fam.: Rosaceae - Розоцветные

1. Genus: Cerasus Mill. - Вишня

- 1(1) *C. araxina* Pojark. – В. араксинская
- 2(2)**C. austera* (L.) Borkh. – В. кислая
- 3(3) *C. avium* (L.) Moench – В. птичья, черешня
- 4(4) *C. incana* (Pall.) Spach – В. седая
- 5(5) *C. microcarpa* (C.A.Mey.) Boiss. – В. мелкоплодная
- 6(6)**C. vulgaris* Mill. – В. обыкновенная
 2. Genus: *Padellus* Vass. – Вишня антипка (Магалебка)
- 7(1) *P. mahaleb* (L.) Vass. [*Cerasus mahaleb* (L.) Mill.] – Вишня магалебка
 3. Genus: *Padus* Mill. - Черемуха
- 8(1) *P. avium* Mill. – Черемуха обыкновенная

Из этих видов на территории Автономной Республики наиболее широко распространенным культурным видом является вид *Cerasus vulgaris* Mill. – Обыкновенная вишня. Остальные виды распространены на небольших территориях в лесокустарниковых полосах. В целом, культуры вишни и черешни в различные время отбирались и выращивались народными специалистами по селекции согласно области применения, в первую очередь для употребления в пищу в свежем виде, а также с их высокой урожайностью и устойчивостью к засухе, морозам, болезням и вредителям.

С древних времен черешни и вишни здесь размножали главным образом семенами, что способствовало возникновению большого генотипического разнообразия, из которого были получены ценные сорта и формы народной селекции и возникли клоны основных сортоотипов. Возникновению здесь оригинального и богатого разнообразия способствовали также специфические экологические условия вертикальной зональности, которое распространено на высоте от 600 до 2100 м над уровнем моря.

Интересные сведения об истории плодоводства в нашем регионе мы встречаем в трудах исследователей А.Роллова (9), И.Резникова (8) и С.Шакая (12) путешествовавших по территории Нахчыванского края в начале прошлого века. В статье А.Роллова представлено большинство плодовых сортов, распространенных в Нахчыванском крае, и их биоэкологические характеристики, впервые отмечены помологические особенности сортов и даны их схематические изображения. В исследованиях садоводства Азербайджана, в том числе и Нахчыванской области, проводимых А.Резниковым, в регионе отмечено широкое распространение косточковых культур, в особенности черешни и вишни, а также указывается, что в составе возделываемых плодовых культур удельный вес черешни составлял 5,6 %, а вишни – 6,9 %.

Из материалов проведенных нами в 2005 - 2008 годах, а также из литературных источников (1, 2, 7, 11) становится ясно, что на территории Нахчыванской АР народными селекционерами созданы десятки местных сортов. Однако, до сегодняшнего дня местные сорта черешни и вишни, не были подробно изучены ни одним исследователем. В работе использовались методические пособия: «Методика учетов и наблюдений в опытах с плодовыми и ягодными культурами» (5, с. 25-26), «Методические рекомендации по производственному сортоиспытанию косточковых плодовых культур» (6, с. 11-18), «Учеты, наблюдения, анализы, обработка данных в опытах с плодовыми и ягодными растениями» (13, с. 16-34), З.М.Гасанов «Пловодство (лабораторный практикум)» (3, с. 199 -205), а также каталог «Сорта районированных сельскохозяйственных растений по Азербайджанской ССР» (10, с. 89-93), «Каталог коллекции сортов черешни и вишни Государственного Никитского ботанического сада.»(4, с. 4), специальные формы, составленные Т.Г.Талыбовым для «Помологического описания плодовых культур».

На территории Нахчыванской АР нами выявлены 26 сортов (9 интродуцирован) и 35 форм черешня, а также 12 сорт (4 интродуцирован) и 10 форм вишни. Изучено биоморфологические и помологические характеристики выявленных новых перспективных сортов и форм.

В Нахчыванской АР плодоношение черешни и вишни практически регулярное, на что указывают стационарные наблюдения и производственные данные. В то же время в период цветения в редкие годы в разных зонах наблюдаются поздневесенние заморозки, приводящие к гибели части цветов. Остающиеся же неповрежденными цветки обеспечивают определенную величину урожая. В нашем опыте урожай плодов с дерева у выявленных форм черешни по годам значительно колебался – от 12,6 до 52,3 кг, а вишни 9,6 до 52,3 кг.

У изученных раннеспелых форм черешни и вишни средней урожай плодов с дерева составил 29,5 – 35,0 кг, у среднеспелых - 29,5 – 40,5 кг и у поздних 21,9 – 31,2 кг. По сумме урожая плодов с дерева за 4 года лучшими оказались из раннеспелых форм вишни Булган -2 (158,6 кг), черешни Котам -1 (142,6 кг), из среднеспелых черешни Башкент -3 (162, 6 кг), вишни Котам -2 (155,2 кг), поздних черешни Кюкю -1 (149,6 кг).

Известно, что без учета основного отклонения и степени варьирования нельзя составить полной характеристики варьирующего количественного признака, в данном случае урожая плодов с дерева. Изучение варьирования признаков основывается на гипотезе о том, что именно она определяет гомеостаз, т.е. общую и специфическую приспособленность той иной формы. Чем меньше наследственно обусловлен признак, тем больше будет варьирование. Малый показатель варьирования указывает на большую приспособленность форм, т.е. такие формы обладают широким гомеостазом. Такие формы в разнообразных почвенно-климатических условиях не претерпевают больших изменений в проявлении признаков. Большой показатель варьирования свидетельствует о специфической приспособленности формы. Такие формы претерпевают сильные изменения в зависимости от условий варьирования. Для неконтролируемых условий выращивания необходимы формы с большей приспособленностью к условиям произрастания (со стабильными признаками), для контролируемых условий – со специфической приспособленностью (отзывчивые к условиям произрастания).

Для того чтобы характеризовать степень изменчивости урожая плодов с дерева, и выявить формы черешни и вишни, с широким гомеостазом нами было проведено определение коэффициентов экологической изменчивости этого признака в зависимости от условий выращивания (разные годы). Экологической коэффициент изменчивости урожая плодов у изучаемых форм черешни и вишни составил 17 – 66,8 %.

Литература

1. *Абдинов А.И., Талыбов Т.Г., Амрахов Х.М.* Нахчыванская вишня / Плодоводство в Нахчыване: исторический опыт, существующее положение и современные проблемы. Материалы научно-практической конференции, Баку: Издательство БГУ, 1991, с. 23-24.
2. *Алиев Д.М.* Частное плодоводство. Кировабад: АСХИ, 1974, 148 с.
3. *Гасанов З.М.* Плодоводство (Лабораторный практикум). Баку: Знание, 1997, 237 с.
4. Каталог коллекции сортов черешни и вишни Государственного Никитского ботанического сада. Под ред. Смыкова В.К. Ялта: ГНБС, 1980, 40 с.
5. Методика учетов и наблюдений в опытах с плодовыми и ягодными культурами. Ред. О.М.Кирик. Киев: Гортипография, 1987, 68 с.
6. Методические рекомендации по производственному сортоиспытанию косточковых плодовых культур. Ялта: Государственный Никитский ботанический сад, 1984, 38 с.
7. *Раджабли А.Д.* Плодовые культуры Азербайджана. Баку: Азернешр, 1966, 248 с.
8. *Резников И.И.* Обзор 1926-27 сельско-хозяйственного года. Азербайджан, 1928, с. 82-91
9. *Роллов А.Х.* Очерк плодоводства Ериванской губернии. Сборник сведений по плодоводству в Закавказском крае. Выпуск II. Тифлис, 1899, с. 58-77

10. Сорты районированных сельскохозяйственных растений по Азербайджанской ССР. (Каталог). Баку: Издательство Министерства Сельского Хозяйства Азербайджанской ССР, 1978, 121 с.
11. Тагиев Т.М. Морфо-биологические свойства ценных плодовых сортов Нахчыванской МССР // Научные труды Нахчыванской Комплексной Опытной Станции, IV выпуск. Баку: Коммунист, 1969, с. 33-48.
12. Шакай С. Плодоводство в Азербайджане // Сад и Огород, № 2. Москва: Московского земельного отдела, 1928, с. 5-12
13. Учеты, наблюдения, анализы, обработка данных в опытах с плодовыми и ягодными растениями: Методические рекомендации. / Под ред. Г.К.Карпенчука и А.В.Мельника. Умань: Уман. с.-х. ин-т. 1987, 115 с.

Cherry and sour cherry cultivating was widely spread in Nakhchivan AR where centralized its aboriginal assortment. In the territory determined 26 sorts (9 introduced) and 35 forms of cherry, also 12 sorts (4 introduced) and 10 forms of sour cherry. Biomorphological and pomological characteristics of determined new prosperous sorts and forms have been learnt. Average fruit crop taken from observed fast-ripening trees were 29,5-35,0 kg, from mid-ripening trees were 29,5-40,5 kg and from late-ripening trees were 21,9-31,2 kg. For the past 4 years according to amount of fruit crop from fast-ripening forms of cherry Kotam-1 (142,6 kg) and sour cherry Bulgan-1 (158,6 kg); from mid-ripening forms of cherry Bashkant-3 (162,6 kg) and sour cherry Kotam-2 (155,2 kg); from late-ripening forms of cherry Kuku-1 (149,6 kg) were the best ones.

Ecological coefficient of variation of the fruit crop taken from observed forms of cherry and sour cherry was between 17-66,8 %

УРБАНОВИЧ О.Ю.¹, ХАЦКЕВИЧ А.А.¹, КОЗЛОВСКАЯ З.А.², КАРТЕЛЬ Н.А.¹

¹ГНУ "Институт генетики и цитологии НАН Беларуси"

Республика Беларусь, 220072 г. Минск, Академическая, 27, e-mail:

O.Urbanovich@igc.bas-net.by

²РУП "Институт плодоводства"

Республика Беларусь, 223013, Минская обл., Минский р-н, пос. Самохваловичи, ул. Ковалева, 2, e-mail: zoya-kozlovskaya@tut.by

РАСПРОСТРАНЕНИЕ *Sd*-ЛОКУСА УСТОЙЧИВОСТИ К КРАСНОГАЛЛОВОЙ ЯБЛОННОЙ ТЛЕ СРЕДИ СОРТОВ ЯБЛОНИ.

Красногалловая яблонная тля (*Dysaphis devecta* Walk) наносит значительный урон урожаю яблони. Она повреждает молодые и взрослые деревья. Листья деревьев искривляются, на них образуются видимые красные галлы. Больные растения не могут в полной мере реализовать свой потенциал урожайности и ослабленными встречают зимний период. Для борьбы с тлей применяют обработку садов инсектицидами, что приводит к загрязнению окружающей среды. Наиболее экологически безопасными являются методы, направленные на создание сортов яблони, обладающих естественной устойчивостью к насекомым.

Устойчивость к красногалловой яблонной тле впервые была описана Дикером (1954) [1]. Позже Алстон и Бриг показали, что она контролируется одним геном или локусом [2]. Затем были выделены биотипы тли и обозначены гены, определяющие устойчивость к этим биотипам [3]. Ген устойчивости к биотипам 1 и 2 из сорта Cox's Orang Pippin был обозначен символом *Sd1*. Ген из сорта Northern Spy, обеспечивающий устойчивость только к биотипу 1, был обозначен символом *Sd2*.

Обнаружение генов, обеспечивающих устойчивость к красногалловой яблонной тле, открыло перспективы для направленной селекции сортов яблони по этому признаку. В осуществлении задачи по созданию устойчивых к тле сортов яблони большое значение имеет привлечение в селекционный процесс молекулярных методов. Они позволяют идентифицировать на молекулярном уровне гены устойчивости к насекомым и целенаправленно вводить их во вновь создаваемые сорта. Тем самым молекулярные методы значительно ускоряют селекционный процесс и повышают его точность.

Представленное исследование было проведено с целью определения *Sd*-локуса в коллекции культивируемых и перспективных для селекции сортов яблони, а также выявления устойчивых генотипов среди гибридных семян. Исследование проводили с помощью молекулярных маркеров.

Материалы и методы

Объектом исследования служили 132 сорта и гибрида яблони селекции Беларуси, России, Украины, Германии, Польши и др. Исследованию подвергались также 287 гибридных семян, полученных в 1999-2006 годах от различных комбинаций скрещивания. Коллекционные и селекционные образцы были отобраны из сада РУП "Институт пловодства".

Из листового материала яблони были выделены препараты ДНК. Для получения препаратов ДНК использовали Genomic DNA Purification Kit фирмы Fermentas. Выделение проводили согласно рекомендованному протоколу. Препараты ДНК были амплифицированы с праймерами *SdSSR-F*, *SdSSR-R*, сцепленными с геном устойчивости к красногалловой яблонной тле [4].

Реакционная смесь для ПЦР объемом 20 мкл содержала 40 нг ДНК, 75 мМ трис-HCl (рН 8.8 при 25⁰С), 20 мМ (NH₄)₂SO₄, 0,01% Tween 20, 0,2 мМ dNTP, 200 мМ каждого праймера, 1 ед. Таг-полимеразы. Реакцию проводили в следующем режиме: 94⁰ – 4 мин; 40 циклов 94⁰ – 30 сек, 60⁰ – 1 мин, 72⁰ - 2 мин; 72⁰ – 8 мин. Фрагменты амплификации разделяли методом электрофореза в 6% денатурирующем акриламидном геле в трис-боратном буфере на секвенаторе ALFexpress II (Amersham Biosciences). Электрофорез протекал при следующих условиях: 450 V, 50 mA, 40 W, T 55⁰, время считывания лазера 0,5 с, в течение 150 мин. Размеры фрагментов в парах нуклеотидов вычисляли с использованием пакета программ Fragment Analyser 1.02 (Amersham Biosciences) путем сравнения с внутренними стандартами.

Результаты и обсуждение

Для идентификации *Sd*-локуса был использован молекулярный маркер *SdSSR*. Расчет длины аллелей проводился относительно внутренних стандартов с известным молекулярным весом и контрольных сортов Discovery и Fiesta. Сорт Discovery выбран как стандарт, рекомендованный для расчета длин аллелей при SSR-анализе сортов и видов яблони [5, 6]. Сорт Fiesta содержит ген *Sd1* и, соответственно, несет маркерный аллель [4]. Аллель, сцепленный с *Sd*-локусом и маркирующий искомый признак, имеет размер 183 п.н.

Sd-локус устойчивости к красногалловой яблонной тле был идентифицирован в геноме 31 сорта и гибрида яблони из 132, подвергнутых тестированию (таблица 1). Локус представлен как у старых сортов, известных еще в 19 веке, таких как Белый налив, Папировка, Пепин литовский, Чулановка, Cox's Orange Pippin, так и у сортов современной селекции Беларуси, России, Украины, Германии и др.

Таблица 1. Распространение *Sd*-локуса устойчивости к красногалловой яблонной тле среди сортов и гибридов яблони.

Образцы, содержащие <i>Sd</i> -локус	Образцы, не содержащие <i>Sd</i> -локус
--------------------------------------	---

Белорусский синап, Белорусское летнее, Белорусское малиновое, Белый налив, Кандиль орловский, Медуница, Мечта, Минкар, Память Вавилова, Память Сюбаровой, Папировка, Пепин литовский, Пепин литовский улучшенный, Пепинка золотистая, Скала, Слава победителям, Чаравница, Чулановка, Юбиляр, Alamata, Alkmene, Fiesta, Hiberna, Jonafree, Jupiter, Kent, Pinova, Reanda, Reka, Rewena, Topaz	Алеся, Амулет, Антей, Антоновка обыкновенная, Ауксис, Афродита, Бабушкино, Банановое, Белорусское сладкое, Болотовское, Боровинка, Веняминовское, Вербное, Весялина, Ветеран, Дарунак, Долго, Едера, Елена, Заря Алатау, Заславское, Имант, Имрус, Коваленковское, Коробовка крупноплодная, Коштеля, Лошицкое, Лучезарное, Минское, Надзейны, Народное, Несравненное, Новинка осени, Новое сладкое, Орловим, Орловское полесье, Осеннее полосатое, Осмолровка, Память Исаева, Память Коваленко, Память Пашкевича, Память Сикоры, Первинка, Перлына Киева, Поспех, Ребристое, Свежесть, Серуэл, Синап орловский, Солнышко, Старт, Стойкое, Строевское, Сябрына, Теллисааре, Утро, Цыганочка, Черное дерево, Чистотел, Щедрое, 84-50/9, 84-39/58, 84-50/9, M. siboldii x Спартан 25/170, BM41497, Discovery, Elstar, Empire, Florina, Freedom, Golden Delicious, Grafenstein, Hislop, Idared, Jay Darling, Jonagold de Costa, KBM F2, Lawfam, Lawfam (сеянец), McIntosh, Melba, Nora, Otava, R12740-7A, Red Boskoop, Red silver, Redfree, Relinda, Retina, Sawa, SR0523, Wealthy, Wijcik, Witos, X1924, K:1210, K:1343, K:1430, COOP-10, M. sargentii x Ранет Самиренко
---	---

Маркер SdSSR был разработан для идентификации гена *Sd1* [4]. Исследования показали, что молекулярные маркеры, ограничивающие ген *Sd1*, также были сцеплены и с геном *Sd2* [4, 7]. Результаты, полученные при картировании этой области, указывают на то, что ген *Sd1* вероятно является аллельным гену *Sd2*. Следовательно, маркер SdSSR позволяет идентифицировать как один, так и другой ген. В связи с этим для того, чтобы оценить, какой ген несет отдельный сорт, необходимо располагать дополнительной информацией. В некоторых случаях целесообразно использовать сопоставление молекулярных данных и родословной сортов, что позволит проследить наследование локуса от родителей, генотип которых известен, к потомкам. Так, в частности, старый английский сорт, известный с 1825 года, Cox's Orange Pippin содержит в геноме ген *Sd1* [11]. Соответственно потомки этого сорта Fiesta, Kent, Alkme, Jupiter также содержат ген *Sd1*.

Применительно к старорусским сортам и сортам Российской, Украинской, Белорусской селекции, для которых отсутствует информация о генах устойчивости к красногалловой яблонной тле, точнее будет говорить о наличии *Sd*-локуса. В частности, сорт Пепин литовский передал локус устойчивости к тле полученным на его основе сортам Пепин литовский улучшенный, Пепинка золотистая, Белорусский синап. От сорта Белорусский синап локус был в свою очередь перенесен в сорт Память Сюбаровой. Сорта селекции Беларуси, Украины и России Белорусское летнее, Слава победителям, Мечта унаследовали локус от сорта Папировка.

Таблица 2. Результаты тестирования гибридных семян яблони на присутствие *Sd*-локуса устойчивости к красногалловой яблонной тле.

Комбинация скрещивания	Год	Кол-во образцов в гибридной се-	Содержат <i>Sd</i> -локус		Не содержат <i>Sd</i> -локус	
			Число	%	Число	%

	скрещивания	мье, шт.				
Чулановка св. оп.	1999	16	6	37.5	10	62.5
84-47/33 x Чулановка	1999	7	6	85.7	1	14.3
Чаравница св.оп.	1999	4	1	25.0	3	75.0
М. sieboldii 25/184 x Чулановка	1999	13	6	46.2	7	53.8
Чаравница x М. sieboldii 35/58	1999	2	1	50.0	1	50.0
Чаравница x (Лобо x Прима)	2001	4	2	50.0	2	50.0
Чаравница x (Лобо x Прима)	2001	46	20	43.5	26	56.5
(Белорусское малиновое + Чаравница) св. оп.	2001	13	1	7.8	12	92.3
ПБ-4 Чаравница x Имрус	2002	16	8	50.0	8	50.0
Чаравница св.оп.	2002	13	10	76.9	3	23.1
Чаравница x Имрус	2002	12	3	25.0	9	75.0
Чаравница св.оп.	2003	8	6	75.0	2	25.0
Чаравница св.оп.	2004	36	19	52.8	17	47.2
Чулановка св. оп.	2006	5	2	40.0	3	60.0
Чаравница св.оп.	2006	5	3	60.0	2	40.0
Пинова x 39/105 (ВМ41497 x Антей)	2006	94	48	51.1	46	48.9
Итого		294	142	48.3	152	51.7

Выявление сортов, содержащих *Sd*-локус, позволило использовать их в качестве доноров устойчивости в скрещивании при создании селекционных образцов. Устойчивые к красногалловой яблонной тле сорта Чулановка, Чаравница, Pinova, содержащие *Sd*-локус, были вовлечены в различные комбинации скрещивания при получении перспективных сеянцев яблони. Было получено 294 сеянца яблони от 16 гибридных семей. В результате тестирования среди гибридных сеянцев было выявлено 142 образца, содержащих маркерную аллель *Sd*-локуса, что составляет 48.3% от общего количества сеянцев, взятых для анализа (таблица 2). Содержащие *Sd*-локус образцы отмечены как перспективные для селекции на устойчивость к красногалловой яблонной тле.

Выводы. *Sd*-локус, определяющий устойчивость к красногалловой яблонной тле, достаточно широко распространен в геноме сортов яблони. Он встречается как у старых, так и у современных сортов. Технология молекулярных маркеров позволяет быстро и достаточно надежно идентифицировать данный локус в геноме яблони, выявить генотипы, содержащие гены устойчивости, проследить наследование нужного признака у потомков и вовремя исключить из селекционного процесса образцы, не представляющие интерес для дальнейшей селекции по этому признаку, минуя длительную стадию оценки по фенотипу.

Литература

1. Dicker G.H.L. The apple, pear and quince aphids // Rep. E. Malling Res. Stn. For.-1954.-vol. 1953.-P. 213-217.
2. Alston F.H., Briggs J.B. Resistance to *Sappaphis detecta* (Wlk) in apple // Euphytica.-1968.-vol. 17.-P. 468-472.
3. Alston F.H., Briggs J.B. Resistance genes in apple and biotypes of *Sappaphis detecta* // Ann. Appl. Biol.-1977.-vol. 87.-P. 75-81.

