

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

ФАКТОРИ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ ОРГАНІЗМІВ

ФАКТОРЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ
ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЗМОВ

TOPICS IN EXPERIMENTAL
EVOLUTION OF ORGANISMS

Збірник наукових праць

ТОМ 8

Присвячено

*110-річчю від дня народження
Теодосія Григоровича Добржанського*

Київ
ЛОГОС — 2010

ББК 28.02я43

Ф18

УДК 578.08.631.52

Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. пр. / Ф18 НАН України, НААН України, АМН України, Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова; редкол.: В.А. Кунах (голов. ред.) [та ін.].— К.: Логос, 2003–2010.

Т. 8: Присвяч. 110-річчю від дня народж. Теодосія Григоровича Добржанського.— 2010.— 500 с.: іл.— Укр., рос.— Бібліотр. в кінці ст. ISBN 978-966-171-265-1 (Т.8)

У збірнику представлено наукові праці вітчизняних та зарубіжних спеціалістів, написані спеціально для даного видання, присвяченого 110-річчю від дня народження Т.Г. Добржанського. 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.

ББК 28.02я43

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Кунах В.А.— д-р біол. наук, чл.-кор. НАНУ (головний редактор); Дубровна О.В.— д-р біол. наук (заст. головного редактора); Блюм Я.Б.— д-р біол. наук, академік НАНУ; Вагіна І.М.— канд. біол. наук; Глеба Ю.Ю., академік НАНУ; Сльська 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. НААНУ; Моргун В.В.— д-р біол. наук, академік НАНУ; Сиволап Ю.М.— д-р біол. наук, академік НААНУ; Созінов О.О.— д-р біол. наук, академік НАНУ, академік НААНУ

Затверджено до друку рішенням вченої ради Інституту молекулярної біології і генетики НАН України (протокол №5 від 17 травня 2010 р.)

Підписано до друку 27.05.2010. Формат 60×84 1/16. Папір офс. № 1.
Гарнітура “Таймс”. Друк офс. Ум. друк. арк. 29,1. Обл.-вид. арк. 34,4.
Наклад 300 прим. Зам. 268.

Видавництво “ЛОГОС”

Свідоцтво ДК № 201 від 27.09.2000 р.

01030, Київ-30, вул. Богдана Хмельницького, 10, тел. 235-60-03

ISBN 978-966-171-265-1 (Т.8)

© Українське товариство генетиків
і селекціонерів ім. М.І. Вавилова, 2010

БОРИСОВ Ю.М.

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия, 119071, Москва, Ленинский пр. 33. e-mail: boris@sevin.ru*

ЯВЛЯЮТСЯ ЛИ ВЫСОКИЕ ЧИСЛА МИКРО-В-ХРОМОСОМ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ *APODEMUS PENINSULAE* ВОЗМОЖНЫМ ИНДИКАТОРОМ ТЕХНОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ?

Как известно, хромосомные преобразования генома мелких млекопитающих происходят в 10 раз быстрее, чем у крупных млекопитающих, поэтому исследования проводимые, в частности на грызунах, являются прогностическими в отношении эффектов техногенного загрязнения на последующие поколения людей.

Благодаря мобильности гетерохроматических районов, В-хромосом и “прыгующим” генам создается разнообразие генома, ведущее к ускорению его эволюционных преобразований.

В ряде случаев, появление В-хромосом и изменение их частоты связывается с адаптивными и техногенными процессами. Уникальным модельным видом для регистрации изменчивости В-хромосом в результате воздействия техногенных процессов на млекопитающих является восточноазиатская мышь. На ее обширном ареале от Алтая до Приморья почти все мыши имеют разнообразные варианты системы, состоящие из макро-(1-10) и микро-(1-30) В-хромосом. У этого вида число В-хромосом варьирует от 1 до 30 [1]. Первичными для этого вида являются микро-В-хромосомы.

В работе приведены новые данные по распространению и частоте микро-В-хромосом в популяциях восточноазиатской мыши из районов подверженных техногенному воздействию.

Материалы и методы

Выборки восточноазиатской (корейской) мыши *Apodemus peninsulae* были взяты из двух районов подверженных техногенному воздействию.

Четыре пункта отлова 26 мышей находились в 105–300 км ниже по течению реки Енисей от г. Красноярска — крупного промышленного центра, или в 40, 85, 115