4. Cevik V., King G.J. High-resolution genetic analysis of the *Sd*-1 aphid resistance locus in *Malus* spp // Theor Appl Genet.-2002.-vol. 105.-P. 346-354.
5. Silfverberg-Dilworth E., Matasci C.L., Van de Weg W.E., Van Kaauwen M.P.W., Walser M., Kodde L.P., Soglio V., Gianfranceschi L., Durel C.E., Costa F., Yamamoto T., Koller B., Gessler C., Patocchi A. Microsatellite markers spanning the apple (*Malus × domestica* Borkh.) genome // Tree Genetics & Genomes.-2006.-vol. 2.-P. 202-224.
6. Урбанович О.Ю., Козловская З.А., Карпель Н.А. Паспортизация сортов яблони на основе SSR-маркеров // Доклады НАН Беларуси.-2008.- том. 52, № 5.-С. 93-99.
7. Cevik V., King G.J. Molecular genetic analysis of the *Sd*1 aphid resistance locus in *Malus* // Acta Hort.-2000.-vol. 538.-P. 553-559.

Резюме

В коллекции яблони, представленной 132 образцами, определяли присутствие *Sd*-локуса устойчивости к красногалловой яблонной тле. *Sd*-локус идентифицирован в геноме 31 сорта и гибрида яблони селекции Беларуси, России, Украины, Германии и др. Технология молекулярных маркеров использована при создании перспективных гибридных сеянцев яблони, устойчивых к тле.

Sd-locus, conferring resistance to rosy leaf-curling aphid, was detected in the collection of 132 apple accessions. *Sd*-locus was identified in genomes of 31 apple cultivars and hybrids of breeding performed Belarus, Russian, Ukraine, Germany, etc. The molecular marker technology was used for developing promising apple hybrid seedling resistant to rosy leaf-curling aphid.

ФАРТУШНЯК А. Т.

ННЦ "Інститут землеробства УААН", Україна, 08162, смт. Чабани, вул. Машинобудівників, 2 - "Б", e-mail: selectio@ukrack.net

ДОСЯГНЕННЯ ПО СЕЛЕКЦІЇ КОРМОВИХ СОРТІВ ЛЮПИНУ

Всі види люпину не тільки підвищують родючість ґрунту, але й покращують його фізичний, хімічний і фітосанітарний стан. Використання сучасних сортів люпину дозволяє накопичувати на 1 га посіву до 200 кг біологічного азоту. Не менш важливою властивістю люпину є здатність його кореневої системи розчиняти фосфорні сполуки ґрунту, недоступні багатьом іншим культурам. Коренева система люпину здатна підняти з-під орного шару ґрунту калій та інші поживні речовини і таким шляхом покращувати калійний режим ґрунту [1].

Люпин може сприяти підтриманню родючості ґрунтів поліської і перехідної зон України без додаткових затрат на мінеральні й органічні добрива.

Важлива роль у вирішенні проблеми рослинного білка, дефіцит якого в Україні має тенденцію до зростання, належить кормовим сортам білого, жовтого і вузьколистого люпинів. В насінні цих сортів в залежності від виду і сорту міститься 38 - 42% білка, в зеленій масі – 18 - 20%, які за якісним складом наближаються до білків тваринного походження [2]. Для сучасних сортів люпину селекції ННЦ "Інститут землеробства УААН" властивий низький вміст антипоживних речовин. Низький вміст інгібіторів трипсину в білковому комплексі люпину (0,47 мкг/мг) [3] – одна з умов його високої перетравності всіма видами сільськогосподарських тварин, яким його можна згодувати без додаткової термообробки [4].

Матеріали і методи

Нові сорти кормових люпинів мають бути високопродуктивними, стійкими до хвороб та несприятливих погодних умов, мати короткий вегетаційний період, бути

придатними для вирощування за ресурсозберігаючими технологіями. Тому селекційна робота проводиться в напрямку створення кормових скоростиглих сортів інтенсивного типу, з високою продуктивністю по зерну і зеленій масі, сухій речовині, безалкалоїдних, з високим вмістом білку, придатних до механізованого збирання, стійких до несприятливих умов, грибних і вірусних хвороб.

В даний момент відділ працює над проблемою "Удосконалити методи селекції, створити і передати на державне сорто випробування кормові сорти люпину з комплексною імунністю до хвороб" і виконує завдання "Створити кормові сорти люпину з заданими параметрами".

Селекційна робота зі створення нових кормових сортів люпину проводиться за повною селекційною схемою, зі створенням (методом мутагенезу і гібридизації) добором та вивченням нового вихідного матеріалу у всіх розсадниках та сорто випробуваннях.

З урахуванням наукових досліджень попередніх років у відділі селекції і насінництва люпину ННЦ "Інститут землеробства УААН" створено цінний селекційний матеріал, роботу з яким продовжуємо в подальших ланках селекційного процесу, проводиться робота в напрямку вивчення генетичних основ селекції люпину, зокрема генетичної природи алкалоїдності нових сортів і перспективних номерів люпину. Також як вихідний матеріал використовуються кращі зразки генетичних ресурсів України для схрещування з іншими номерами і сортами для отримання нових джерел за господарсько цінними ознаками.

Результати і обговорення

Селекційна робота зі створення кормових сортів люпину проводиться в інституті понад 50 років і за весь час створено понад 40 сортів люпину. Як результат проведеної роботи в державному реєстрі сортів рослин України на 2009 рік знаходяться такі сорти люпину селекції ННЦ "Інститут землеробства УААН": білого люпину: Піщовий, Олежка, Синій Парус, Володимир, Борки, Туман, Вересневий, Діста, Серпневий, Макарівський. Сорт Вересневий є національним стандартом. Отримано патенти: на сорт Серпневий №06142, на сорт Макарівський №08350; жовтого люпину: Мотив 369, Індустріальний, Промінь, Обрій, Бурштин, Круглик; вузьколистого люпину: Зірковий, Пелікан. Сорт Зірковий є національним стандартом. Отримано патенти: на сорт Пелікан №08352 і №07205 на сорт Зірковий.

Всі сорти люпину відносяться до інтенсивного типу, стійкі і толерантні до шкідників і хвороб, екстремальних факторів середовища, придатні до вирощування в лісостеповій і поліській зонах. За результатами двох років (2006-2007 рр.) державного сорто випробування внесено до Реєстру сортів рослин України з 2008 року сорт білого кормового люпину Макарівський і вузьколистого – Пелікан, які рекомендовані до вирощування на зерно і зелену масу в лісостеповій і поліській зонах.

Сорт білого кормового люпину Макарівський безалкалоїдний, стійкий до хвороб, толерантний до антракнозу (створений методом гібридизації лінії 2247, яка характеризується польовою стійкістю до антракнозу, з сортом Олежка з подальшим добором за рядом господарсько-цінних ознак і стійкістю до антракнозу). Урожайність зерна 40-45 ц/га, зеленої маси – 700-800 ц/га, вегетаційний період 105 – 108 днів. Вміст білку в зерні 39,7%, жиру – 10,5%, алкалоїдів – 0,017%. Маса 1000 зерен – 290-310 г. Ураження фузаріозом не перевищує 2-3%, ураження антракнозом за останні роки не виявлено. Антракноз – небезпечно хвороба люпину [5].

Сорт вузьколистого кормового люпину Пелікан – скоростиглий, вегетаційний період – 88 днів, урожайність зерна 22-25 ц/га, маса 1000 насінин – 140-160 г, вміст білка в зерні – 37,2%, жиру – 9,25%, алкалоїдів – 0,025%. Може бути добрим попередником під озимі культури.

Висновки

Створено і внесено до Реєстру сортів рослин України сорти білого, жовтого і вузьколистого люпину. Отримано патенти №06142 на сорт білого кормового люпину Серпневий, №08350 на сорт білого люпину Макарівський, №08352 на сорт вузьколистого люпину Пелікан і №07205 на сорт Зірковий. Серед внесених до Реєстру сортів рослин України сорт білого кормового люпину Вересневий і вузьколистого – Зірковий визнані національними стандартами. Впровадження у виробництво нових кормових сортів люпину дозволить поповнити дефіцит рослинного білка в раціонах тварин і разом з тим підвищити родючість ґрунту, покращити його фізичний, хімічний і фітосанітарний стан.

Література

1. Такунов И. П. Энергосберегающая роль люпина в современном сельскохозяйственном производстве // Кормопроизводство. – Москва, 2001. - №1. – с. 3-7.
2. Puentes P., Von Baer D. Protein an oil content in commercial samles of *Lupinus albus* seed in the season 1983/1900 in southern Chili /Abstracts, 1990, vi international Lupin Conference, Wovember, 1990 /Memuco/ Pucon, Chili. – p.11/
3. Birk V. Antinutritional factor (ANES) in lupin and other legume seed: pros und cons (Proceedinga) VII International Lupin Conference, April 18-23, 1993. - Evora, Portugal. – P. 424-429.
4. Golovchenko V. I., Saiko V. F. Processing technology of ecologically clear pectian-protein products ("LUVIT") with enterosorption / Abstracts/ VII VII International Lupin Conference, April 18-23, 1993. - Evora, Portugal. – P. 4-7.
5. Корнійчук М. С. Антракноз – нова небезпечна хвороба люпину // Захист рослин. – Київ, 1993. – Вип. 40. - с.100-105.

Резюме

Приведены результаты селекции люпинов в НИЦ "Институт земледелия УААН". Дана характеристика новых сортов люпина, внесенных в Реестр сортов растений Украины.

Наведені результати селекції люпинів в НИЦ "Інститут землеробства УААН". Надана характеристика нових сортів люпину, внесених до Реєстру сортів рослин України.

The results of lupin breeding at the NRK "Institute of agriculture of the UAAS" are adduced. The new lupin variety characteristic put on the Plant Feed Registry of Ukraine is given.

ФЕДОТОВА И.Э., ОСТРИКОВА О.В., КОЛЕСНИКОВА А.Ф.

ГОУ ВПО «Орловский государственный университет»

Россия, 302026, г. Орёл, ул. Комсомольская, д. 95, e-mail: fedotovaie@mail.ru

ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ПРОДУКТИВНОСТИ ОТДАЛЁННЫХ ГИБРИДОВ ВИШНИ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВИШНИ МААКА

Для создания сортов вишни (в последние более 30 лет) в селекцию вовлекают не только родоначальные виды — вишню степную (*Prunus frutikosa* Pall. $2n = 4x = 32$), черешню [*P. avium* (L.) Moench $2n = 2x = 16$] и их, спонтанно возникший, гибрид вишню обыкновенную (*Prunus vulgaris* Mill., $2n = 4x = 32$), но и некоторые отдалённые виды подсемейства Сливовые (*Prunoideae* Focke). Во ВНИИ селекции плодовых культур (ВНИИСПК) с 1971 г. в отдалённую гибридизацию с сортами вишни обыкновенной был вовлечён дикий тетраплоидный вид — вишня Маака [*P. maackii* (Rupr.) Erem. et Simag. $2n = 4x = 32$; подрод *Cerasus*]. От скрещиваний данных видов созданы высокооус-

тойчивые к коккомикозу, зимостойкие отдалённые гибриды. На основании результатов многолетних исследований и производственного испытания (1975 – 2006 гг.) в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию, зарегистрированы: в качестве клоновых и семенных подвойных форм для вишни — отдалённые гибриды ВП – 1, Рубин, ОВП - 2, ОВП – 3 (F₁); В 2 – 230, В 5 – 88, В 5 – 172 (F₂) (Вехов, Колесникова, 1998; Джигадло, Гуляева, 2005); сорт вишни Новелла (F₃) (Россошанская чёрная x Возрождение № 1) (Джигадло, 2005). Ряд лучших из них был вовлечён в дальнейшую селекцию в качестве доноров устойчивости к коккомикозу (Колесникова, Михеева, Бородина, 1982).

Во ВНИИСПК от беккроссных скрещиваний доноров F₁ и F₂ с сортами вишни Памяти Вавилова, Любская, Владимирская, Золушка, Муза, Тургеневка был создан гибридный фонд, из которого выделены и размножены устойчивые к коккомикозу гибриды F₂ — F₃ для дальнейшего изучения. Из них 141 отборный сеянец был размножен по 6 деревьев каждый и высажен в саду агробиостанции Орловского государственного университета (ОГУ). Деревья размещали 4,5 x 2 м. По комплексу хозяйственно ценных признаков для производственного испытания были выделены: ЭЛС ПИ 14 – 1 (F₃, Муза x Возрождение №1), и ЭЛС ПИ 15 – 21 (F₂, ВП – 1 x Муза) (Федотова, 2000).

Путём беккроссных скрещиваний ряда отдалённых гибридов с районированными адаптированными к местным условиям сортами вишни обыкновенной в 1995 г. были получены (в ОГУ) гибриды F₂, F₃ и F₄. Для оптимального использования имеющегося гибридного фонда необходимы исследования по выявлению их генетического потенциала продуктивности (степени цветения и плодоношения), как основного показателя уровня адаптивности растений в условиях биотических и абиотических стрессов.

Цель данных исследований — оценить генетический потенциал продуктивности отдалённых гибридов второго, третьего и четвертого поколений, созданных на основе генофонда сортов вишни обыкновенной и вишни Маака путём беккроссных скрещиваний с сортами вишни обыкновенной.

Материалы и методы

Объектами исследований послужили гибридные сеянцы, полученные от скрещивания доноров F₁ (ВП – 1, Рубин.), F₂ (Возрождение № 1, Долгожданная, ЭЛС ПИ 15 – 21), F₃ (ЭЛС ПИ 14 – 1, № 38665) с адаптированными сортами вишни обыкновенной (Любская, Владимирская, Ровесница, Шоколадница). Материнскими сортами всегда служили сорта вишни обыкновенной.

Исследования проводили на агробиостанции Орловского государственного университета в условиях умеренно-континентального, сравнительно тёплого климата в период с 2005 по 2008 гг. Климатические условия 2005 года были близки к средним многолетним, с оттепелями в зимний период и умеренными морозами. Обеспеченность влагой — на уровне средних многолетних значений. Наиболее суровой (за период исследований) была зима 2005 – 2006 г., морозы достигали -35°C, что привело к подмерзанию цветковых почек и древесины у ряда гибридных форм вишни. Обеспеченность влагой в период вегетации — достаточная. Осень 2006 года была значительно теплее обычного, отрицательные среднесуточные температуры установились только к концу декабря, снежный покров образовался только в январе. Резкое снижение температуры до -15°C в третьей декаде января 2007 г. с последующим снижением в первой декаде февраля до -24,5°C после продолжительной оттепели (1...23.01.2007) неблагоприятно сказалось на перезимовке растений. В результате подмерзания камбия наблюдали ухудшение роста и развития, а иногда и полную гибель ряда деревьев. Летом 2007 года установилась аномально жаркая засушливая погода, температура воздуха достигала до +35,2°C, в период май – июль температура была выше нормы на 1,2°, при дефиците влаги 45,6 % осадков от нормы, что вызвало частичное опадение завязи и формирующихся плодов. Зима 2007 – 2008 года была мягкой, без подмерзания почек и древесины.

Засушливый период этого года (июнь) был менее продолжительным, запас почвенной влаги оказался достаточным для сохранности и вызревания плодов.

Исследуемые сеянцы в 1997 г. были высажены в сад по 90 деревьев каждого гибридного поколения (F₂, F₃, F₄). Деревья размещали по схеме 5 x 1,5 м. Агротехника насаждений соответствовала принятой в Нечернозёмной зоне. Почву содержалась под чёрным паром. Уход за растениями осуществляли, применяя: внесение минеральных удобрений, междурядные обработки, защиту растений от вредителей и болезней, обрезку деревьев.

Оценку степени цветения и плодоношения проводили в соответствии с «Программой и методикой сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (под редакцией Е.Н Седова и Т.П. Огольцовой, Орёл, 1999). При статистической обработке экспериментальных данных использовали описательную статистику, дисперсионный анализ (Доспехов, 1985).

Результаты и обсуждение

Анализ результатов изучения цветения (таблица 1) и плодоношения (таблица 2) показал, что в среднем по всем гибридным формам за годы исследований степень цветения составила 3,27 балла, степень плодоношения — 1,5 балла.

Самое слабое цветение в среднем (2,11 балла) и плодоношение (0,86 балла) было отмечено в 2006 году, что обусловлено подмерзанием цветковых почек у большинства гибридных сеянцев в суровую зиму 2005 – 2006 г. Хорошее цветение (4,13 балла) было в 2007 году. Сильная засуха мая – июня этого года привела к частичному осыпанию завязей и плодов, степень плодоношения составила лишь 1,27 балла. Благоприятным для цветения в среднем (3,88 балла) и плодоношения (2,15 балла) был 2008 год. и относительная адаптивность гибридных растений вишни к засухе способствовали лучшему вызреванию и сохранению урожая.

Выявлены достоверные отличия средней степени цветения и плодоношения отдалённых гибридов в зависимости от климатических условий года, как по всей группе отдалённых гибридов, так и по каждому гибриднему поколению F₂ — F₄.

Установлено, что по уровню средней степени цветения за все годы достоверно отличаются гибридные поколения F₂ и F₄ (2,95 и 3,64 балла соответственно). Выявлена тенденция увеличения степени цветения в среднем от F₂ к F₃, и далее — к F₄. Показано достоверное увеличение среднего балла плодоношения в каждом последующем гибридном поколении: от F₂ (0,81 балл) к F₃ (1,59 балла), и далее — к F₄ (2,02 балла).

Таблица 1.

Цветение отдалённых гибридов (F₂ - F₄) вишни обыкновенной и вишни Маака, в зависимости от гибридного поколения и климатических условий года (2005 – 2008 гг.)

Гибридное поколение	Показатели цветения	Степень цветения в годы исследований, балл					НСР ₀₅
		2005	2006	2007	2008	в среднем, годы	
F ₂	в среднем	2,25	1,67	4,00	3,88	2,95	0,35
	максимум	4,00	4,00	5,00	4,75	4,44	
	минимум	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
F ₃	в среднем	3,19	1,82	4,08	3,59	3,17	0,21
	максимум	4,75	2,83	5,00	5,00	4,40	
	минимум	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
F ₄	в среднем	3,39	2,75	4,29	4,14	3,64	0,11
	максимум	4,75	4,00	5,00	4,75	4,63	
	минимум	2,00	1,00	2,00	2,75	1,94	

В среднем, по всем поко- лениям	<i>в среднем</i>	2,97	2,11	4,13	3,88	3,27	0,14
	<i>максимум</i>	4,5	3,61	5,00	4,83	4,49	
	<i>минимум</i>	0,67	0,33	0,67	0,92	0,65	
НСР ₀₅	<i>в среднем</i>	0,32	0,16	0,04	0,09	0,61	

Таблица 2.

Плодоношение отдалённых гибридов (F₂ - F₄) вишни обыкновенной и вишни Маака, в зависимости от гибридного поколения и климатических условий года (2005 – 2008 гг.)

Гибридное поколение	Показатели пло- доношения	Степень плодоношения в годы исследований, балл					НСР ₀₅
		2005	2006	2007	2008	в сред- нем, го- ды	
F ₂	в среднем	0,83	0,37	0,62	1,43	0,81	0,08
	максимум	2,00	1,00	1,50	3,50	2,00	
	минимум	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
F ₃	в среднем	1,59	1,06	1,49	2,20	1,59	0,05
	максимум	3,28	1,96	3,17	4,07	3,12	
	минимум	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
F ₄	в среднем	2,61	1,11	1,66	2,71	2,02	0,07
	максимум	4,00	2,50	5,00	4,75	4,06	
	минимум	1,00	0,25	0,10	1,00	0,59	
В среднем, по всем поко- лениям	<i>в среднем</i>	1,73	0,86	1,27	2,15	1,50	0,13
	<i>максимум</i>	3,09	1,82	3,22	4,11	3,06	
	<i>минимум</i>	0,33	0,08	0,03	0,33	0,19	
НСР ₀₅	<i>в среднем</i>	0,11	0,45	0,27	0,14	0,42	

Исследования показали, что в каждом гибридном поколении имеются единичные сеянцы с максимальной степенью цветения в благоприятные годы 5 баллов, а также единичные сеянцы, которые не цветут и не плодоносят. Выявлены гибриды, которые цветут, но не плодоносят (1,75 % в F₂, 3,70 % — в F₃, 2,39 % — в F₄). Ряд гибридов слабо цветут, с максимальной степенью цветения до 3-х баллов (16,85 % в F₂, 12,53 % — в F₃, 14,29 % — в F₄), слабо плодоносят, с максимальной степенью плодоношения до 1 – 2 балла (50,67 % в F₂, 51,85 % — в F₃, 57,14 % — в F₄). Среди изученных гибридов максимальное плодоношение 5 баллов в F₄ — у 14,29 % сеянцев, в F₃ — у 11,11 %, в F₂ — 4,39 %; максимальное плодоношение 4 балла в F₄ — у 28,57 % сеянцев, в F₃ — 16,67 % сеянцев, в F₂ — 15,79 %.

Генетический потенциал продуктивности гибридов второго, третьего и четвёртого поколений не проявился в достаточной степени в годы исследований из-за достоверного негативного влияния биотических и абиотических факторов окружающей среды.

Выводы

1. Выявлено достоверное влияние факторов окружающей среды (климатических условий года) на проявление потенциала продуктивности гибридов вишни обыкновенной и вишни Маака.
2. Выявлено достоверное влияние генетического происхождения на потенциал продуктивности, как основного показателя адаптивности и совместимости родительских геномов отдалённых гибридов вишни обыкновенной и вишни Маака.

3. Выявлено возрастание уровня плодоношения в среднем отдалённых гибридов вишни обыкновенной и вишни Маака в каждом последующем беккроссном поколении от F₂ к F₄ (с 0,81 до 2,02 балла).
4. В каждом последующем гибридном поколении увеличивается процент гибридов с плодоношением в среднем на 3 и 4 балла (в F₂ — 6,14 %, в F₃ — 12,0 %, в F₄ — 28,57 %).
5. В каждом последующем гибридном поколении увеличивается число сеянцев с максимальным баллом плодоношения 4 – 5 баллов: в F₂ — 20,18 % сеянцев, в F₃ — 27,78 %, в F₄ — 42,86 %.
6. Беккроссы сортов вишни обыкновенной с лучшими по комплексу признаков отдалёнными гибридами вишни обыкновенной с вишней Маака, целесообразно продолжать в последующих F₄ и далее поколениях.

Литература

1. Колесникова А.Ф., Вехов Ю.К., Федотова И.Э., Джигадло Е.Н. Создание сортов и подвоев вишни на новой генетической основе // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования. Материалы второго Международного симпозиума 16 – 20 июня 1997 г. — Пущино, 1997. — том 4. — С. 325 – 327.
2. Джигадло Е.Н. Совершенствование методов селекции, создание сортов вишни и черешни, их подвоев с экологической адаптацией к условиям Центрального региона России. — Автореферат диссертации на соискание учёной степени доктора сельскохозяйственных наук. — Брянск, 2006. — 48 с.
3. Джигадло Е.Н., Гуляева А.А. Селекция косточковых культур во ВНИИСПК // Состояние и перспективы селекции и сорторазведения плодовых культур. — Орёл, 2005. — С. 143 – 150.
4. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Колос, 1985. – 352 с.
5. Колесникова А.Ф., Михеева М.В., Бородина В.М. Отдалённая гибридизация вишни и черешни с черёмухой.// IV съезд ВОГИС им. Н.И. Вавилова. — Кишинёв, 1982. — С. 80 – 81.
6. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. — Орёл: ВНИИСПК, 1999. — 608 с.
7. Федотова И.Э. Использование некоторых видов рода *Cerasus* Mill. в селекции вишни на устойчивость к коккомикозу и адаптивность к условиям среды // Автореферат диссертации на соискание учёной степени кандидата сельскохозяйственных наук. — Брянск, 2000. — 28 с.

ФЕДОТОВА И.Э., ОСТРИКОВА О.В., КОЛЕСНИКОВА А.Ф.

ГОУ ВПО «Орловский государственный университет»

Россия, 302026, г. Орёл, ул. Комсомольская, д. 95, e-mail: fedotovaie@mail.ru

ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ПРОДУКТИВНОСТИ ОТДАЛЁННЫХ ГИБРИДОВ ВИШНИ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВИШНИ МААКА

Выявлено достоверное возрастание уровня потенциала продуктивности отдалённых гибридов вишни обыкновенной и вишни Маака в каждом последующем беккроссном поколении от F₂ к F₄. Показана целесообразность продолжения беккроссов в последующих F₄ и далее поколениях. Установлено влияние факторов окружающей среды (климатических условий года) на проявление потенциала продуктивности.

FEDOTOVA I.E., OSTRICOVA O.V., KOLESNICOVA A.F.

Orel state university

Russia, 302026, Orel, Komsomolskya st., 95, e-mail: fedotovaie@mail.ru

THE RESEARCH OF GENETIC PRODUCTIVE POTENTIAL OF THE REMOTE HYBRIDS OF SOUR CHERRY AND CHERRY МААКА

The reliable increase of the level of productive potential of the remote hybrids of sour cherry and cherry Maaka in the each following beccross generation from F₂ to F₄ was revealed. An advisable continuation of beccrosses in the following F₄ and further generations was showed. The environmental influences (weather) on the manifestation of productive potential were established.

ФИЛИПОНЕНКО Н.С., ВОЛКОВА Н.Е., ВОРОБЬЕВА Л.И.

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина

Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы 4, e-mail: volkova_natalya@bk.ru

АНАЛИЗ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ ЛИНИЙ *Drosophila melanogaster*, ПОЛУЧЕННЫХ ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ С ТЕРРИТОРИЙ С РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЕМ РАДИАЦИОННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Радиационный фон, как известно, представляет собой неотъемлемый физический фактор среды обитания, в которой происходит формирование генотипов отдельных особей и, соответственно, генофондов популяций в целом [Глазко и др., 1996; Глушкова и др., 1999; Касинская и др., 2000; Петухов, Кохненко, 1998]. Его изменения, в частности повышение уровня радиационного загрязнения вследствие техногенных катастроф, приводят к изменениям в геномах отдельных особей и генетической структуры популяций живых организмов в целом [Глазко и др., 1996; Глушкова и др., 1999; Касинская и др., 2000; Петухов, Кохненко, 1998]. Основными же признаками, по которым в такой ситуации будет идти отбор, по-видимому, являются радиорезистентность [Глушкова и др., 1999] и компоненты общей приспособленности (плодовитость, жизнеспособность, продолжительность жизни особей и т.д.). В ряде предыдущих работ нами было доказано наличие генетической компоненты различий между линиями *D. melanogaster*, которые получены из природных популяций с территорий Украины с различным уровнем радиационного загрязнения, по таким показателям, характеризующим общую приспособленность, как половая активность самцов, половая рецептивность самок [Костенко и др., 2008], жизнеспособность, плодовитость и уровень поздних

доминантных мутаций [Филипоненко и др., 2008]. Целью данного исследования стало изучить различия продолжительности жизни между упомянутыми линиями.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили линии *D. melanogaster*, полученные в 2005-2007 гг. из природных популяций с территорий с различным уровнем радиационного загрязнения: Озеро 1, Озеро 2, Озеро 3 (популяция водоема-охладителя ЧАЭС; 2100 мкР/час; 2005, 2006, 2007 гг.), Яблочный сад (г. Чернобыль; 100 мкР/час; 2007 г.), Полесское (г. Полесское, 50 мкР/час; 2007 г.), Магараж (винзавод «Магараж», АР Крым; усл. контроль: радиационный фон в пределах нормы). Линии были получены и предоставлены для исследования к.б.н., доц. Козерецкой И.А. (каф. общей и молекулярной генетики Киевского национального университета имени Тараса Шевченко). Все исследования были проведены в период весна-лето 2008. Для определения продолжительности жизни самок и самцов имаго в количестве ~150 особей каждого пола отбирали на первые сутки после выхода из пупария, разделяли по полу и помещали на питательную среду по 30 особей на 1 пробирку. На каждые третьи сутки мух переносили на свежую питательную среду и фиксировали количество оставшихся в живых особей. Результат выражали в процентах (%). Анализировали кривые выживаемости линий. На основании полученных результатов для самок и самцов каждой линии рассчитывали среднюю продолжительность жизни (средний возраст, при котором в живых остается 50 % исследуемой выборки) [Hongyu Ruan, Chun-Fang Wu, 2008] и максимальную продолжительность жизни (средняя продолжительность жизни 10 % самых долгоживущих организмов группы) [Шапошников М.В., 2007]. Имаго содержали при постоянной температуре 23±2 °С.

Результаты и обсуждение

Как показывают результаты исследования (Таблица), наиболее долгоживущей является линия Озеро 3. Причем резкий подъем смертности среди самок этой линии наблюдается только после 48 суток, а для самцов – после 42 суток. Следует отметить, что эта линия характеризуется сравнительно высокой жизнеспособностью и плодовитостью, а также сравнительно низкой частотой доминантных летальных мутаций на ранних стадиях эмбриогенеза [Филипоненко и др., 2008]. Заметим, что для этой линии нами были выявлены сравнительно низкие значения половой активности самцов и половой рецептивности самок [Костенко и др., 2008]. Всё это, по-видимому, составляет единый механизм, обеспечивающий выживание данной линии. Низкая поведенческая активность особей компенсируется более высокой продолжительностью жизни, что, в свою очередь, позволяет оставить достаточное количество потомков.

Как самки, так и самцы линии Магараж отличаются более низкой средней и максимальной продолжительностью жизни по сравнению с особями соответствующего пола других линий. Можно предположить, что в природных популяциях, находящихся в условиях повышенного радиационного фона идёт отбор на более высокую продолжительность жизни.

Таблица

Основные показатели продолжительности жизни линий *D. melanogaster*

Линия	Магараж		Полесское		Яблочный сад		Озеро 1		Озеро 2		Озеро 3	
	Выживаемость особей (%)											
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
1	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
3	100	99	100	100	99	99	100	99	100	99	99	100
6	99	91	100	100	98	99	100	99	99	99	99	100
9	97	84	96	99	98	95	100	98	92	98	99	99
12	84	60	90	90	97	91	99	94	78	94	98	99
15	74	34	82	86	92	84	96	84	74	91	98	98
18	57	34	78	83	83	75	88	82	72	90	98	97

21	47	29	76	74	66	54	76	74	58	86	97	97
24	35	19	69	66	44	47	66	68	45	83	94	97
27	24	16	65	65	30	43	54	62	39	82	91	97
30	11	1	54	42	11	20	44	42	29	36	87	59
33	7	1	51	41	9	19	36	36	27	35	81	57
36	4	1	49	41	8	16	34	36	26	29	78	57
39	4	1	45	38	6	12	31	35	24	24	74	57
42	3	1	38	35	4	11	28	31	21	22	68	54
45	1	0	1	0	2	0	7	0	4	0	52	4
48	1		0		2		5		4		42	4
51	1				0		2		0		17	1
54	0						1				13	1
57							0				3	1
60											0	0
50 % (сут)*	19,5	13,5	31,5	28,5	22,5	22,5	28,5	28,5	22,5	28,5	46,5	43,5
10 % (сут)**	31,5	28,5	43,5	43,5	31,5	43,5	43,5	43,5	43,5	43,5	55,5	43,5

Примечание: 50 % (сут)* - средняя продолжительность жизни (сут); 10 % (сут)** - максимальная продолжительность жизни (сут).

Особый интерес представляют линия Озеро 2, для которой, в отличие от всех остальных линий, характерна более высокая средняя продолжительность жизни самцов, по сравнению с самками, а также линия Яблочный сад, в которой, наблюдается более высокая максимальная продолжительность жизни самцов по сравнению с самками, что может быть использовано для дальнейшего изучения и проведения генетического анализа.

Что касается молекулярно-генетических механизмов, регулирующих продолжительность жизни дрозофилы, известно, что мутации в генах, которые кодируют ферменты, инактивирующие свободные радикалы (например, Cu-Zn или Mn супероксиддисмутазы, каталаза, тиоредоксин редуктаза), приводят к снижению продолжительности жизни особей. В тоже время сверхэкспрессия этих генов может приводить к повышению данного показателя [Sun et al., 2002, 2004; Tower, 2000].

Выводы

Изучена продолжительность жизни линий *Drosophila melanogaster*, полученных из природных популяций с территорий с различным уровнем радиационного загрязнения. Выявлены контрастные по данному признаку линии: Озеро 3 (характеризуется высокой продолжительностью жизни) и Магарац (сравнительно низкая продолжительность жизни). Показано, что линиям, полученным из популяций, обитающих в условиях повышенного радиационного фона свойственны более высокие значения продолжительности жизни, по сравнению с контрольной.

Благодарности.

Авторы выражают благодарность к.б.н., доценту кафедры общей и молекулярной генетики Киевского национального университета имени Тараса Шевченко Козерецкой Ирине Анатольевне за предоставленные линии *Drosophila melanogaster*.

Литература

- Глазко Т.Г., Сафонова Н.А., Бунтова Е.Г. и др. Гетерогенность цитогенетической изменчивости в клетках костного мозга лабораторных и диких грызунов в условиях зоны отчуждения Чернобыльской АЭС // Цитология и генетика. – 1996. – Т. 30, № 4. – С. 25–34.
- Глушкова И.В., Моссэ И.Б., Малей Л.П., Аношенко И.П. Радиочувствительность природных популяций дрозофилы // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1999. – № 4. – С. 33–35.

Касинская С.И., Михайлова М.Е., Тиханович Н.И., Камыш Н.А. Анализ генетической структуры природных популяций дрозофилы, обитающих в районах Беларуси с повышенным радиационным фоном // Гигиена населенных мест. – 2000. – Вып. 36. Часть II. – С. 343–350.

Костенко В.В., Филипоненко Н.С., Волкова Н.Е., Воробьева Л.И. Изучение полового поведения линий *Drosophila melanogaster*, из природных популяций с различным уровнем радиационного заражения / Дрозофіла у експериментальній генетиці та біології. Зб.наук.праць. – Харків: ХНУ. – 2008. – С. 79-81.

Петухов В.Б., Кохненко О.С. Гаметогенез леща и плотвы при радиоактивном загрязнении водоемов Беларуси // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1998. – № 3. – С. 115–120.

Филипоненко Н.С., Волкова Н.Е., Костенко В.В. и др. Исследование компонентов приспособленности линий *Drosophila melanogaster*, полученных из природных популяций с территорий с различным уровнем радиационного загрязнения / Дрозофіла у експериментальній генетиці та біології. Зб.наук.праць. – Харків: ХНУ. – 2008. – С. 98-101.

Шапошников М.В., Москалев А.А., Турышева Е.В. Влияние индуцированной стерильности и виргинности на продолжительность жизни самцов и самок *Drosophila melanogaster* // Экологическая генетика. – 2007. – Т. V, №3. – С. 13–18.

Hongyu Ruan, Chun-Fang Wu Social interaction-mediated lifespan extension of *Drosophila* Cu/Zn superoxide dismutase mutants // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 2008. – Vol. 105, No. 21. – P. 7506–7510.

Sun J., Folk D., Bradley T.J., Tower J. Induced over-expression of mitochondrial Mn-superoxide dismutase extends the life span of adult *Drosophila melanogaster* // Genetics. – 2002. – Vol. 161. – P. 661-672.

Sun J., Molitor J., Tower J. Effects of simultaneous over-expression of Cu/ZnSOD and MnSOD on *Drosophila melanogaster* lifespan // Mech. Ageing Dev. – 2004. – Vol. 125. – P. 341-349.

Tower J. Transgenic methods for increasing *Drosophila* life span // Mech. Ageing Dev. – 2000. – Vol. 118. – P. 1-14.

Резюме

Досліджували тривалість життя імаго ліній *Drosophila melanogaster*, які походять з природних популяцій даного виду з територій з різним рівнем радіаційного забруднення. Встановлено, що підвищений радіаційний фон може бути одним з факторів позитивного добору на тривалість життя, але його дія залежить від генотипу лінії.

Исследовали продолжительность жизни имаго линий *Drosophila melanogaster*, которые получены из природных популяций данного вида с территорий с разным уровнем радиационного загрязнения. Установлено, что повышенный радиационный фон может являться одним из факторов положительного отбора на продолжительность жизни, но его действие зависит от генотипа линии.

Life spans of imago of *Drosophila melanogaster* stocks obtained from natural populations of the species from the territories with different levels of radioactive contamination were studied. It is found that elevated level of radioactive background may be one of factors promoting positive selection for lifespan, its action depends on the stock genotype.

ХАУСТОВА Н. Д., БЕЛОКОНЬ С. В.

Одесский национальный университет им. И.И.Мечникова,
Украина, 65026, Одесса, ул. Дворянская, 2, e-mail: caphgen@ukr.net

ПОКАЗАТЕЛИ ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ УКРАИНЫ

Известно, что естественная среда обитания обеспечивает у особей популяции соответствующее сочетание компонент приспособленности, наиболее выгодное для данных условий. Все популяции животных и растений за время своего существования накопили гигантский потенциал генетической изменчивости. Пополнение этого потенциала происходит постоянно за счет мутационного и рекомбинационного процессов. Этот потенциал представляет собой неисчерпаемый источник генотипических и фенотипических изменений особей популяции в процессе адаптации и эволюции [1, 5].

Количественной мерой интенсивности естественного отбора служит дарвиновская или относительная приспособленность. Особый интерес вызывает роль отдельных компонент приспособленности: жизнеспособность и плодовитость. В литературе есть сведения о существовании отрицательной корреляции между отдельными компонентами приспособленности [14]. В то же время показано [2 – 4], что при неблагоприятных условиях совместное действие генотипических и модификационных процессов способствует повышению устойчивости особей и увеличению их численности. Кроме того, установлена зависимость некоторых компонент приспособленности от географического положения популяций [13].

В связи с вышеизложенным целью данной работы было изучение репродуктивной активности и жизнеспособности *Drosophila melanogaster* из географически разобщенных естественных популяций Украины.

Материалы и методы

Исследования проводили на мухах из популяций Киева, Одессы и Умани. Приспособленность мух определяли по показателям репродуктивной активности (реальная плодовитость) и жизнеспособности (продолжительность жизни в стандартных условиях и в условиях голодания). Реальную плодовитость мух определяли по числу потомков (имаго) одной пары, содержащейся в пробирке (20 мл) на протяжении 3-х дней [7].

Продолжительность жизни мух на стандартной среде определяли, помещая в пробирки с кормом по 10 особей каждого пола. Подсчет живых мух вели ежедневно, смену корма осуществляли на 5-й день, результаты выражали в днях, на которые пришлась гибель 50% мух (Lt_{50}) [9].

Продолжительность жизни мух при голодании определяли, помещая их в пробирки без корма (по 10 особей каждого пола). Подсчет выживших мух в течение первых суток нахождения на голодной диете проводили через каждые 6 часов, а в дальнейшем через каждые 3 часа до полной гибели особей в каждой пробирке и выражали в часах, на которые пришлась гибель 50 % мух (Lt_{50}).

Статистическую обработку данных проводили по методу Стьюдента. Повторность опытов десятикратная.

Результаты и обсуждение

Анализ плодовитости и жизнеспособности мух исследуемых популяций представлен в таблице. Как следует из приведенных данных, популяции различаются по отдельным показателям приспособленности особей, а в популяциях Киева и Умани существует обратная зависимость между длительностью жизни в стандартных условиях и плодовитостью особей. Так, более плодовитые мухи Киевской популяции, характеризуются меньшей длительностью жизни, в то время как менее плодовитые мухи из популяции Умани живут дольше мух других исследованных популяций.

Таблица

Показатели приспособленности исследуемых мух

n = 10

Популяции	Плодовитость, количество потомков одной пары	Продолжительность жизни в стандартных условиях, дни (Lt_{50})	Продолжительность жизни в условиях голодания, часы (Lt_{50})
Одесса	$37,90 \pm 0,70^*$	$29,40 \pm 1,32^{**}$	$45,95 \pm 1,50^* **$
Киев	$48,80 \pm 2,69^{**}$	$33,30 \pm 2,77^{**}$	$40,40 \pm 1,80^{**}$
Умань	$38,60 \pm 3,09^*$	$39,00 \pm 1,03^*$	$32,85 \pm 2,40^*$

Примечание: * – различия достоверны по сравнению с популяцией Киева, ** – различия достоверны по сравнению с популяцией Умани.

Установленная отрицательная корреляция между отдельными компонентами приспособленности согласуется с данными литературы [6, 8, 14], свидетельствующими, что увеличенные сроки жизни дрозофилы часто сопровождаются снижением репродуктивной способности. Авторы оценивают этот факт с позиций плейотропного распределения ресурсов между размножением и выживанием [14]. В то же время показано [11, 12], что потомки долгоживущих самок, отличающиеся меньшей численностью, характеризуются большей стойкостью к голоданию и большим содержанием жира по сравнению с короткоживущими особями.

Представленные в таблице данные не подтверждают существования прямой зависимости между сроками жизни мух и их устойчивостью к голоданию. Среди исследованных популяций самыми чувствительными к голоданию были долгоживущие мухи из популяции Умани, а наиболее устойчивыми в условиях голода оказались мухи Одесской популяции, характеризующиеся как низким уровнем плодовитости, так и меньшими сроками жизни в стандартных условиях.

Возможно, чувствительность дрозофилы к отсутствию корма связана с экологическими особенностями места обитания популяций. Данное предположение согласуется с мнением [13] о зависимости устойчивости к голоданию от географического происхождения мух. Авторами показано, что на Индийском полуострове у пяти исследованных видов дрозофилы существует отрицательная корреляция между устойчивостью к голоданию и географической широтой. Вместе с тем на востоке Южной Америки выявлена положительная корреляция между географической широтой и выживаемостью дрозофилы в условиях дефицита корма.

Анализируя данные литературы относительно устойчивости к голоданию *Drosophila melanogaster*, необходимо отметить, что за последние годы проведены исследования, направленные на раскрытие молекулярных и физиологических механизмов ответа на пищевой стресс. Существует мнение, что данный признак отражает уровень адаптивной пластичности популяций и является компонентом механизма выживания, в значительной степени контролируемым инсулиновой системой регуляции [10 – 12].

Таким образом, результаты проведенных исследований дают основание считать, что между разными компонентами приспособленности возможны разнообразные соотношения, которые зависят с одной стороны от генотипа особей, а с другой – от экологических условий обитания популяций.

Выводы

Мухи Киевской популяции характеризуются высокой плодовитостью, высокой устойчивостью к голоданию и небольшой продолжительностью жизни, в отличие от низкоплодовитых, чувствительных к голоданию и долгоживущих мух из популяции Умани. Мухи Одесской популяции отличаются низкой плодовитостью и короткими сроками жизни, но лучше других выживают в условиях голода.

Для мух всех исследованных популяций характерна обратная зависимость между длительностью жизни в стандартных условиях и в условиях голодания, а в популяциях Киева и Умани существует отрицательная корреляция между плодовитостью и длительностью жизни мух.

Литература

1. Глотов Н. В., Тишин В. В., Кузнецов О. В., Рахман М. И. Изучение вкладов отдельных компонентов в общую приспособленность популяций дрозофилы // Всесоюзное Совещ. по проблемам биологии и генетики дрозофилы. Тез докл. – Одесса, 1989. – С. 101 – 102.
2. Гречаный Г. В., Сосунова И. А., Гордеева И. В. и др. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и её сезонное изменение // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1341 – 1348.
3. Гречаный Г.В., Сосунова И.А., Гордеева И.В. Сезонное изменение устойчивости популяции дрозофилы к низкой температуре и ее связь с плодовитостью // Генетика. – 1997. – Т. 33. – № 4. – С. 464 – 470.
4. Гринько Р.А. Механизмы стабилизации плодовитости в популяциях дрозофилы // I Всесоюз. конф. по генетике насекомых (Москва, 19 – 21 ноября 1991). Тез. докл. – М., 1991. – С. 35.
5. Тоцкий В.Н., Хаустова Н.Д., Белоконь С.В. Генетические механизмы адаптации и генный баланс // Фактори експериментальної еволюції організмів. – 2008. – Т. 4. – С. 324 – 328.
6. Тоцкий В.Н., Хаустова Н.Д., Колесник О.А. Сравнительная характеристика физиологических параметров природных популяций *Drosophila melanogaster* Украины // Збірник наукових праць I Міжнар. конф. «Дрозофіла в експериментальній генетиці та біології» – Харків, 2008. – С. 95 – 97.
7. Хаустова Н.Д. Лocus *Adh* *Drosophila melanogaster* в условиях отбора на задержку старения // Генетика. – 1995. – Т. 31. – № 5. – С. 646 – 651.
8. Хаустова Н.Д., Белоконь С.В., Красносельская А.А. Сезонные изменения показателей приспособленности у мутантов дрозофилы и мух дикого типа разного происхождения // Збірник наукових праць I Міжнар. конф. «Дрозофіла в експериментальній генетиці та біології» – Харків, 2008. – С. 102 – 104.
9. Dorado D., Barbancho M. Differential responses in *Drosophila melanogaster* to environmental ethanol: modification of fitness components at *Adh* locus // Heredity. – 1984. – Vol. 53. – № 2. – P. 309 – 320.
10. Harshman L.G., Hoffmann A.A., Clark A.G. Selection for starvation resistance in *Drosophila melanogaster*: physiological correlates, enzyme activities and multiple stress responses // J. Evol. Biol. – 1999 – № 12. – P. 370 – 379
11. Partridge L., Piper M.D.W., Mair W. Dietary restriction in *Drosophila* // Mech. Ageing Dev. – 2005. – № 126. – P. 938 – 950.
12. Piper M.D.W., Skorupa D., Partridge L. Diet, metabolism and lifespan in *Drosophila* // Exp. Gerontol. – 2005. – № 40. – P. 857 – 862.
13. Schmidt P.S., Matzkin L., Ippolito M. et al. Geographic variation in diapauses incidence, life-history traits, and climatic adaptation in *Drosophila melanogaster* // Evolution. – 2005. – № 59. – P. 1721–1732.
14. Crug I.B.M., Nascimento J.C., Callegari-Jacques S.M. et al. Adult life span in *Drosophila melanogaster* populations selected for long and short developmental period // Rev. Bras. Genet. – 1995. – Vol. 18, № 1. – P. 23–30.

Резюме

Изучали компоненты приспособленности дрозофил из популяций Киева, Умани и Одессы. Для исследованных популяций характерна отрицательная корреляция между показателями длительности жизни в стандартных условиях и в условиях голодания. В

популяциях Киева и Умани, различающихся по показателям приспособленности, существует обратная зависимость между плодовитостью и длительностью жизни мух.

Вивчали компоненти пристосованості дрозодфіл із популяцій Києва, Умані і Одеси. Для досліджуваних популяцій характерна негативна кореляція між показниками тривалості життя за стандартних умов та за умов голодування. В популяціях Києва і Умані, які розрізнялись за показниками пристосованості, існує зворотна залежність між плодючістю та тривалістю життя особин.

The fitness components of *Drosophila* from Kiev, Odessa and Uman populations were studied. The negative correlation between the indexes of life-span in normal conditions and in the conditions of starvation was shown for studied populations. In the populations of Kiev and Uman, which were different by fitness, the reverse dependence between fertility and life-span of flies were established.

ЧУГУНКОВА Т.В.

*Институт физиологии растений и генетики НАН Украины
Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская 31/17*

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ПШЕНИЦЫ, ОБРАБОТАННЫХ ЭЛИСИТОРАМИ

Исследования действия биогенных элиситоров как природных стимуляторов индуцированной устойчивости растений против фитопатогенов были начаты несколько десятков лет назад. Это модификационная временная устойчивость, которая базируется на экспрессии многочисленных защитных генов и поэтому является неспецифической [1,2]. Выявлены наиболее активные вещества и их эффективные концентрации, которые запускают каскад защитных реакций растений в ответ на проникновение фитопатогенов [3-5]. Проведено изучение влияния элиситоров разной природы на молекулярно-биологические, биохимические, физиологические процессы в организме [6,7]. Установлено, что элиситоры, кроме защитных функций, оказывают положительное влияние на рост, развитие, продуктивность растений [8,9]. В этой связи, рекомендуют проводить предпосевную обработку растений комплексными препаратами, содержащими элиситоры. Достаточно активно это направление использования элиситоров развивается в странах, производящих экологически безопасные продукты для жизни человека.

Природными элиситорами, обладающими антивирусной активностью, являются продукты метаболизма эпифитных микроорганизмов, в частности, дрожжевые полисахариды отдельно и в комплексе со специфическими синтетическими препаратами – ингибиторами репродукции вирусов [10]. Элиситором, обладающим антибактериальной активностью, влияющим на растения и морфогенез тканей свеклы в условиях *in vitro*, является и экзополисахарид (ЭПС), полученный из бактерий рода *Pseudomonas* sp. [11,12]. Несмотря на определенную изученность перечисленных элиситоров, некоторые аспекты их влияния на растения остаются неизвестными. Целью нашей работы было изучение действия элиситоров биогенной природы на процессы прорастания семян пшеницы

Материалы и методы

Для обработки семян озимой мягкой пшеницы сорта Колумбия использовали дрожжевой маннан (ДМ) из *Candida maltosa* [13], полученный в ИМВ НАН Украины. Замачивание осуществляли в растворах чистого маннана и в комплексе с эмульгатором Е 30. Использовали следующие варианты обработки: 1. ДМ – 500 мг/л; 2. ДМ (500 мг/л)

в комплексе с Е 30 (100 мг/л); 3. ДМ – 1000 мг/л; 4. ДМ(1000 мг/л) в комплексе с Е 30 (100 мг/л); 5. Контроль.

Семена яровой пшеницы сорта Ранняя 93 обрабатывали внеклеточным полисахаридным элиситором, полученным из культуральной жидкости возбудителя бактериальной пятнистости листьев свеклы *Pseudomonas syringae* pv. aptata по методике [14]. Для идентификации моносахаров препарат ЭПС анализировали методом газожидкостной хроматографии. Содержание аминокислот и аminosахаров определяли на аминокислотном анализаторе. Стандартными методами определяли сумму углеводов, белок. Результаты аналитических исследований показали, что в препарате ЭПС содержание белка не превышало 3%. Суммарное содержание углеводов составляло около 80%. Препарат содержал глюкозу, рамнозу, галактозу, ксилозу, глюкозамин и другие сахара. В составе ЭПС кроме характерного для бактерий рода *Pseudomonas* аланина, выявлены валин, лизин, фенилаланин, глицин, серин, метионин, пролин, тирозин и другие аминокислоты.

Семена пшеницы выдерживали в растворах на протяжении 8, 18 или 24 час. Контроль – дистиллированная вода. Все опыты проводили в кюветах, по 100 семян в каждой, в четырех повторностях. Через сутки определяли энергию прорастания, а на второй, третий и десятый день измеряли длину побегов и корней. Абсолютную скорость роста определяли по стандартной формуле $K = (W_2 - W_1) / (t_2 - t_1)$, где W_1 – начальная, W_2 – конечная длина в мм, t_1 – первые, t_2 – последние сутки измерения.

Результаты и обсуждение

Энергия прорастания семян, длина корней и проростков на начальных этапах онтогенеза являются достаточно важными показателями внутриклеточных метаболических процессов. Элиситоры, как известно, кроме защитных реакций, принимают участие в регуляции процессов роста и развития. Так, при 8-часовой обработке семян дрожжевым маннаном в концентрациях 500 мг/л и 1000 мг/л отмечено его позитивное влияние на длину трехдневных корней и проростков. В среднем она была больше, чем в контроле, и достоверно отличалась от него при концентрации ДМ -1000 мг/л. Так, длина корней при обработке большей концентрацией маннана составляла $59,2 \pm 1,0$ по сравнению с контролем – $53,2 \pm 1,2$. Длина побегов – соответственно была $24,4 \pm 0,6$ и $22,4 \pm 0,7$. Эмульгатор тормозил прорастание семян пшеницы. В связи с этим длина корней и проростков на третьи сутки прорастания была меньше, чем в контроле.

Результаты обработки семян пшеницы на протяжении 24 час растворами ДМ аналогичного состава свидетельствовали об определенном ускорении начальных ростовых процессов. Увеличение непосредственного контакта зародышей семян с элиситорами в 3 раза способствовало тому, что их длина через 2 суток после начала прорастания была на 10—20% больше, чем в контроле. Через 10 суток достоверное увеличение длины корешков по сравнению с контролем наблюдали при концентрации маннана в среде 500 мг/л ($91,3 \pm 5,5$ и $72,1 \pm 4,3$ в контроле).

Наличие эмульгатора в растворе для обработки семян увеличивало длину корней через 10 суток после начала прорастания. Наибольшая длина корней ($102,3 \pm 3,5$) была отмечена при обработке маннаном (1000 мг/л) в комплексе с эмульгатором Е 30 (100 мг/л). Таким образом, 24 часовая обработка семян ДМ и эмульгатором в целом на рост корней повлияла положительно. На 2 и 10 сутки интенсивность роста корней была выше, чем в контроле.

Длительная обработка семян влияла на проростки иначе, чем на рост корешков. Позитивное действие на ростовые процессы оказывал маннан в концентрации 500 мг/л. На вторые сутки длина проростков превышала контроль ($8,7 \pm 0,7$, а в контроле – $8,0 \pm 0,7$). Маннан в концентрации 1000 мг/л оказывал тормозящее действие и длина проростков на вторые и, особенно, десятые сутки была существенно ниже, чем в контроле. В вариантах с использованием эмульгатора угнетения роста проростков не наблюдали.

Интенсивность ростовых процессов определяли, анализируя величину прироста корней и проростков за определенный промежуток времени. Полученные данные наглядно продемонстрировали, что при длительной обработке семян пшеницы дрожжевым маннаном, предпочтение следует отдавать ДМ – 500 мг/л. ДМ в концентрации 1000 мг/л лучше использовать с эмульгатором.

Исследовали влияние дрожжевого маннана на прорастание и рост растений в полевых условиях. Следует отметить, что разница по высоте растений, которую наблюдали в зависимости от варианта обработки семян в период весеннего отрастания, сохранялась и на других этапах онтогенеза.

Проводили обработку семян пшеницы сорта Ранняя 93 экзополисахаридом, полученным из культуры бактерий рода *Pseudomonas*. Экспозиция составляла 18 час. ЭПС использовали в концентрациях 250, 500 и 750 мг/л. Через сутки энергия прорастания семян в экспериментальных вариантах была достоверно выше, чем в контроле. На 3-й день прорастания длина корней и проростков была достоверно выше лишь при концентрации элиситора в среде 500 мг/л (соответственно $54,4 \pm 1,0$ и $25,3 \pm 0,6$ по сравнению с $49,8 \pm 0,9$ и $21,2 \pm 0,5$). Прорастание семян, обработанных растворами ЭПС в концентрациях 250 и 750 мг/л проходило на уровне контроля или недостоверно превышая контроль.

Таким образом, изучение действия элиситоров биогенной природы на прорастание семян пшеницы свидетельствовало об их общем положительном влиянии на этот процесс. Более конкретные результаты исследований свидетельствовали о том, что дрожжевой маннан в концентрациях 500 мг/л и 1000 мг/л положительно влияет на начальные (2-3 суток) этапы прорастания семян пшеницы независимо от экспозиции. Обработка семян на протяжении 24 час дрожжевым маннаном отдельно и в комплексе с поверхностно-активным веществом Е 30 в большей мере оказывает стимулирующее действие на рост первичных корней, чем проростков.

Экзополисахарид из *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* в концентрации 500 мг/л достоверно повышал энергию прорастания и начальные этапы роста корней и проростков после обработки семян яровой пшеницы сорта Ранняя 93.

Литература

1. Ryals J.A., Neuenschwander U.H., Willits M.G. et al. Systemic acquired resistance // *Plant Cell*. – 1996. – 8. – P. 1809 -1819.
2. Тютепов С.А. Научные основы индуцированной болезнестойчивости. : С.-П. – 2002.- 326 с.
3. Kogel K., Beimann B. Isolation and characterization of elicitors // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 1995. – 33. – P. 240-257.
4. Van Loon L.C. Induced resistance in plants and the role of pathogenesis-related proteins // *Eur. J. Plant Pathol.* – 1997. – 103. - P.753-765.
5. Dmitriev A.P. Induction of systemic resistance in plants // *Cytology and Genetics*. – 2004. – 38, N 5. – P. 72-81.
6. Keller H., Blein J., Bonnet P., Ricci P. Physiological and molecular characteristics of elicitor-induced systemic acquired persistence in tobacco // *Plant Physiol.* – 1996. – 110, N 2. – P. 356-376.
7. Тарчевский И.А., Чернов В.М. Молекулярные аспекты фитоиммунитета // *Микология и фитопатология*. – 2000. – 34, вып. 3. – С. 1-10.
8. Chibu H., Shibayama H. Effect of chitosan applications on the growth of several crops // *Chitin and Chitosan in Life Sci.* / T. Uragami, K. Kurita, T. Fukamizo (Eds.). – 2001. – P. 235-239.
9. Devlieghere F., Vermeulen A., Debevere J. Chitosan : antimicrobial activity, interactions with food components and applicability as a coating on fruit and vegetables // *Food Microbiol.* – 2004. – N 4. – P. 703-714.

10. Козар Ф.Е., Коваленко А.Г., Зарицкий Н.М., Неборачко В.В., Романенко Н.В. Использование антивирусных веществ для оздоровления картофеля от вирусов методом культуры ткани // Цитология и генетика. – 1996. – **30**, № 6. – С. 28-32.
11. Губанова Н.Я., Чугункова Т.В., Розумна Л.Ф. Вплив полісахаридного еліситуру на схожість насіння та стійкість до хвороб рослин буряків // Физиология и биохимия культ. растений. – 2004. – **36**, № 6. – С. 478- 484.
12. Чугункова Т.В., Губанова Н.Я. Использование полисахаридного элиситора в исследованиях *in vitro* для повышения морфогенеза и устойчивости регенерантов свеклы к бактериозу // Физиология и биохимия культ. растений. – 2006. – **38**, № 5. – С. 359- 361.
13. А.с. SU 1659053 А1, кл. А 61 К 35/76. Способ получения антивирусного препарата из дрожжей / А.Г.Коваленко, А.Д.Бобырь, А.А.Баркалова, Т.Д.Грабина. – Опубл. 30.06.91. – БИ № 24.
14. Mazzucchi U., El-Banobi F., Rudolph K. Inhibition of hypersensitive reaction in tobacco leaves by extracellular polysaccharides from phytopathogenic pseudomonads //Phytopathol. Z. – 1984. – **111**, N 3. – P. 203-208.

Резюме

Досліджено вплив різних концентрацій дріжджового манану із *Candida maltosa* та його композицій з поверхнево-активною речовиною на енергію проростання насіння, довжину пагонів і корінців. Проаналізовано відмінності у показниках росту проростків, оброблених еліситором у різних концентраціях, у порівнянні з контролем. Виявлено оригінальні залежності росту коренів і пагонів від концентрації дріжджового манану за наявності емульгатора в розчинах при обробці насіння пшениці протягом 24 годин. Вивчено дію екзоцелюлярного полісахариду із *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* на проростання насіння пшениці.

Исследовано влияние различных концентраций дрожжевого маннана из *Candida maltosa* и его композиций с поверхностно-активным веществом на энергию прорастания семян, длину побегов и корешков. Проанализированы отличия в показателях роста проростков, обработанных элиситором в разных концентрациях, в сравнении с контролем. Выявлены оригинальные закономерности роста корней и побегов в зависимости от концентрации дрожжевого маннана в присутствии эмульгатора при обработке семян пшеницы в течение 24 часов. Исследовано действие экзоцеллюлярного полисахарида из *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* на прорастание семян пшеницы.

Influence of various concentration mannan from *Candida maltosa* and its compositions with surface-active substances on seed germination, length of roots and shoots has been investigated. Original regularity of roots and shoots growth depend of different concentration of mannan with surface-active substances at long time of seed processing (24 hours) were revealed. Effect of extracellular polysaccharide from *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* on seed germination was studied.

ШИХЛИНСКИЙ Г.М., АКПЕРОВ А.И., ХИЯВИ К.Г., ИРАНИ Г., АКРАМИ М.

*Институт Генетических Ресурсов НАН Азербайджана,
Азербайджан, 1106, Баку, пр. Азадлыг, 155, e-mail: sh.haci@yahoo.com*

ДОМИНИРОВАНИЕ ОИДИУМОУСТОЙЧИВОСТИ ГИБРИДОВ ВИНОГРАДА ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ (F₁)

Для успешного проведения работ в направлении выведения комплексно-устойчивых сортов, обладающих хорошими хозяйственными качествами, необходимо

иметь четкие представления о закономерностях наследования признаков устойчивости и качества в F₁ [1].

Различная степень доминирования (от сверхдоминирования до промежуточного) признаков между разными комбинациями в пределах одного и того же типа комбинаций, связанная со сложной природой происхождения родительских пар, гетерозиготностью сортов винограда и полигенным характером наследования, позволяет определить комбинационную ценность сортов или гибридных форм [2].

В исследованиях генетики признаков устойчивости на гибридных поколениях семян европейско-амурского и европейско-американского происхождения было показано, что признак устойчивости к милдью, как и признак устойчивости к оидиуму, контролируется моногенно, независимо друг от друга, а также независимо от других признаков [3,4].

Материалы и методы

Для наших исследований взяли семена F₁ от 35 комбинаций скрещивания, в основном сложных межвидовых гибридов с высоким качеством урожая, обладающих комплексной устойчивостью, а также от скрещивания сложных межвидовых гибридов, обладающих различной оидиумоустойчивостью с сортами евроазиатского винограда (*V. vinifera* L.), отличающихся толерантностью, слабой и сильной восприимчивостью к болезням, обладающие, однако, высоким качеством урожая. Для изучения взяты следующие группы скрещивания: устойчивый х устойчивый; устойчивый х толерантный; устойчивый х восприимчивый; толерантный х устойчивый; толерантный х восприимчивый; восприимчивый х устойчивый; восприимчивый х толерантный.

Фитопатологическая оценка исходных родительских пар и гибридов первого поколения (F₁) проводили по разработанной лабораторией иммунитета Молдавского НИИ-ИСВ и В лабораторно-полевой методике по пятибальной шкале [5,6]. Степень доминирования оидиумоустойчивости гибридов винограда первого поколения (F₁) проводили по методике Л.Зенищевой [7].

Результаты и обсуждение

Установлено, что степень доминирования оидиумоустойчивости, как и других изучаемых признаков (филлоксероустойчивость и милдьюустойчивость) проявляется по разному, в зависимости от типа комбинаций, а также в пределах одной и той же комбинации скрещивания (Табл.).

При скрещивании высокоустойчивых материнских форм с устойчивыми отцовскими компонентами доминирование проявляется в разной степени. В группе не наблюдается полное доминирование высокоустойчивой материнской формы. Степень доминирования в целом колеблется в пределах от d = 0 до d = 3,8 (XV-21-13 х Саперави северный). Полное доминирование отцовской устойчивой формы наблюдается в комбинациях XV-14-11 х XV-10-73, XV-19-17 х V-101-10, XV-13-12 х Пламенный, XV-21-13 х СВ-12-375 свободного опыления, XV-18-39 х XV-19-66. Необходимо также отметить, что в остальных комбинациях отмечены семена, у которых средний балл устойчивости выше, чем у родителей и, они, по оидиумоустойчивости, приближаются к выносливым.

Таблица

Степень доминирования оидиумоустойчивости F₁

Комбинации скрещивания	Средний балл устойчивости			Степень доминирования d, %
	мать	отец	F ₁	
Устойчивые х устойчивые				
XV-18-39 х XV-19-66	1	1	2,16	0
XV-21-13 х Саперави северный	1	2	3,4	3,8
XV-21-13 х Саперави	1	2	3,17	3,34

XV-21-13	х СВ-12-375	1	2	2,42	1,61
XV-21-13	х СВ-12-375 свободного опыления	1	2	1,83	0,66
XV-13-12	х Пламенный	1	2	2,11	1,22
XV-21-13	х Сапериави	1	2	2,47	1,94
XV-14-11	х XV-10-73	1	2	2,0	1,0
XV-19-77	х V-101-10	1	2	1,79	0,58
Устойчивые х толерантные					
XI-38-55	х Маршал Фош	2	2	2,53	0
СВ-12-375	х Фетяска регала	2	3	2,59	0,18
СВ-12-375	х Агостенга	2	3	3,5	2,0
XI-38-55	х Марсельский черный ран.	2	3	1,85	-1,3
XI-60-43	х XI-38-92	2	3	2,2	-0,6
XI-47-114	х Агостенга	2	3	1,95	-1,1
Устойчивые х восприимчивые					
СВ-12-375	х Пино гри	2	4	2,94	-0,06
СВ-12-375	х Греческий розовый	2	4	2,61	-0,39
СВ-12-375	х Фетяска мускатная	2	4	3,06	-0,06
V-102-53	х Мускат темно-синий ранний	2	4	3,0	0
Толерантные х устойчивые					
Клерет	х XI-18-43	3	1	2,68	0,66
V-105-65	х XI-39-40	3	1	2,0	0
V-83-3	х XV-37-52	3	2	2,48	-0,04
V-83-3	х Мугурел	3	2	1,65	-1,7
XI-37-17	х V-93-23	3	2	2,67	0,34
Толерантные х восприимчивые					
СВ-18-315	х Мускат темно-синий ранний	3	4	2,2	-2,6
V-95-1	х XII-58-90	3	4	2,05	-2,9
Слабовосприимчивые и восприимчивые х устойчивые					
Купрашвили сеули	х XV-18-14	3,5	1	2,59	0,06
Купрашвили сеули	х XV-19-66	3,5	1	2,83	0,22
Купрашвили сеули	х XV-18-29	3,5	2	2,93	-0,07
Ркацителы	х СВ-12-375	3,5	2	3,56	0,04
Греческий розовый	х XV-18-31	4	1	3,12	0,41
Греческий розовый	х XV-18-28	4	1	2,89	0,26
Слабовосприимчивые и восприимчивые х толерантные					
Купрашвили сеули	х XIV-28-27	3,5	3	3,08	-0,84
XI-22-54	х XV-12-59	4	3	2,35	-2,3
V-97-1	х Иския	4	3	2,04	-2,92

Изучение степени доминирования оидиумоустойчивости F₁ в другой группе скрещивания, устойчивых материнских компонентов с толерантными отцовскими сортами (*V. vinifera* L.) показало, что в этой группе доминирование проявляется в разной степени и разном направлении. Например, полное доминирование устойчивой материнской формы наблюдается в комбинациях скрещивания XI-38-55 х Марсельский черный ранний и XI-47-114 х Агостенга, а в трех семьях XI-38-55 х Маршал Фош, СВ-12-375 х Фетяска регала и XI-60-43 х XI-38-92 наблюдается неполное доминирование устойчивой отцовской формы. Только в одной семье (СВ-12-375 х Агостенга) наблюдается сверхдоминирование худшего родительского компонента, т.е. Агостенги. Коэффици-

коэффициент доминирования самый высокий $d = 2$. В целом по группе коэффициент доминирования наблюдается от нуля (XI-38-55 x Маршал Фош) до $d = 2$ (СВ-12-375 x Агостенга).

Анализ степени доминирования оидиумоустойчивости в F₁ при скрещивании устойчивых материнских форм с восприимчивыми отцовскими сортами показал, что коэффициент доминирования в трех комбинациях находится в пределах нуля. В этих комбинациях (СВ-12-375 x Пино гри, СВ-12-375 x Греческий розовый и СВ-12-375 x Фетяска мускатная) доминирование носит промежуточный характер по признаку оидиумоустойчивости. В одной семье (СВ-12-375 x Греческий розовый) наблюдается неполное доминирование устойчивой материнской формы. В этой группе, следовательно, показатель коэффициента доминирования очень незначительный и колеблется в пределах от нуля до $d = -0,39$.

При скрещивании толерантных материнских форм с устойчивыми отцовскими компонентами, как и в предыдущей группе, доминирование проявляется в разной степени. Коэффициент доминирования колеблется от нуля (V-105-65 x XI-39-40) до $d = -1,7$ (V-83-3 x Мугурел). Сверхдоминирование устойчивого отцовского сорта, т.е. Мугурел, отмечено в комбинации V-83-3 x Мугурел, а в семье V-105-65 x XI-39-40 степень доминирования находится в пределах нуля, что свидетельствует о промежуточном характере наследования оидиумоустойчивости. В двух комбинациях (Клерет x XV-18-43 и XI-37-17 x V-83-3) наблюдается проявление неполного доминирования выносливой материнской формы, а в семье V-83-3 x XV-37-52 – неполное доминирование выносливой отцовской формы.

В группе скрещиваний толерантных материнских форм с отцовскими восприимчивыми компонентами в обеих комбинациях группы получены идентичные данные по признаку оидиумоустойчивости. Коэффициенты доминирования в этих семьях (СВ -18-315 x Мускат темно-синий ранний и V-95-I x XII-58-90) очень незначительно отличаются (соответственно $d = -2,6$ и $d = -2,9$). Эти отрицательные коэффициенты свидетельствуют о сверхдоминировании выносливой материнской формы.

Анализируя полученные данные по степени доминирования оидиумоустойчивости в F₁ при скрещивании восприимчивых сортов евроазиатского винограда с устойчивыми отцовскими компонентами приходим к убеждению о том, что степень доминирования в этой группе проявляется в разной степени. В семье Греческий розовый x XV-18-31 проявляется неполное доминирование восприимчивой материнской формы, хотя и коэффициент доминирования положительный ($d = 0,41$). В пяти семьях (Купрашвили сеули x XV-18-14, Купрашвили сеули x XV-18-29, Купрашвили сеули x XV-19-66, Греческий розовый x XIV-18-28 и Ркацители x СВ-12-375) отмечено промежуточное доминирование по признаку оидиумоустойчивости.

В группе скрещивания восприимчивых материнских компонентов с толерантными отцовскими компонентами во всех комбинациях отмечено отрицательное доминирование. Коэффициент доминирования в целом по группе колеблется от $d = -0,84$ (Купрашвили сеули x XIV-28-27) до $d = -2,92$ (V-97-1 x Иския). В комбинации Купрашвили сеули x XIV-28-27 имеет место полное доминирование выносливой отцовской формы.

Выводы

В потомстве F₁ от скрещиваний различных по степени устойчивости родительских компонентов величина коэффициента доминирования колеблется в широких пределах с тенденцией к промежуточному доминированию с отрицательным знаком, что свидетельствует о возможности проведения эффективного отбора по признаку оидиумоустойчивости.

Литература

1. Гуменюк Л.Г. Гибридологический анализ гибридных сеянцев винограда F₁ по устойчивости и качеству // Защита винограда и плодовых культур от вредителей и болезней.- Кишинев: Картя Молдовеняскэ.-1979.-С. 71-83.

2. Недов П.Н., Агапова С.И. Закономерности наследования признаков устойчивости винограда к грибным болезням, филлоксеру и морозу // Садоводство и виноградарство Молдавии.- 1989, № 11.-С. 34-37.

3. Штин Л.Т. Создание доноров устойчивости к милдью и оидиуму для селекции интенсивных сортов винограда // Генетические основы селекции на иммунитет плодовых, ягодных культур и винограда.- Мичуринск.-1987.-С. 79-87.

4. Филиппенко И.М., Штин Л.Т., Филиппенко Л.И. Результаты и перспективы селекции винограда на комплексную устойчивость // Перспективы генетики и селекции винограда на иммунитет.-Киев: Наукова Думка.- 1988.- С. 77-83.

5. Новые методы фитопатологических и иммунологических исследований в виноградарстве (под ред. д.б.н. проф. П.Н.Недова).-Кишинев: Штиинца.-1985.-138 с.

6. Войтович К.А. Новые комплексноустойчивые столовые сорта винограда и методы их получения.-Кишинев: Картя Молдовеняскэ.-1987.-225 с.

7. Зенищева Л. Наследуемость количественных признаков, определяющих устойчивость растений к полеганию // Сельскохозяйственная биология.-1968, Т.3. № 5.-С. 790-794.

Резюме

Была изучена степень доминирования оидиумоустойчивости гибридов первого поколения (F₁), полученных в результате скрещивания родительских пар, отличающихся различной устойчивостью к патогенам. В результате исследования, среди полученных гибридов винограда, были выявлены формы с положительной, отрицательной и промежуточной степенью доминирования, а также равной нулю.

The degree of domination oidium resistance hybrids of the first generation (F₁), the parental pairs received as a result of crossing distinguished by various stability to pathogen has been investigated. As a result of research, among the received hybrids of a grapes, forms with a positive, negative and intermediate degree of domination, and also equal to zero have been revealed.

ШОФЕРИСТОВ Е.П.

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр УААН, Украина, 98648, АР Крым, г. Ялта, пгт. Никита, e-mail: fruit_culture@mail.ru

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНОПЛАЗМЫ *PERSICA KANSUENSIS* (REHD.) KOVAL. ET KOSTINA В СЕЛЕКЦИИ СОРТОВ И ПОДВОЕВ НЕКТАРИНА

Персик Ганьсу, Ганьсунтао, персик ганьсуйский – *Persica kansuensis* (Rehd.) Koval. et Kostina in Bull. Appl. Bot. (Plant Breed.) 8, 4: 75 (1935), *Prunus kansuensis* Rehder in Jour. Arnold. Arb. 3: 21 (1921), *Amygdalus kansuensis* Skeels in Proc. Biol. Soc. Washington, 38: 87 (1925) [6]. Персик Ганьсу наиболее близкий к персику обыкновенному – *P. vulgaris* Mill. (*Prunus persica* (L.) Batsch) дикий вид из провинции Ганьсу и Шэньси, эндем Китая. Являясь наиболее морозостойким персиком Китая, представляет интерес для селекционной работы [1]. Это весьма редкостный вид персика. Он представляет ценность как исходная форма для выведения семенных подвоев, зимостойких и устойчивых к мучнистой росе сортов персика [1, 2, 6]. Следовательно, вовлечение в селекционный процесс нектарина геноплазмы *P. kansuensis* является перспективным.

Постановка проблемы. Современный генофонд нектарина интродукции и селекции Никитского ботанического сада – Национального научного центра (НБС-ННЦ) в значительной степени восприимчив к мучнистой росе. В Крыму отсутствуют маточники семенного подвоя сорта Подвойный 1 (Спутник 1) селекции Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины для персика обыкновенного и нектарина. Таким образом, использование геноплазмы *P. kansuensis* в селекции сортов и подвоев нектарина перспективно и своевременно.

Цель исследований – создание, первичное изучение и сохранение исходного материала и межвидовых гибридов между нектарином и персиком Ганьсу, выделение ценных генотипов для дальнейшего совершенствования сортов нектарина и изучения в качестве подвоев.

Объекты и методы исследования. Исследования проводили в соответствии с долгосрочным тематическим планом отдела южных плодовых культур на базе коллекционно-селекционных насаждений НБС-ННЦ по общепринятым методикам [3-5]. В гибридизации использованы сорта нектарина – *Persica vulgaris* Mill. subsp. *nectarina* (Ait.) Shof. [*Prunus persica* (L.) Batsch subsp. *nectarina* (Ait.) Shof., *P. vulgaris* (L.) Batsch subsp. *nucipersica* Dipp.] и *P. kansuensis*.

Результаты и обсуждение. Гибридизацию нектарина с *P. kansuensis* осуществляем в НБС-ННЦ более 20 лет (с 1987 г.) и проводим по настоящее время. Из числа гибридных семян в F₂ от самоопыления гибрида F₁ 70-88 (нектарин Старк Делишес × *P. kansuensis*) нами впервые в Украине выделена межвидовая инбредная голоплодная форма нектарина Нектаганьсу I₁ 599-91, отличающаяся комплексной устойчивостью к мучнистой росе и курчавости листьев персика (на искусственном инфекционном фоне). Опушенные межвидовые гибридные формы (593-91, 595-91, 596-91, 597-91, 601-91 и др.) из популяции этих же инбредных семян также проявили устойчивость к выше названным заболеваниям. Плоды у них были мелких размеров и низких вкусовых достоинств. Практической ценностью этих гибридов является комплексная устойчивость к грибным заболеваниям.

Заслуживает внимания изучение в питомниководстве плодовых опушенных генотипов межвидовых гибридов Персиганьсу F₁ 55-99, Персиганьсу F₁ 57-99, Персиганьсу F₁ 58-99, Персиганьсу F₁ 60-99, Персиганьсу F₁ 61-99, Персиганьсу F₁ 62-99, Персиганьсу F₁ 65-99. Они отличаются признаком мужской стерильности цветка и устойчивостью к мучнистой росе и являются ценным исходным материалом для селекции. Приводим краткое их описание.

Персик Ганьсу (отцовская форма). Плоды очень мелкие, средней массой 22-26 г, округлой формы. Вершина и основание – округлые. Брюшной шов слабый. Кожица опушена слабо, средней толщины и плотности, с плода снимается легко. Основная окраска – белая, покровная – отсутствует. Мякоть белая, волокнистой консистенции, нежная, средней сочности, без аромата. Плоды малосъедобны, кислые, с горечью. Дегустационная оценка плодов 2 балла (по 5-балльной шкале). Косточка темно-коричневого цвета, от мякоти отделяется хорошо, средняя масса 2,2-3 г. Вкус семени – горький. Время массового созревания плодов – 1-я декада сентября.

Гибридные формы (нектарин × *P. kansuensis*).

Персиганьсу F₁ 55-99. Плоды очень мелкие, средней массой 24 г, округло-овальной формы со вдавленной вершиной и притупленным основанием. Брюшной шов слабый. Кожица опушена средне, средней толщины и плотности, с плода снимается легко. Основная окраска – белая, покровная – отсутствует. Мякоть белая, волокнистой консистенции, нежная, сочная, без аромата. Плоды кислые. Дегустационная оценка плодов 3 балла. Косточка малинового цвета, от мякоти отделяется плохо, средней массой до 4 г. Время массового созревания плодов – 1-я декада сентября. При созревании плоды осыпаются.

Персиганьсу F₁ 57-99. Плоды очень мелкие, средней массой 31 г, яйцевидной

формы с заостренной вершиной и вытянутым основанием. Брюшной шов выражен в средней степени. Кожица с сильным опушением, средней толщины и плотности, с плода не снимается. Основная окраска – кремовая, покровная – розовая, в виде точек и штрихов, занимает до 25% поверхности. Мякоть кремовая, у косточки малиновая, слегка темнеет на воздухе, волокнистой консистенции, средней плотности и сочности, со слабым ароматом. Вкус пустой с сильным превалированием кислоты. Дегустационная оценка плодов 3 балла. Косточка карминовая, от мякоти отделяется хорошо, средней массой 3 г. Вкус семени – горький. Время массового созревания плодов – 3-я декада августа. При созревании плоды осыпаются.

Персиганьсу F₁ 58-99. Плоды мелкие, средней массой 30 г, округло-овальной формы. Вершина и основание – округлые. Брюшной шов слабый. Кожица опушена средне, тонкая, с плода снимается легко. Основная окраска – белая, покровная – карминовая, в виде точек, занимает 25-50% поверхности. Мякоть белая, волокнистой консистенции, средней плотности и сочности, со слабым ароматом. Во вкусе превалирует кислота и чувствуется горечь. Дегустационная оценка плодов 3 балла. Косточка от мякоти отделяется хорошо, средней массой 2,8 г. Время массового созревания плодов – 1-2-я декады сентября.

Персиганьсу F₁ 60-99. Плоды очень мелкие, средней массой 23,8 г, округлой формы. Вершина округлая, основание притупленное. Брюшной шов выражен в средней степени. Кожица опушена средне, средней толщины и плотности, с плода не снимается. Основная окраска – белая, покровная – розовая, в виде точек, занимает до 25% поверхности. Мякоть белая, возле косточки розовая, волокнистой консистенции, средней плотности и сочности, со средним ароматом. Во вкусе превалирует кислота и чувствуется горечь. Дегустационная оценка плодов 3,5 балла. Косточка светло-карминового цвета, от мякоти отделяется средне, массой 3,8 г. Время массового созревания плодов – 3-я декада августа.

Персиганьсу F₁ 61-99. Плоды мелкие, средней массой 28,7 г, округло-овальной формы. Вершина и основание – округлые. Брюшной шов слабый. Кожица опушена слабо, средней толщины и плотности, с плода снимается с трудом. Основная окраска – кремово-желтая, покровная – розовая, в виде точек, занимает менее 5% поверхности. Мякоть кремовая, волокнистой консистенции, средней плотности, сочная, без аромата. Вкус пустой, превалирует кислота. Дегустационная оценка плодов 3 балла. Косточка карминового цвета, от мякоти отделяется средне, массой 3,3 г. Время массового созревания плодов – 3-я декада августа.

Персиганьсу F₁ 62-99. Плоды очень мелкие, средней массой 18-23 г, овальной формы с округлой вершиной и притупленным основанием. Брюшной шов слабый. Кожица опушена средне, средней толщины и плотности, с плода не снимается. Основная окраска – кремовая, покровная – карминовая, в виде точек, занимает до 50% поверхности. Мякоть кремовая, слегка темнеет на воздухе, волокнистой консистенции, средней плотности и сочности, со слабым ароматом. Во вкусе превалирует кислота. Дегустационная оценка плодов 3 балла. Косточка карминово-коричневого цвета, от мякоти отделяется плохо, средней массой 3,3 г. Вкус семени горький. Время массового созревания плодов – 1-я декады сентября. При созревании плоды осыпаются.

Персиганьсу F₁ 65-99. Плоды мелкие, средней массой 30-32 г, округлой формы. Вершина слегка вдавленная, основание притупленное. Брюшной шов слабый. Кожица опушена сильно, средней плотности, с плода не снимается. Основная окраска – кремово-желтая, покровная – карминовая, в виде точек, занимает до 5% поверхности. Мякоть кремовая, возле косточки розовая, волокнистой консистенции, средней плотности, сочная, со слабым ароматом. Во вкусе превалирует кислота и чувствуется горечь. Дегустационная оценка плодов 3 балла. Косточка карминово-коричневая, от мякоти отделяется хорошо, средней массой 3,5 г. Вкус семени горький. Время массового созревания плодов – 1-2-я декады сентября. При созревании плоды

осыпаются.

Интерес для изучения в качестве клоновых подвоев для персика обыкновенного и нектарина представляют генотипы бесплодных 8-летних гибридов F₁, отличающиеся обильным цветением (4-5 баллов) и устойчивостью к мучнистой росе персика. В их числе формы: 40-99, 54-99, 56-99, 60-99, 63-99, 64-99, а также бесплодная 4-летняя форма 126-04 (нектарин × *P. kansuensis*) × свободное опыление.

Выводы

В Украине в Никитском ботаническом саду более 20-ти лет используем в селекции нектарина геноплазму *Persica kansuensis*. Изучены межвидовые гибриды, выделены ценные генотипы, которые рекомендованы для селекции и питомниководства. На искусственном инфекционном фоне выделена инбредная голоплодная форма нектарина Нектаганьсу I₁ 599-91, отличающаяся комплексной устойчивостью к мучнистой росе и курчавости листьев персика.

Перспективы дальнейшей работы

Генотипы межвидовых гибридов между нектарином и *Persica kansuensis*, отличаются признаком мужской стерильности цветка и устойчивостью к грибным заболеваниям, являются ценным исходным материалом для теоретически-поисковых исследований и практического использования в совершенствовании сортов нектарина. Плодовитые селекционные формы рекомендуем использовать для изучения в качестве семенного подвоя, а бесплодные – как клоновые подвои для персика и нектарина в условиях юга Украины.

Литература

1. Драгавцев А.П. Персик ганьсуйский (*P. kansuensis* (Rehd.) Koval. et Kostina) // Плодоводство в Китае. – М.: Колос, 1966. – С. 76.
2. Еремин Г.В. Персик // Общая и частная селекция и сортоведение плодовых и ягодных культур / Г.В. Еремин, А.В. Исачкин, И.В. Козаков и др. / Под ред. Г.В. Еремина. – М.: Мир, 2004. – С. 329-341.
3. Интенсификация плодовых культур // Труды Никит. ботан. сада / Под ред. В.К. Смыкова и А.И. Лищука. – Ялта, 1999. – Т. 118. – 216 с.
4. Рябов И.Н. Сортоизучение и первичное сортоиспытание косточковых плодовых культур в Государственном Никитском ботаническом саду // Труды Никит. ботан. сада. – Ялта, 1969. – Т. 41. – С. 5-83.
5. Хлопцева И.М., Шарова Н.И., Корнейчук В.А. Широкий унифицированный классификатор СЭВ рода *Persica* Mill. – Л., 1988. – 46 с.
6. Holub J. Botanická klasifikace rodu *Persica* Mill. a význam jednotlivých druhů // Vědecké práce ovocnářské. Výzkumný a Šlechtitelský ústav ovocnářský v Holovousích. – 1977. – № 6. – Р. 301-324.

Резюме

Впервые в Украине с 1987 г. в селекции нектарина использована геноплазма *Persica kansuensis* (Rehd.) Koval. et Kostina. Созданы плодовитые и бесплодные межвидовые гибриды. Выделены генотипы, отличающиеся признаком мужской стерильности цветка и устойчивые к мучнистой росе (*Sphaerotheca pannosa* (Wallr.) Lévl.).

Вперше в Україні з 1987 р. в селекції нектарина використано геноплазму *Persica kansuensis* (Rehd.) Koval. et Kostina. Створено плідні та безплідні міжвидові гібриди. Виділено генотипи, що відрізняються ознакою чоловічої стерильності квітки та є стійкими проти борошнистої роси (*Sphaerotheca pannosa* (Wallr.) Lévl.).

The genoplasm of *Persica kansuensis* (Rehd.) Koval. et Kostina has been used in nectarine selection for the first time in Ukraine since 1987. Fertile and nonfertile interspecific hybrids have been obtained. Genotypes with male flower sterility and resistant to

Sphaerotheca pannosa (Wallr.) Lév. have been selected.

ЩИПАК Г.В., СУВОРОВА Е.Ю., ПАНЧЕНКО И.А., ЩИПАК В.Г., ГРИНЬ В.О., СОТНИКОВ Д.А.

Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева,

Украина, 61060, Харьков, пр. Московский, 142, e-mail: ppi@kharkov.ukrtel.net

СЕЛЕКЦИЯ ОЗИМЫХ ТРИТИКАЛЕ НА УЛУЧШЕНИЕ ХЛЕБОПЕКАРНЫХ СВОЙСТВ

В мире происходит увеличение площадей тритикале, чему способствует высокая урожайность и широкие возможности в использовании зерна на пищевые, технические и кормовые цели [1]. Имеющийся сортимент тритикале характеризуется невысокими хлебопекарными свойствами [2-5]. Первые (АД 206, АД 3/5, АД 60) и последующие озимые сорта тритикале (АД 42, АД 256, АДМ4, Папсуевськэ, Прорыв, Союз и др.) отличаются высокой амилотической активностью, формируют слабую, чрезмерно расплывающуюся клейковину. Мука из тритикале неохотно принимается пекарями, поскольку для изготовления хорошего хлеба надо применять длительный трехфазный процесс ферментации на заквасках, либо совершенствовать технологии выпечки с целью умеренной инактивации амилаз.

Низкие хлебопекарные свойства гексаплоидных тритикале связывают с полным или частичным отсутствием D – генома. Октоплоидные и замещенные гексаплоидные формы, имеющие D – хромосомы, проявляют относительно лучшие технологические свойства [6,7]. Эта зависимость выявлена у единичных образцов, не получивших распространение в производстве. Необходимость совершенствования хлебопекарных свойств тритикале обуславливает поиск новых подходов к созданию сортов, формирующих зерно со стабильно повышенными технологическими показателями, что обеспечит производство продуктов питания хорошего качества и повысит роль тритикале как новой хлебной культуры.

Материалы и методика

В 1993...2008 годах исследовали популяции и линии гексаплоидных тритикале (3,2 тыс. образцов), созданных внутривидовой гибридизацией форм с разным типом развития. Посевы проводили по черному пару на черноземной (лесостепь, Харьков) и супесчаной почве (острозасушливая степь, Мариуполь). Площадь делянок экологических испытаний 1 м², конкурсных – 10 м², повторность – соответственно 2 и 6-кратная. Качество муки, теста и хлеба определяли по Методике государственного сортоиспытания [8]. Проводили хлебопекарную оценку смесей, приготовленных по массе из тритикальной муки, а также смесей тритикале с пшеницей IV-VI классов с долей 30, 50 и 70%. Смесительную способность оценивали по критерию E [9].

Результаты и обсуждение

В Институте растениеводства им. В.Я. Юрьева качество хлеба из тритикале анализируется более 35 лет. Изучено 5,3 тыс. сортов и линий, созданных преимущественно методом отдаленной гибридизации по схеме F₁ пшеница/рожь//тритикале. После генетического межродового «взрыва» отобрать комплексно-ценные формы с повышенными хлебопекарными свойствами не удалось. Ослабления негативного влияния R – генома и большей гармонизации белков пшеницы и ржи у тритикале, вероятно, можно достичь методом ступенчатой внутривидовой гибридизации с последующей длительной селекционной проработкой. Для этого необходимы доноры качества клейковины, теста и хлеба. Ограниченность генофонда сдерживает создание сортов озимых тритикале с более высокими хлебопекарными свойствами.

Применение внутривидовой гибридизации и индивидуального отбора элитного растения пока еще не привело к созданию сортов тритикале со сбалансированным на высоком уровне качеством клейковины. В тоже время возможным стало получение комплексно-ценных пшенично-ржаных амфидиплоидов с повышенным уровнем проявления некоторых показателей качества муки, теста и хлеба [8]. Улучшить технологические свойства можно созданием синтетических сортов, объединяя соответствующие линии, отобранные из одной или разных гибридных популяций.

Поставленная цель достигалась поэтапно. В озимо-яровых гибридных популяциях тритикале отбирали линии с хорошим и стабильным проявлением качества муки, теста, смесительной способности. Такие генотипы выявили среди форм с альтернативным типом развития [10]. Двуручки АД 8/192, АД 416-1466, АД 551-1222 имеют высокое содержание белка 15...17%, клейковины 25...32%, ИДК 45...75 е.п., силу муки более 200 е.а. Последнее, особенно важно, поскольку этот показатель обычно был очень низким и варьировал от 20 (Папсуевськэ) до 120 е.а. (Амфидиплоид 42). Двуручкам присущ и комплекс других хозяйственно-ценных признаков: оптимальная высота растений, высокопродуктивный колос с многоцветковыми колосками, зерно пшеничного типа, устойчивость к болезням. Из недостатков форм альтернативного типа развития следует отметить позднеспелость при весеннем посеве, среднюю зимостойкость. Однако, как и тритикале в целом, двуручки формируют клейковину, сбалансированную преимущественно на низком уровне.

Включение лучших двуручек в озимый генофон – следующий этап улучшения озимых сортов тритикале по урожайным, адаптивным и технологическим свойствам. Из популяций от скрещиваний двуручек с озимыми путем многолетних отборов создали озимые сорта и линии тритикале, близкие к пшенице по соотношению белковых фракций, с повышенным содержанием белка и лизина, высокими отдельными показателями качества муки, теста, смесительной способности. Поиск наиболее оптимальных смесей привел к выведению двух многолинейных сортов с повышенными хлебопекарными свойствами: Гарне (внесен в Реестр сортов растений Украины с 2003, России – 2009 года) и Раритет, зарегистрированный в Украине с 2008 года.

В родословную сорта Раритет вошли гексаплоидные тритикале: озимые АД 206, АД 3/5, АД 547; двуручки АД 77, АД 77/75, АД 8/192 (все Украина); яровые 6ТА418 (США), Харьковский 41, Аист (Украина). Широкая генетическая основа гибридной популяции обеспечивает большую вероятность формирования и отбора желаемых комплексно-ценных форм. Для их выявления популяции и линии испытывали в 1993...2003 годах в условиях лесостепи и острозасушливой степи. В итоге отселектирована 51 высокоадаптивная линия с контрастными показателями качества муки и клейковины: ИДК 45...120 е.п., число падения 236...394 сек., упругость теста 40...95 мм, растяжимость теста 30...110 мм (табл. 1). Модификация качества клейковинного комплекса достигается объединением соответствующих линий. Положительный смесительный эффект происходит при взаимодействии контрастных белковых компонентов – повышенной упругости теста одних (АД 332-39, АД 332-41 и др.) и уникальных по растяжимости других линий тритикале, в данном случае той же гибридной комбинации (АД 332-17, АД332-31 и др.). С 2002 года генетическую основу сорта Раритет составили линии с контрастными показателями качества теста: растяжимость до 86 мм, упругость

Таблица 1 – Технологические свойства зерна озимых линий тритикале и сорта Раритет, созданного на их основе (2001 г)

Линия, сорт, показатель	Клейковина		Тесто, мм		Сила муки, е.а.	Объем хлеба, мл	Пористость, балл	Общая хлебопекарная оценка, балл
	содержание, %	ед. ИДК	упругость	растяжимость				
Линии (n=51), $\bar{x} \pm S_x$	17,4 \pm 0,6	70 \pm 1,3	76,4 \pm 1,4	44,8 \pm 1,6	150 \pm 4,3	416 \pm 4,5	7,0 \pm 0,1	7,4 \pm 0,1
lim	8-25	45-90	47-96	28-88	78-222	370-520	5-9	5,6-8,8
Раритет	20	70	71	70	183	430	8	7,8
Амфидиплоид 42, стандарт	18	90	53	46	92	410	3	5,0
Пшеница озимая Донецкая 48, стандарт	29	90	57	98	183	630	9	7,0

Таблица 2 – Качество зерна тритикале и пшеницы (среднее за 6 лет, 2001...2008 гг. *)

Культура, сорт	Содержание белка в зерне, %	Клейковина		Тесто			Сила муки, е.а.	Хлеб	
		содержание в муке, %	ед. ИДК	упругость (P), мм	растяжимость (L), мм	P/L		объем, мл	общая хлебопекарная оценка, балл
Тритикале озимое: Амфидиплоид 256**	10,7	15,8	77	44	39	1,1	62	358	4,8
Раритет	11,2	18,3	47	66	76	0,9	181	498	9,0
Гарне	10,7	20,2	70	50	61	0,8	111	452	8,5
Тритикале яровое Аист**	13,4	20,8	58	49	68	0,7	108	385	6,0
Пшеница озимая Харус**	11,8	27,0	57	83	80	1,0	269	570	7,2
Пшеница яровая Харьковская 26 **	13,4	32,2	90	60	101	0,6	172	483	4,8

Примечание: * - 2006 год исключен из-за градобоя посевов; ** - национальный стандарт

– до 79 мм, что способствовало формированию сбалансированного клейковинного комплекса на высоком уровне (82/77), росту силы муки (222 е.а.) и получению высококачественного хлеба (9,0 баллов). На протяжении испытаний (2002...2008 годы, табл. 2) у многолинейного сорта Раритет показатели силы муки составили 144...222 е.а., объема хлеба 420...550 мл, общей хлебопекарной оценки – 8,9...9,0 баллов, смесительной способности Е – 17,8...20,0% и были наилучшими среди сортимента тритикале Института растениеводства и других учреждений. Полученный сорт превышает стандарт Амфидиплоид 256 по силе муки на 192%, объемному выходу хлеба на 39%, общей хлебопекарной оценке – в 1,9 раза.

Выводы

Созданы многолинейные сорта Гарне и Раритет с высоким для пшенично-ржаных амфидиплоидов уровнем хлебопекарных и смесительных свойств, что дает возможность использовать муку тритикале в хлебопекарном производстве в чистом виде и для улучшения пшеницы IV-VI классов.

Литература

1. Тритикале России. – Сб. материалов заседания секции тритикале РАСХН, 8-9 июля 1999 г / отв. ред. А.И. Грабовец. – Ростов-на-Дону. – 2000. – 132с.
2. Сокол Н.В., Донченко Л.В., Лакеу М.Й. и др. Возможности тритикале в хлебопечении с использованием пектина. – Материалы н.-пр. конференции «Зеленая революция П.П. Лукьяненко». – Краснодар: «Сов. Кубань», 2001. – С.386-392.
3. Tsvetkov S.M., Stoeva V. Bread making quality of winter hexaploid triticale (x. Triticosescale Wittmack) in Bulgarid // Bulgarian Journal of Agr. Science. – 2003. - №9. – P.203-208.
4. Сиволап Ю.М., Галаев О.В., Рибалка О.І., Тищенко В.Д. Молекулярно-генетичні й технологічні особливості озимого тритикале сорту Папсуєвське // Вісник аграрної науки. – 2005. - №5. – С.43-46.
5. Борес Д., Раковська М. Химическая и биологическая оценка возделываемых в Польше сортов тритикале // Тритикале в Восточной Европе. – Малышин. – 1990. – С.141-152.
6. Федорова Т.Н., Беркутова Н.С., Лазарева Е.Н. Биохимические и технологические особенности зерна октоплоидных (8х) тритикале // Селекция и семеноводство. – 1988. - №6. – С.12-15.
7. Triticale. A Promising Addition to the World's Cereal Grains // National Academy Pres. – Washington. – 1989. – P.35-41.
8. Методи визначення показників якості рослинної продукції. Методика державного сорто випробування сільськогосподарських культур / Під ред. О.М. Гончара. – К. Алефа, 2000. – Вип.7. – С.6-41.
9. Осипова С.В., Бебякин В.М., Кулеватова Т.Б., Андреева Л.В. Смесительная ценность сортов озимой ржи по критериям хлебопекарных качеств на основе эффектов смешивания и улучшения // Доклады РАСХН. – 2008. - №1. – С.5-7.
10. Щупак Г.В. Селекція тритікале дворучок // Селекція і насінництво. – 1998. – Вип.81. – С.38-45.

Резюме

Изложены результаты селекции озимых тритикале за 1993...2008 года на повышение технологических и смесительных свойств. Зарегистрированный в Украине с 2008 года сорт Раритет превысил стандарт Амфидиплоид 256 по силе муки на 192%, объемному выходу хлеба на 39%, общей хлебопекарной оценке – в 1,9 раза.

Надано результати селекції озимих тритікале за (1993...2008 роки) на підвищення технологічних і змішувальних властивостей. Зареєстрований в Україні з 2008 року сорт

Раритет перевищив стандарт Амфідиплоїд 256 за силою борошна на 192%, об'ємному виходу хліба на 39%, загальній хлібопекарській оцінці – у 1,9 рази.

Results of winter triticale breeding since 1993 to 2008 for hightening of technological and mixing properties are presented. The cultivar Raritet, which is entered into Official List of Plant Cultivars of Ukraine, exceeded the standard cultivar Amphidiploid 256 for strength of flour by 39%, for total bread-making value in 1,9 times.

ЯМБОРКО Н.А., ПІНДРУС А.А., РОМАНОВА К.О., КАШУБА Я.В., ДУГАН О.М.
Інститут мікробіології та вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України
Україна, 03143, Київ, вул. Заболотного 154, e-mail: kreminna@ukr.net ; wolhal@ukr.net

РІСТСТИМУЛЮЮЧІ І ДЕСТРУКЦІЙНІ ВЛАСТИВОСТІ ГРУНТОВИХ МІКРООРГАНІЗМІВ РОДУ *PSEUDOMONAS* – ДЕСТРУКТОРІВ ГЕКСАХЛОРЦИКЛОГЕКСАНУ

Ґрунти – одне з найбільших національних багатств серед природно-господарських ресурсів України. Проте, інтенсивна експлуатація земель сільськогосподарського призначення призвела до істотного збіднення, деградації і забруднення верхнього родючого шару ґрунту. Це може негативно позначатися на якості і безпеці продукції рослинництва і створює загрозу для здоров'я людей. На сьогодні активізація мікробіологічних процесів у ґрунті є основним ефективним екологічним прийомом для його очищення від забруднення пестицидами.

Одним із вагомих чинників забруднення ґрунтів є пестициди та продукти їх розпаду, одними з найстійкіших з них є хлорорганічні пестициди. Вони здатні накопичуватися в ґрунті та пригнічувати нормальне функціонування природних біоценозів у високих концентраціях, а також стабільно впливати на метаболічні процеси живої клітини у мікрокількостях, які не вловлюються її захисними системами [8].

Поширеним у практиці в Україні є інсектицид гексахлорциклогексан (ГХЦГ). Залишкові кількості ізомерів ГХЦГ можуть зберігатися в ґрунті понад 2 роки; вони стійкі до дії світла, високих температур, кислого середовища і можуть піддаватися гідролізу лише при високих значеннях рН [1,3,7].

Відомо, що хлорорганічні пестициди здатні проявляти мутагенні, тератогенні, канцерогенні властивості та зумовлювати гострі алергічні реакції у людей [2,6]. В зв'язку з цим, постає проблема екологічно безпечної деградації пестицидів у ґрунті. На сьогодні може бути перспективним використання мікробних препаратів для ремедіації забруднених угідь. Але експериментальні дані вказують на обмежене застосування: біоремедіації її використовують в 5 – 10% випадках забруднення ґрунтів у світі та 1 – 2% випадків забруднення – в Україні. Найчастіше це обумовлено високою токсичністю ґрунтів для мікроорганізмів-деструкторів [5].

Тому, метою наших досліджень було вивчення деструкційних властивостей культур мікроорганізмів, виділених із забруднених ґрунтів, дії суспензій клітин і культуральних рідин на формування паростків культурних рослин. А також і дослідження можливостей їх поєднання з іншими агрономічно цінними мікроорганізмами для створення в подальшому мікробних поліфункціональних біопрепаратів.

Матеріали і методи

У відділі загальної та ґрунтової мікробіології ІМВ НАНУ, із ґрунту місць локального забруднення пестицидами методом багаторазових пасажів та відбору за ознакою стійкості до пестицидів була виділена і селекціонована асоціація мікроорганізмів, яка отримала назву Мікрос [4]. Із неї виділено 11 штамів мікроорганізмів, стійких до ізомерів інсектициду гексахлорциклогексану (α -ГХЦГ, β -ГХЦГ, γ -ГХЦГ, δ -ГХЦГ). За ре-

зультатами попередніх досліджень було встановлено, що ізоляти №№ 1, 2, 3, 4, 4а, 5, 7, 7а, 8, 9, 9а належать до виду *Pseudomonas putida* біовар А. А клітини ізоляту №6 - належать до *Pseudomonas fluorescens* біовар V. Для порівняння ріст стимулюючих і деструкційних властивостей був відібраний фосфатмобілізуючий штам *Bacillus megaterium* ІМВ В-7168 (із колекції культур відділу загальної і ґрунтової мікробіології). Штами *Pseudomonas sp.* культивували на модифікованому середовищі Менкіної [4] на качалках при 240 об/хв і 28 °С.

Результати та обговорення

Всі виділені культури володіли здатністю розкласти інсектицид ГХЦГ, що є сумішшю чотирьох оптичних ізомерів α -, β -, γ - і δ - ГХЦГ. В таблиці 1 наведені дані залишкових кількостей ГХЦГ у культуральному середовищі після 7 діб інкубації культур-деструкторів з 2 РД пестициду..Ліндан – γ -зомер ГХЦГ, який є діючою речовиною інсектициду, найкраще розкладали *Pseudomonas putida* 3 – на 67,4%; *Pseudomonas putida* 5 – на 64,2%; *Pseudomonas putida* 7 – на 61,4% від вихідного вмісту, асоціація Мікрос розклала ліндан на 66,2%. Серед культур *Pseudomonas* α –ГХЦГ найкраще розкладав штам *Pseudomonas putida* 3 – на 69,2%, а також *Pseudomonas putida* №№5 і 7 – на 63,3- 64%. *Pseudomonas putida* 3 найкраще серед штамів *Pseudomonas* розкладав δ -ізомер ГХЦГ – на 78,3% . Високу активність розкладу усіх чотирьох ізомерів спостерігали у *B. megaterium* ІМВ В-7168: α -ізомер культура розклала на 75,1%, β -ізомер – на 63,4%, γ -ізомер – на 80,6%, δ -ізомер на 86,7%. Ізомер β -ГХЦГ серед штамів *Pseudomonas* найкраще розкладали *P. putida* 3 – на 46,3% і асоціація Мікрос – на 47,2%, деструкція інсектициду штамами *Pseudomonas putida* №№4, 5 7 і 9 була на рівні 31,1-34,9% від вихідного вмісту.

Таблиця 1.

Залишкові кількості ізомерів ГХЦГ в культуральній рідині в результаті деструкції їх мікроорганізмами.

Штами мікроорганізмів	Вміст ізомеру ГХЦГ, % від вихідного вмісту			
	α -ГХЦГ	β -ГХЦГ	γ -ГХЦГ, (ліндан)	δ -ГХЦГ
<i>Pseudomonas putida</i> 3	30,8	53,7	32,6	21,7
<i>Pseudomonas putida</i> 4	48,2	65,1	44,6	23,8
<i>Pseudomonas putida</i> 4а	54,4	71,3	45,6	27,2
<i>Pseudomonas putida</i> 5	36,7	68,0	35,8	25,5
<i>Pseudomonas putida</i> .7	36,0	69,2	38,6	26,9
<i>Pseudomonas putida</i> 9	41,1	68,9	39,0	23,3
<i>Pseudomonas putida</i> 9а	49,3	70,1	46,9	25,9
<i>B. megaterium</i> ІМВ В-7168	24,9	19,3	18,6	13,3
Асоціація Мікрос	39,8	52,7	33,7	42,7
Контроль, без мікроорганізмів	100	100	100	100

Поєднання активних культур-деструкторів пестицидів і інших агрономічно цінних мікроорганізмів може бути перспективним для створення комплексних мікробних біопрепаратів з метою поєднання процесів біоремедіації ґрунту і підвищенням його родючості.

Тому, наступним етапом роботи було вивчення взаємовідносин мікроорганізмів-деструкторів роду *Pseudomonas* і вільно існуючого азотфікстора *Azotobacter chroococcum* УКМ В-6082, а також фосфат мобілізуючого штаму *Bacillus megaterium* ІМВ В-7168

Тому, наступним етапом роботи було вивчення антагонізму мікроорганізмів-деструкторів роду *Pseudomonas* до вільноживучого азотфікстора *Azotobacter chroococcum* УКМ В-6082 і до фосфат мобілізуючого штаму *Bacillus megaterium* ІМВ В-7168. На відміну від них штами *P. putida* 3 і *P. putida* 9 не впливали на ріст азотобактеру проте

пригнічували утворення ним пігменту. Зони затримки пігментоутворення були 5-8 мм. При вивченні між популяційних взаємовідносин культур *Pseudomonas* і *B. megaterium* було виявлено зони затримки росту 5 мм на газоні *Bacillus* при накладанні блоків *P. putida*. 5 і *P. putida* 7, *P. fluorescens* 6, при накладанні *P. putida*. 9a – 10 мм, *P. putida* 3 – 3 мм.. Не пригнічували ріст *B. megaterium* культури *P. putida* 9 і *P. putida* 4a. Таким чином оптимальними претендентами для створення комплексного бактеріального препарату є штами *P. putida* 3 і *P. putida* 9, а також *P. fluorescens* 6 як єдиний виділений деструктор виду *fluorescens*

З огляду на перспективність застосування визначених культур для очищення ґрунту, необхідно було дослідити їх дію на проростання насіння тест-рослин. Для цього вивчали вплив бактеризації культурами-деструкторами в порівнянні з агрономічно цінними культурами на насіння ріпаку ярого сорту Ольга.

Так, максимальна довжина кореня спостерігалася при бактеризації насіння ріпаку *P. putida* 3. Вона перевищувала показники контролю на 52,5% (Рис.1). Композиція *Azotobacter* + *Bacillus* (8 варіант) стимулювала розвиток кореневої системи проростків на 34,8 % Застосування Азотобактеру і композицій *Azotobacter chroococcum* УКМ В-6082 + *P. putida* 3 і *Bacillus* + *P. putida* 3 стимулювало ріст кореня у проростків на 13,7-18,2 %.

У варіанті із *P. putida* 3(3 варіант) сира маса проростків була на 16%, а суха маса – на 2,5% вища за показники контролю. При бактеризації насіння *P. putida* 9 сира маса паростків зростала на 10,3%.

Позитивний вплив бактеризації на накопичення біомаси проростків відмічали при застосуванні комплексу *Bac* + *Azo* – зростання на 18,1%.

Композиція *Bacillus*+*P. putida* 9 мала позитивний вплив на накопичення в проростках сухої речовини – приріст становив 19,4% (10 варіант). Застосування потрібної бактеризації *Azotobacter*+*Bacillus*+*P. putida* 9 збільшувало вміст сухої речовини на 12,9% (Рис.1).

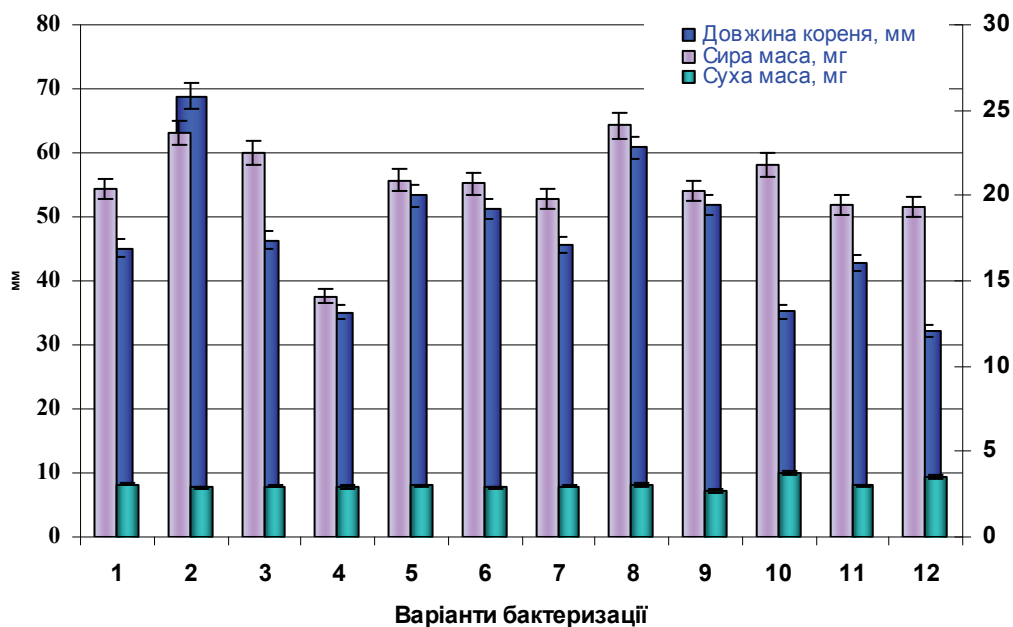


Рис. 1. Біометричні показники проростків ріпаку ярого сорту Ольга в умовах бактеризації мікробними комплексами. 1-Контроль; 2-*P. putida* 3; 3- *P. putida* 9; 4-*B. megaterium*; 5-*A. chroococcum* УКМ В-6082; 6-*A. chroococcum* +*P. putida* 3 ; 8- *A. chroococcum* +*B. megaterium*; 9- *B. megaterium*+ *P. putida* 3; 10 - *B.megaterium* + *P. putida* 9; 11- *A. chroococcum* +*B. megaterium.*+ *P. putida* 3; 12- *A. chroococcum* +*B. megaterium.*+ *P. putida* 9

Висновки

Виділено культури-деструктори гексахлорциклогексану, які здатні розкласти його ізомери на 28,7-78,3% і належать до видів *Pseudomonas putida* біовар А та *Pseudomonas fluorescens* біовар V.

На підставі деструкційних властивостей культур *Pseudomonas*, їх сумісності з агрономічно цінними культурами були відібрані штами *P. putida* 3, *P. putida* 9, *P. fluorescens* 6 для поєднання їх у поліфункціональному бактеріальному препараті з *B. megaterium* ІМВ В-7168 і *A. chroococcum* УКМ В-6082.

Виявлено стимулюючий вплив культуральних рідин культур-деструкторів у фітотестах на проростках ріпаку ярого сорту “Ольга”.

Література.

1. Алдобаев В.Н. Очистка почв от загрязнения полициклическими ароматическими углеводородами на основе применения хемотоксически активных микроорганизмов ризосферы растений: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Пушино, 2004 – 22с.
2. Андреюк К.І., Іутинська Г.О., Антипчук А.Ф., Валагурова О.В., Козирицька В.Є., Пономаренко С.П. Функціонування мікробних ценозів ґрунту в умовах антропогенного навантаження. - К.: Обереги, 2001. - 240 с.
3. Дезанов Г.О., Ткаченко С.И. Проблеми і можливі засоби захисту довкілля від токсичної дії заборонених та некондиційних пестицидів // Екологічний вісник. - 2003. - №31. - С. 23-25
4. Іутинська Г.О., Ямборко Н.А., Піндрус А.А., Мельничук С.Д., Лоханська В.Й., Баранов Ю.С., Самкова О.П. Мікробна деструкція похідних циклічних вуглеводнів (α - β - γ -гексахлорциклогексанів) у ґрунті./Наукові доповіді НАУ. – Київ, 2007. - №1(6) – 13с.
5. Стрижакова Е.Р. Влияние активированного угля на свойства почвы при биологической очистке от органических загрязнителей (на примере 3,4-дихлоранилина). - Автореф. дис. к.б.н. - М.: 2004. - 19 с.
6. Филатов Б.Н., Колодий Т.Н., Кононов В.М. Загрязнение хлорорганическими пестицидами сельскохозяйственных угодий и риск для здоровья населения Волгоградской области / Материалы конференции „Национальный план действий по экологически обоснованному управлению диоксинами / фуранами и диоксиноподобными веществами”. - Санкт - Петербург, 2001. - 245 с.
7. Qointero J. C, Moriera M.T, J.M. Lema, Feijoo G. An anaerobic bioreactor the efficient degradation of hexachlorocyclohexane (HCH) isomers in soil slurry // Chemosphere. – 2006. – 63. – P. 1005-1013.
8. Aulenta F, Moyone M, Tandoi V.Y. Enhanced anaerobic bioremediation of chlorinated solvents: environmental factors influencing microbial activity and their relevance under field conditions // Chem.Technol. and Biotechnol. – 2006. – 81. - №9. – P. 1463-1474.

Виділено культури-деструктори гексахлорциклогексану, які здатні розкласти його ізомери на 28,7-78,3% і належать до видів *Pseudomonas putida* біовар А та *Pseudomonas fluorescens* біовар V. На підставі деструкційних властивостей культур *Pseudomonas*, їх сумісності з агрономічно цінними культурами були відібрані штами *P. putida* 3, *P. putida* 9, *P. fluorescens* 6 для поєднання їх у поліфункціональному бактеріальному препараті з *Bacillus megaterium* ІМВ В-7168 і *Azotobacter chroococcum* УКМ В-6082. Виявлено стимулюючий вплив культуральних рідин культур-деструкторів у фітотестах на проростках ріпаку ярого сорту “Ольга”.

Выделены культуры-деструкторы гексахлорциклогексана, способные разлагать его изомеры на 28,7 – 78,3% и принадлежат к видам *Pseudomonas putida* биовар А и *Pseudomonas fluorescens* биовар V. На основе деструкционных свойств культур *Pseudomonas*, их совместимости с агрономически ценными культурами были выбраны

штаммы *P. putida* 3, *P. putida* 9, *P. fluorescens* 6 для объединения их в полифункциональном бактериальном препарате с *Bacillus megaterium* ИМВ В-7168 и *Azotobacter chroococcum* УКМ В-6082. Найдено стимулирующее влияние культуральных жидкостей культур-деструкторов в фитотестах на проростках репака озимого сорта «Ольга».

Isolated cultures-destructors gekсахлорциклогексан, capable to decompose its isomeric forms on 28,7 – 78,3% and represented by *Pseudomonas putida* biovar A and *Pseudomonas fluorescens* biovar V. On the base destruction properties of *Pseudomonas* cultures, their compatibility with agronomic valuable cultures were selected strains *P. putida* 3, *P. putida* 9, *P. fluorescens* 6 for association them in multifunctional bacterial composition with *Bacillus megaterium* ИМВ В-7168 and *Azotobacter chroococcum* УКМ В-6082. Was determined stimulating influence cultural liquid products destruction cultures in fitotests on the base of *Brassica napus* L. var. *oleifera* Metz sort «Olga».

SÁNDOR MAKAI¹, PÉTER SÁNDOR MAKAI¹, I. M. NESTEROVA²

¹University of West–Hungary Faculty of Agricultural and Food Sciences, Institute of Plant Production, Department of Medicinal and Aromatic Plants

Mosonmagyaróvár, Vár 2. 9200. Hungary E-mail: makais@mtk.nyme.hu

²Belarussian State Agricultural Academy, Department of production forages plants Gorki, Internationalnuy str. 4. Belarus

STUDY BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES OF *TRIGONELLA FOENUM-GRAECUM* L., *SILPHIUM PERFORATUM* L., *GALEGA ORIENTALIS* LAM, IN THE PROCESS OF THEIR INTRODUCTION, THEIR SELECTION IMPROVEMENT AND THE DEVELOPMENT OF THE CULTIVATION TECHNOLOGIES

In modern agricultural production the level of contamination and the destruction of the natural environment is rapidly increasing. So, the quality and safety of the agricultural produce is decreasing. That is why the problem of the development of scientifically grounded sustainable, ecologically safe, regenerating and viable agriculture is very acute. To achieve this it is necessary to create and support biodiversity in agricultural ecosystems by means of producing new introduced leguminous plants possessing high production potential. In selecting leguminous crops it is necessary to take into account not only their productivity (the highest output from hectare of valuable bio-mass, first of all protein) but also their environmental impact (the highest nitrogen fixing capacity on sites with low nitrogen content). It is especially important from the point of view of bio-energetic to study levels of energy accumulation of not only by leguminous plants, but various agro-cyanosis formed with their participation. All these factors contribute to research of the production and environmental potential of leguminous plants and to find out sources of its increase, to determine optimal volume and variety composition of leguminous in the process of agro-cyanosis formation.

Special attention was paid to the practical introduction of new crops on farms, their nutritious and feeding value, selection, improvement, and cultivation technologies. The technology of the new crop cultivation in condition of Belarus and Hungary will be developed, their role in crop rotation, the influence on the increase of soil fertility and nitrogen accumulation, environment and insects-entomophilies protection and in supporting biodiversity will be studied

Objectives:

- to test a belarussian variety of *Galega orientalis* Lam, variety Nesterka cultivated in conditions of Hungary;

- to estimate the economic and biological value of Hungarian varieties of *Trigonella foenum-graecum* L cultivated in different ecological conditions of Belarus, to study their productivity, feeding value and agro technical importance;
- to issue recommendations on cultivation of the above mentioned crops in fodder production, plant growing and in health protection as medicinal plants;
- to select crops possessing the largest biomass and the possibility of their use for bio-fuel production;
- to develop cultivation technologies of *Galega orientalis* Lam, variety Nesterka in conditions of Hungary and *Trigonella foenum-graecum* L in conditions of Belarus;
- to study the significance and the role of the new plants in increasing soil fertility and nitrogen accumulation, insects-entomophilies protection and the environment in supporting biodiversity.

Research object are new introduced leguminous plants possessing valuable ecological feeding and energy importance providing environmental protection, soil fertility increase, having high production potential of not only ecological highly nutritious fodder but of obtaining bio-fuel. They are *Galega orientalis* Lam, *Trigonella foenum-graecum* L. and *Silphium perfoliatum* L. Special attention was paid to the practical introduction of new crops on farms, their nutritious and feeding value, selection improvement and cultivation technologies.

As a result of the selection work in the BAA a new variety of *Galega orientalis* Lam named Nesterka has been created which has been ecologically tested in Hungary for 2 years.

The results of the test showed that Nesterka variety is well adapted to conditions of Hungary and is of high yielding capacity of green-mass. Hungary became interested in the variety for its large-scale cultivation. It is planned to purchase from BAA original seeds of Nesterka variety in the amount of 0,5 tons and cultivate for feeding purposes.

RESULTS

Table 1 Results of the analysis of variance for the seed yield of Fenugreek varieties

Factors	SQ	FG	MQ
Total	16627053	191	
Repeat	443351	3	
A factor	4952400	3	1650800*
Error a	555876	9	61764
B factors	4343386	11	394853***
AxB interaction	4051041	33	122759***
Error b	2280998	132	17280

Table 2 Yield difference of varieties of Fenugreek (2002-2005)

Varieties	2002 (t/ha)	2003 (t/ha)	2004 (t/ha)	2005 (t/ha)	Yield (t/ha)
ÓVÁRI GOLD	1,443	1,391	1703	1702	1,560
ÓVÁRI-4[®]	1,124	0,892	1573	1550	1,285
METHA	1,300	1,101	1069	1497	1,242
GHAHKAMON	1,188	1,237	1164	1370	1,240
19 X	1,017	1,081	1090	1380	1,142
H 26	1,176	0,837	1076	1429	1,130
OBANOS	0,981	0,979	1186	1170	1,079
BLIDET	0,813	1,145	1191	1158	1,077
HERBAR	0,796	0,939	1333	1163	1,058
GERS	0,785	0,789	1349	1209	1,033
D 19	0,957	0,427	1529	1191	1,026

CIADONCHA	0,991	0,618	1163	1249	1,005
Sz.D.5%					156,2

Table 3. Yeald avaragge of Trigonella variety

Year	Seed (kg/ha)
2002	1047,4
2003	953,0
2004	1285,4
2005	1338,9
Average	1156,2
Sz.D.5%	86,9

LITERATURE

Makai S. – Pécsi S. – Kajdi F. (1996): A görögszéna (*Trigonella foenum graecum* L.) termesztése és hasznosítása. Környezet- és Tájgazdálkodási Füzetek 1996/4, Pszicholingva Kiadó. 26-29.

Paris, N. – Sauvaire, Y. – Baccou, I. C. (1975): Procédé d' extraction de végeteaux pour la production de sapogénines steroïdique et de sousproduits utilisable industriellement. Brevet francais No.75. 17-28.

Sauvaire, Y. – Baccou, I. C. – Besancon, P. (1976): Nutritionale value of the proteins of a leguminous seed Fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.). Nutrition reports International. Vol. 14. No. 5. 37-44.

Dikij, M. J. & T. V. Bek, (1981): Silfija pronzennolistnaja (*Silphium perfoliatum* L.). - Vestn. Sel'skochoz. Nauki (6), 53-55.

Nesterova I. M. (2005): Silfija pronzennolistnaja (*Silphium perfoliatum* L.) novaja pespektivnaja kormovaja kultura v Belorussii. (nem publikus kézirat saját kutatási eredményekről). (in Russian).

Neumerkel, W. & B. Martin (1982): Die Durchwachsene Silphie (*Silphium perfoliatum* L.) - eine neue Futterpflanze. - Arch. Acker-Pflanzenbau Bodenk. 26, 261-271.

Pas'ko, N. M., (1981): Novye perspectivnye kormovye kulturey. Vestn. Sel'skochoz. Nauki

Wolski T., Kowalski R. (2000): Biologia wzrostu i rozwoju roznika przerośniętego (*Silphium perfoliatum* L.) [Biology of growth and development of *Silphium perfoliatum* L.]. Roczn. AR Pozn. 323, Ogrodn. 31, Cz. 1, 555-560.

Wolski T., Kowalski R., Mardarowicz M., Weryszko-Chmielewska E. (1999): Rożnik przerośnięty (*Silphium perfoliatum* L.) nowa roślina alternatywna. Część II. Badania fitochemiczne [*Silphium perfoliatum* L.. – A new alternative plant. Part II. Phytochemical analysis]. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 468, 507-517.

Makai S., Makai P. S. Bushuyeva V. I., Nesterova I. M. (2007): Új, perspektívikus többhasznú takarmánynövény a Keleti kecskeruta (*Galega orientalis* Lam)- I. rész.

AGRONAPLÓ, 2007/6-7. szám, XI. évf. 84 - 85. o.

Makai S. Makai P. S. Nesterova I. M. (2007): Új, perspektívikus többhasznú takarmánynövény a Keleti kecskeruta (*Galega orientalis* Lam)- II. rész.

AGRONAPLÓ, 2007/8. szám, XI. évf. 40 - 41. o.

Makai S. Makai P. S. Nesterova I. M. (2007): Új, perspektívikus többhasznú takarmánynövény a Keleti kecskeruta (*Galega orientalis* Lam)- III.(befejező) rész.

AGRONAPLÓ, 2007/10-11. szám, XI. évf. 38 - 40. o.

Makai S. Makai P. S. Nesterova I. M. (2007): Értékes takarmánynövény lehetne a keleti kecskeruta. Agroinform. XVI. évf. 6. szám 9. o.

AGRONAPLÓ, 2007/8. szám, XI. évf. 40 - 41. o.

SUMMARY

At the beginning testing concentrated on the plant as leguminous roughage and as protein plant, however recently the tests were spread to the use as medicinal and forage plant. Plants from different ecological environment were obtained from institutes abroad, these plants were propagated, selected and compared (average yield, inner content value). As for today two new national variety candidates were bred, their introduction for qualification is planned for 2007.

In our studies the comparative examination of 10 foreign, the variety *Óvári-4* and the variety candidate mentioned under the name *Óvári gold* is evaluated.

The ÓVÁRI giant cup plant (*Silphium perfoliatum L.*) is in silphium genus. It is a perennial herb, it belongs the *Asteraceae* family. This kind of plant has not grown in Hungary yet.

Our object to create such a big productivity, long life, disease and pests against resistant, formation of *Silphium* genus, which expansively available for feeding (bluntly and to conserve), and the energy plant, great quantity for biomass (biogas) turning out. Honey-bee lease as well as usable for the ecological farming allusive areas (conservation, ecological farming, etc.) in its defence of useful alive organizations, support of biological diversity, expansion. Efficient adaptation of *Galega orientalis Lam.* in Hungary to local soil climatic conditions envisages elaboration of new cultivation technology, optimization of agro methods ensuring nursing of seedlings and crop harvesting. A vital aspect of galega productivity is selection of efficient plant –microbial association composed of adapted varieties of *Galega orientalis Lam.* and biopreparation of local competitive specific strains of nodulating bacteria *Rhizobium galegae*.

AGRONAPLÓ, 2007/8. szám, XI. évf. 40 - 41. o.

Makai S. Makai P. S. Nesterova I. M. (2007): Új, perspektívikus többhasznú takarmánynövény a Keleti kecskeruta (*Galega orientalis Lam.*)- III.(befejező) rész.

AGRONAPLÓ, 2007/10-11. szám, XI. évf. 38 - 40. o.

Makai S. Makai P. S. Nesterova I. M. (2007): Értékes takarmánynövény lehetne a keleti kecskeruta. Agroinform. XVI. évf. 6. szám 9. o.

ЗАГАЛЬНІ ПИТАННЯ ЕВОЛЮЦІЇ

БАТУРИН С.О. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ТИПА ПОЛА ЦВЕТКОВ У <i>FRAGARIA</i> × <i>ANANASSA</i> DUCH.....	3
ВАГИН Ю.В., ВАГИНА И.Н. ЭМБРИОНАЛЬНАЯ ДИАПАУЗА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ	6
КОРЧИНСКИЙ А.А., ШЕВЧУК Н.С. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ СОРТОВ АДАПТИВНОЙ ОРИЕНТАЦИИ.....	10
МЕЖЖЕРИН С.В., МОРОЗОВ-ЛЕОНОВ С.Ю., РОСТОВСКАЯ О.В., СОБОЛЕНКО Л.Ю. АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПРУДОВОЙ ЛЯГУШКИ <i>RANA (PYLOPHYLAX) ESCULENTA</i> (= <i>LESSONAE</i>) В ПРЕДЕЛАХ УКРАИНЫ	13
РУБАН Ю.Д. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ Ч. ДАРВИНА И СОВРЕМЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ	17
ФЕДОРОВА Н.Б., ЧАДОВА Е.В., ХОЦКИНА Е.А., ЧАДОВ Б.Ф. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МУТАЦИИ, ПОДГОТАВЛИВАЮЩИЕ ПРОЦЕСС ВИДООБРАЗОВАНИЯ.....	20
ЧАДОВ Б.Ф. КОНЦЕПЦИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Ч. ДАРВИНА В ХХІ ВЕКЕ	23

ЕВОЛЮЦІЯ ГЕНОМІВ У ПРИРОДІ ТА ЕКСПЕРИМЕНТІ

АНТОНЮК М.З., МАНЬКОВСЬКА О.С., БОДИЛЬОВА М.В., ТЕРНОВСЬКА Т.К. ГЕНОМНИЙ СТРЕС В ІНТРОГРЕСИВНИХ ЛІНІЯХ ЯК НАСЛІДОК ДІЇ ГАМЕТОЦИДНОЇ ХРОМОСОМИ 4S ^L	28
БОЛЬШЕВА Н.Л., НОСОВА И.В., САМАТАДЗЕ Т.Е., ЮРКЕВИЧ О.Ю., ЗЕЛЕНИН А.В., МУРАВЕНКО О.В. В-ХРОМОСОМЫ В КАРИОТИПАХ ВИДОВ СЕКЦИИ <i>SYLLINUM</i> РОДА <i>LINUM</i>	32
КАШИН А. С., МИНДУБАЕВА А. Х. ДИАГНОСТИКА СПОСОБНОСТИ К АПОМИКСИСУ У НЕКОТОРЫХ СОРТО- И ВИДООБРАЗЦОВ РОДА <i>FESTUCA L</i>	35
КРАВЕЦ Е.А., ЗЕЛЕНАЯ Л.Б., ЗАБАРА Е.П., НЕЧИСТИК В.В. ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРЕКРЕСТНОЙ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К УЛЬТРАФИОЛЕТУ ПУТЕМ ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН.....	39
ЛЕВИТЕС Е.В. МНОГОМЕРНОСТЬ КОДИРОВАНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ КАК ФАКТОР ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОЛОВЫХ ПОТОМСТВАХ РАСТЕНИЙ	44
МАЛЕЦКАЯ Е.И., ЮДАНОВА С.С. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА РАЗДЕЛЬНО-СРОСТНОЦВЕТКОВОСТИ У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (<i>BETA VULGARIS L.</i>) ПРИ ЭПИМУТАГЕНЕЗЕ.....	47
МАЛЕЦКИЙ С.И. ГЕНОМНЫЕ СТРЕССЫ И ПРИРОДА НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У ПОЛИПЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ.....	51
МИХЕЕВ А.Н. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС	55
РАУТИАН М.С., ТИМОФЕЕВА А.С., ВАККЕРОВ-КОУЗОВА Н.Д.	

ВНУТРИЯДЕРНЫЕ БАКТЕРИИ <i>Holospira</i> : ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОМА, МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И КОЭВОЛЮЦИЯ С ХОЗЯЕВАМИ.....	60
РОДИОНОВ А.В., МАЧС Э.М., ТЮПА Н.Б., КИМ Е.С., НОСОВ Н.Н., ПУНИНА Е.О., КОРЧАГИНА Ю.Ю., КРАСИЛЬНИКОВ Е.М., КРЮКОВ А.А., РАЙКО М.П.	
ВНУТРИВИДОВАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ITS В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ	62
СИВОЛАП Ю.М.	
МІКРОЕВОЛЮЦІЯ ГЕНОМУ І СЕЛЕКЦІЯ РОСЛИН	65
СТЕЛЬМАХ А.Ф., ФАЙТ В.І.	
НОВИЙ “ОБЕРТ СПІРАЛІ” В СЕЛЕКЦІЇ ОЗИМИХ ПШЕНИЦЬ УКРАЇНИ НА АДАПТИВНІСТЬ	69
ХОХЛОВ А.М.	
ВНУТРИВИДОВЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У СВИНЕЙ.....	73
ШИЛИНА Ю.В., ГУЩА Н.И., ДЯЧЕНКО А.И., МОЛОЖАВАЯ О.С., ОВСЯННИКОВА Л.Г., ДМИТРИЕВ А.П.	
РОЛЬ SOS-СИСТЕМЫ РЕПАРАЦИИ ДНК В АДАПТАЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ ПАТОГЕННЫХ БАКТЕРИЙ	76
ЮДАНОВА С.С. , ПОЗНЯК С.И. , МАЛЕЦКАЯ Е.И.	
СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ У ДИПЛОИДНОЙ ЛИНИИ СОАН-5 ПРИ АПОЗИГОТИЧЕСКОМ СПОСОБЕ РЕПРОДУКЦИИ	81

АНАЛІЗ І ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНИХ РЕСУРСІВ

АДАМОВСКАЯ В.Г., СИЧКАРЬ В.И., МОЛОДЧЕНКОВА О.О., САГАЙДАК Т.В., ЦИСЕЛЬСКАЯ Л.Й., БЕЗКРОВНАЯ Л.Я.	
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛКОВО-ФЕРМЕНТАТИВНОГО КОМПЛЕКСА СЕМЯН СОИ И ГОРОХА	85
АЛЕКСЕЕВА Е.И.	
ПЕРСПЕКТИВНОСТЬ ВЫРАЩИВАНИЯ АМАРАНТА В УСЛОВИЯХ БЕЛАРУСИ.....	86
ВОГУЛКИН К.Э., ВОГУЛКИНА Н.В., ШАНДРИКОВА Л.Н., КОНДРАЦКАЯ И.	
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ МОРОШКИ ПРИЗЕМИСТОЙ (<i>RUBUS СНАМАЕМОRUS L.</i>), ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА СЕВЕРЕ БЕЛАРУСИ	89
ДЕЛЕГАН І. І.	
АНАЛІЗ І ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНИХ РЕСУРСІВ БУКА ЛІСОВОГО ШЛЯХОМ СТВОРЕННЯ ГЕОГРАФІЧНИХ КУЛЬТУР	94
ДУБОВЕЦ Н.И., ДЫМКОВА Г.В., БОНДАРЕВИЧ Е.Б., СОЛОВЕЙ Л.А., ШТЫК Т.И., СЫЧЕВА Е.А.	
ХРОМОСОМНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ В СЕЛЕКЦИИ ТРИТИКАЛЕ НА ПОВЫШЕНИЕ КАЧЕСТВА ЗЕРНА	97
ИЛЬЯСОВ Р.А., ШАРЕЕВА З.В., ПОСКРЯКОВ А.В, НИКОЛАЕНКО А.Г.	
ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА БАШКИРСКОЙ ПЧЕЛЫ.....	101
ИШМУРАТОВА Н.М., САЛИМОВ С.Г., ГИНИЯТУЛЛИН М.Г., ЯКОВЛЕВА М.П., ИШМУРАТОВ Г.Ю	
ВЛИЯНИЕ ПОДКОРМОК С ЙОДПОЛИМЕРАМИ НА СОХРАННОСТЬ ПЧЕЛ	104
КОБИЗЬВА Л.Н., БЕЗУГЛА О.М. ДІДОВИЧ С.В.	
СКРИНІНГ КОЛЕКЦІЇ НУТУ ЗА РЕАКЦІЄЮ НА ПЕРЕДПОСІВНУ ОБРОБКУ НАСІННЯ ШТАМАМИ <i>MESORHIZOBIUM CICERI</i>	109

КОЗУБ Н.А., СОЗИНОВ И.А., СОЗИНОВ А.А. АЛЛЕЛИ ВЫСОКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ СУБЪЕДИНИЦ ГЛЮТЕНИНОВ <i>Aegilops lorentii</i>	113
КОРШИКОВ И.И.	
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕРЕВЬЕВ С ВЫСОКОЙ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ ПОЛНЫХ СЕМЯН В ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА <i>PINACEAE</i> LINDL.....	116
КОСТЕНКО С.О., КОНОВАЛ О.М., СИДОРЕНКО О.В., СМЕТАНІН В.Т. ПОКАЗНИКИ ЦИТОГЕНЕТИЧНОЇ МІНЛИВОСТІ <i>SUS SCROFA</i>	120
КУЗЬМИН С.Р., КУЗЬМИНА Н.А. ДИНАМИКА РОСТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ В СИБИРИ.....	124
МАМАЛИГА В.С., ЯНЧУК В.І. ФЕНОТИПОВА МІНЛИВІСТЬ ОЗНАК НАСІННЕВОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ У <i>MEDICAGO SATIVA</i> L	128
МАМЕДОВА А.Д., МАМЕДОВА Н.Х., ГАСАНОВА Г.И., МАМЕДОВА З.Б. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ ТОНКОВОЛОКНИСТЫХ СОРТОВ ХЛОПЧАТНИКА К ЗАСУХЕ И ВИЛТУ	133
МЕЖЖЕРИН С.В., ГАРБАР А.В., ОНИЩУК И.П., КОЦЮБА И.Ю., ВЛАСЕНКО Р.П., ЖАЛАЙ Е.И. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДИПЛОИДНО-ПОЛИПЛОИДНЫХ КОМПЛЕКСОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOSCHAETA: LUMBRICIDAE) ФАУНЫ УКРАИНЫ	136
МЕЛЬНИКОВА Н.В., КУДРЯВЦЕВ А.М. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ ПО АЛЛЕЛЯМ ГЛИАДИНОКОДИРУЮЩИХ ГЕНОВ	140
МИХАЙЛОВ В.Г., ЩЕРБИНА О.З., ПАРФЕНЮК О.В. ХАРАКТЕРИСТИКА ГІБРИДІВ СОЇ F ₂ ЗА ДОВЖИНОЮ СУЦВІТТЯ ТА КІЛЬКІСТЮ КВІТОК	143
МІЩЕНКО С.В., ВИРОВЕЦЬ В.Г., КИРИЧЕНКО Г.І., ОНУПРІЄНКО Л.Г. ВИЯВЛЕННЯ ДЖЕРЕЛ СТАБІЛЬНОЇ ОЗНАКИ ОДНОДОМНОСТІ <i>CANNABIS</i> <i>SATIVA</i> L	146
МОНТВІД П.Ю. ОСОБЛИВОСТІ МЕЙОЗУ У ГІБРИДІВ F ₁ КАВУНА З РІЗНОЮ ОНТОГЕНЕТИЧНОЮ ПРИСТОСОВАНІСТЮ	150
МУРАВЕНКО О.В. ПОВЫШЕНИЕ РАЗРЕШАЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ АНАЛИЗА КАРИОТИПОВ МЕЛКОХРОМОСОМНЫХ РАСТЕНИЙ	153
НАУМЕНКО В.Д., ГУЩА М.І., ДЯЧЕНКО А.І., ДМИТРІЄВ О.П. ВПЛИВ УФ-В ОПРОМІНЕННЯ ТА ПІДВИЩЕНОЇ ТЕМПЕРАТУРИ НА ФОРМУВАННЯ ТА АПЕРТУРУ ПРОДИХІВ У ОДНОДОЛЬНИХ ТА ДВОДОЛЬНИХ КУЛЬТУР	157
ОПАЛКО А.І., САВЧЕНКО С.П., КОВАЛЬЧУК І.В. ХАРАКТЕР УСПАДКУВАННЯ СТІЙКОСТІ ПРОСТИХ ГІБРИДІВ КУКУРУДЗИ ЩОДО ЛАМКОСТІ Й ВИЛЯГАННЯ СТЕБЛА	161
ОСАДЧА Ю.В. ОСОБЛИВОСТІ ЕМБРІОНАЛЬНИХ АНОМАЛІЙ У СТРАУСІВ ДВОХ ПІДВИДІВ	165
ПОЛЯКОВА Л.В. РАЗНООБРАЗИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ ФЕНОТИПОВ ДЕРЕВЬЕВ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО И ДУБА ПУШИСТОГО В СВЯЗИ С ВОСПРИИМЧИВОСТЬЮ К ЛИСТОВЫМ ПАТОГЕНАМ И ВРЕДИТЕЛЯМ.....	169
ПРОКОПИК Д.О., ТЕРНОВСЬКА Т.К. ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ОСТИСТОСТІ У ТВЕРДІЙ ПШЕНИЦІ (<i>Triticum durum</i> Desf.)	172
РАДИОНОВ Д. Б., АНДРИЕВСКИЙ А. М., ТОЦКИЙ В. Н., КОЗЕРЕЦКАЯ И. А.	

ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ГЕНОТИПОВ И АЛЛЕЛЕЙ ПО ЛОКУСУ β -СПЕЦИФИЧНОЙ КАРБОКСИЭСТЕРАЗЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ <i>DROSOPHILA</i> <i>MELANOGASTER</i> УКРАИНЫ.....	176
РОСТОВА Н.С., БУРЛЯЕВА М.О. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДЕТЕРМИНИРОВАННОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, БИОХИМИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ КОРМОВОЙ СОИ РАЗНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ.....	180
РОСТОВА Н.С. КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ: ПРИМЕНИМОСТЬ И ПЕРСПЕКТИВЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ИЗМЕНЧИВОСТИ	183
СТРАШНЮК В.Ю., ТАГЛИНА О.В., ГОРЕНСКАЯ О.В., ШАКИНА Л.А. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛИТЕННЫХ ХРОМОСОМ <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i> ПРИ ГЕТЕРОЗИСЕ	187
ТЕРНОВСЬКА Т.К. ПРОБЛЕМА СПОТВОРЕННЯ РОЗЩЕПЛЕННЯ У ГЕНЕТИЧНОМУ АНАЛІЗІ РОСЛИННОГО МАТЕРІАЛУ З ВКЛЮЧЕННЯМИ ЧУЖИННОГО ХРОМАТИНУ	191
ШЕРЕПІТКО Д.В., ЗЛАЦЬКА А.В. ДОСЛІДЖЕННЯ ПОЛІМОРФІЗМУ СОРТІВ СОЇ (<i>Glycine max (L.) Merril</i>), ПРИДАТНИХ ДО ПОШИРЕННЯ В УКРАЇНІ, ЗА SSR-МАРКЕРАМИ ЗЧЕПЛЕНИМИ З ЛОКУСОМ <i>Rsv4</i> , ЩО ЗУМОВЛЮЄ СТІЙКІСТЬ ДО ВІРУСУ МОЗАЇКИ СОЇ.....	195
ЯКИМЧУК Р. А. ВПЛИВ НИЗЬКИХ ДОЗ РАДІАЦІЇ НА МІНЛИВІСТЬ ВИДИМИХ ОЗНАК В ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ.....	199
BORISENKO A.V., ANTONUK M.N., AISENBERG V.L., KAPICHON A.P., STOYKO V.A. <i>RHIZOPUS</i> sp. 2000 FM – THE ACTIVE FUNGI EXOLIPASE PRODUCER.....	202

ПРИКЛАДНА ГЕНЕТИКА І СЕЛЕКЦІЯ

АФОНИН А.А. СЕЛЕКЦІЯ ІВ НА РАЗНООБРАЗІЕ РИТМОВ РАЗВИТІЯ	205
БАБАК О.Г., ДОБРОДЬКИН А.М., ДОБРОДЬКИН М.М., КИЛЬЧЕВСКИЙ А.В. ВЛИЯНИЕ ГЕНОВ <i>RIN</i> И <i>NOR</i> , РЕГУЛИРУЮЩИХ ПРОЦЕССЫ СОЗРЕВАНИЯ ТОМАТОВ, НА ПРИЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТИ И ЛЕЖКОСТИ.....	208
БАЗАЛІЙ В.В., ЛАВРИНЕНКО Ю.О., ІВАНІВ М.О. ЕКОЛОГО-ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ УРОЖАЙНОСТІ ГІБРИДІВ КУКУРУДЗИ РІЗНИХ ГРУП ФАО В УМОВАХ ЗРОШЕННЯ	211
БАЗАЛІЙ В.В., ЛАРЧЕНКО О.В., ЛАВРИНЕНКО Ю.О., БАЗАЛІЙ Г.Г. АДАПТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ СОРТІВ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ЗАЛЕЖНО ВІД УМОВ ВИРОЩУВАННЯ.....	215
ВИРОВЕЦЬ В.Г., ЛАЙКО І.М., СИТНИК В.П., ЩЕРБАНЬ І.І., КИРИЧЕНКО Г.І., ОНУПРІЄНКО Л.Г. ОДНОРІДНОСТАБІЛЬНА ПОПУЛЯЦІЯ, ЯК СОРТОВА ОЗНАКА СУЧАСНИХ ОДНОДОМНИХ КОНОПЕЛЬ	218
ГОЛЕМБІОВСЬКА С.Л., ОСТАПЧУК А.М., МАЦЕЛЮХ Б.П. БІОСИНТЕЗ КАРОТИНОЇДІВ ПРЕДСТАВНИКАМИ РОДУ <i>STREPTOMYCES</i>	223
ГОРШКОВА Л.М. ВЗАЄМОЗАЛЕЖНІСТЬ МІЖ МОРФОЛОГІЧНИМИ ОЗНАКАМИ ЗАЛОЗИСТИХ І НЕЗАЛОЗИСТИХ ВОЛОСКІВ ТА ВМІСТОМ КАННАБІНОЇДНИХ СПОЛУК У <i>CANNABIS SATIVA L</i>	227
ДЬЯЧЕНКО Л.Ф., ТОЦКИЙ В.Н., ФАЙТ В.И, ТОПТИКОВ В.А.	

ЭКСПРЕССИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ФЕРМЕНТОВ У РЕКОМБИНАНТНО-ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ ОДЕССКАЯ 16/БЕЗОСТАЯ 1 ПРИ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ	231
ЕГОРОВА Е.М. ПОЛУЧЕНИЕ И АНАЛИЗ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ, СОДЕРЖАЩИХ ЕДИНИЧНЫЕ ИНТРОГРЕССИВНЫЕ ФРАГМЕНТЫ ОТ <i>TRITICUM TIMORHEEVII</i>	234
ЖАРИКОВА Н.В., КОРОБОВ В.В., АНИСИМОВА Л.Г., ЯСАКОВ Т.Р., ЖУРЕНКО Е.Ю., МАРКУШЕВА Т.В. ВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КУЛЬТУРЫ <i>BACILLUS CEREUS</i> IBRV-34T В ОБЛАСТИ РЕМЕДИАЦИИ ПОЧВ ОТ ГЕРБИЦИДА 2,4,5-Т	238
КАБАЦЮРА А. А., ЗАДОРЖНА О. А., ЮШКІНА Л. Л. ГІБРИДИЗАЦІЯ АД TRITORDEUM З Т. DURUM ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ ГІБРИДІВ F ₁ -F ₂ В УМОВАХ СХІДНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ	242
КИРИЛЕНКО В.В., ХОМЕНКО С.О., БАСАНЕЦЬ Г.С., ДЕРГАЧОВ О.Л., ГУМЕНЮК О.В., МАРИНКА С.М. ЕЛЕМЕНТИ ПРОДУКТИВНОСТІ ЛІНІЙ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА СТАТИСТИЧНИМИ ПАРАМЕТРАМИ І СЕЛЕКЦІЙНИМИ ІНДЕКСАМИ	247
КОНОВАЛОВ В.С., КОПЫЛОВА Е.В., СТАРОДУБ Л.Ф., КИЙКО И.В., АЛЕКСЕЕНКО Т.И. СКРЫТЫЕ РЕЗЕРВЫ ПЛЕЙОТРОПНОГО ВЛИЯНИЯ ПИГМЕНТНЫХ МУТАЦИИ «red» НА СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В СКОТОВОДСТВЕ И КОНЕВОДСТВЕ	251
КРАВЧЕНКО В.П. ПЕРСПЕКТИВИ СЕЛЕКЦІЇ ХУРМИ ГІБРИДНОЇ (<i>DIOSPYROS SP.</i>) ЯК ПЛОДОВОЇ КУЛЬТУРИ ПОМІРНОГО	257
ЛИТВИНЕНКО Т.В. ЗАКОНОМІРНОСТІ ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОГО РОСТУ МОЛОДНЯКУ ГОЛШТИНСЬКОЇ ПОРОДИ	260
МЕЛЕШКО Ю.В., ВИНОГРАДОВА О.М., ЛАРЧЕНКО К.А. ГЕНЕТИЧНІ ДЖЕРЕЛА ЦІННИХ ОЗНАК В СЕЛЕКЦІЇ ІНБРЕДНИХ ЛІНІЙ КУКУРУДЗИ	265
ОРЛОВА Т.Г., АЛЕХИНА Н.Н., МУРАЕВА Е.В., АЛЕХИН А.А. СЕЛЕКЦИЯ <i>LEUCANTHEMUM MAXIMUM</i> (RAMOND) DC. 'SILVER PRINCE' С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ХИМИЧЕСКОГО МУТАГЕНЕЗА В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ХАРЬКОВСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМЕНИ В.Н. КАРАЗИНА	269
ОРЛОВСКАЯ О.А., КОРЕНЬ Л.В., ХОТЫЛЕВА Л.В. РАСШИРЕНИЕ ГЕНОФОНДА ПШЕНИЦЫ ПОСРЕДСТВОМ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ	273
ПРЯДКИНА Г.А., ДМИТРИЕВА В.В. ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА ДИНАМИКУ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АССИМИЛЯЦИОННОЙ ПОВЕРХНОСТИ КОНТРАСТНЫХ ПО ПРОДУКТИВНОСТИ СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ	277
САВКИН Н.Л., КОВТУН Н.В., ШЕЛИХОВ П.В., ФЕДОРЕНКО Е.М., САВКИНА В.Н., ЗЕЛЕНСКИЙ Р.А. ДУБОВЫЙ А.И. ВЗАИМОСВЯЗЬ МАРКЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ, КАК КРИТЕРИЙ ОЦЕНКИ ПЕРСПЕКТИВНОГО СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ НА ЭКОЛОГИЧЕСКУЮ ПЛАСТИЧНОСТЬ	281
САКАЛО В.Д., КУРЧИЙ В.М. ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА СИНТЕЗ И МЕТАБОЛИЗМ САХАРОЗЫ В КОЛЕОПТИЛЯХ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ	285
САМЧУК В.А., СТЕКЛЕНЬОВ Є.П. МІНЛИВІСТЬ БУДОВИ ПОРОЖНЬОЇ КИШКИ У БІЗОНІВ І БАНТЕНГІВ ТА ЇХ ГІБРИДІВ ІЗ СВІЙСЬКИМИ БИКАМИ	289

СМЫКОВ А.В., МИТРОФАНОВА О.В., ФЕДОРОВА О.С. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПОРАЖАЕМОСТЬ КУРЧАВОСТЬЮ ЛИСТЬЕВ (<i>TAPHRINA DEFORMANS</i> TUL.) СОРТОВ ПЕРСИКА РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП И ЭКОТИПОВ	292
СУПРУН И.А., ХМЕЛЬНИЧИЙ Л.М. ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И РЕАЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА МОЛОЧНОГО СКОТА	295
СЫТНИК И.Д. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ В СЕЛЕКЦИИ РАПСА	299
ТАЛЫБОВ Т.Г., БАГИРОВ О.Р. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМ ЧЕРЕШНИ И ВИШНИ ПО ВЕЛИЧИНЕ УРОЖАЯ ПЛОДОВ	305
УРБАНОВИЧ О.Ю., ХАЦКЕВИЧ А.А., КОЗЛОВСКАЯ З.А., КАРТЕЛЬ Н.А. РАСПРОСТРАНЕНИЕ <i>Sd</i> -ЛОКУСА УСТОЙЧИВОСТИ К КРАСНОГАЛЛОВОЙ ЯБЛОННОЙ ТЛЕ СРЕДИ СОРТОВ ЯБЛОНИ	308
ФАРТУШНЯК А. Т. ДОСЯГНЕНИЯ ПО СЕЛЕКЦІЇ КОРМОВИХ СОРТІВ ЛЮПИНУ	312
ФЕДОТОВА И.Э., ОСТРИКОВА О.В., КОЛЕСНИКОВА А.Ф. ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ПРОДУКТИВНОСТИ ОТДАЛЁННЫХ ГИБРИДОВ ВИШНИ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВИШНИ МААКА	314
ФИЛИПОНЕНКО Н.С., ВОЛКОВА Н.Е., ВОРОБЬЕВА Л.И. АНАЛИЗ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ ЛИНИЙ <i>Drosophila melanogaster</i> , ПОЛУЧЕННЫХ ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ С ТЕРРИТОРИЙ С РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЕМ РАДИАЦИОННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ	319
ХАУСТОВА Н. Д., БЕЛОКОНЬ С. В. ПОКАЗАТЕЛИ ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i> ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ УКРАИНЫ	322
ЧУГУНКОВА Т.В. ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ПШЕНИЦЫ, ОБРАБОТАННЫХ ЭЛИСИТОРАМИ	326
ШИХЛИНСКИЙ Г.М., АКПЕРОВ А.И., ХИЯВИ К.Г., ИРАНИ Г., АКРАМИ М. ДОМИНИРОВАНИЕ ОИДИУМОУСТОЙЧИВОСТИ ГИБРИДОВ ВИНОГРАДА ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ (F ₁)	329
ШОФЕРИСТОВ Е.П. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНОПЛАЗМЫ <i>PERSICA KANSUENSIS</i> (REHD.) KOVAL. ET KOSTINA В СЕЛЕКЦИИ СОРТОВ И ПОДВОЕВ НЕКТАРИНА	333
ЩИПАК Г.В., СУВОРОВА Е.Ю., ПАНЧЕНКО И.А., ЩИПАК В.Г., ГРИНЬ В.О., СОТНИКОВ Д.А. СЕЛЕКЦИЯ ОЗИМЫХ ТРИТИКАЛЕ НА УЛУЧШЕНИЕ ХЛЕБОПЕКАРНЫХ СВОЙСТВ	337
ЯМБОРКО Н.А., ПИНДРУС А.А., РОМАНОВА К.О., КАШУБА Я.В., ДУГАН О.М. РІСТСТИМУЛЮЮЧІ І ДЕСТРУКЦІЙНІ ВЛАСТИВОСТІ ГРУНТОВИХ МІКРООРГАНІЗМІВ РОДУ <i>PSEUDOMONAS</i> – ДЕСТРУКТОРІВ ГЕКСАХЛОРЦИКЛОГЕКСАНУ	341
SÁNDOR MAKAI, PÉTER SÁNDOR MAKAI, I. M. NESIEROVA STUDY BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES OF <i>TRIGONELLA FOENUM- GRAECUM</i> L., <i>SILPHIUM PERFORATUM</i> L., <i>GALEGA ORIENTALIS</i> LAM, IN THE PROCESS OF THEIR INTRODUCTION, THEIR SELECTION IMPROVEMENT AND THE DEVELOPMENT OF THE CULTIVATION TECHNOLOGIES	345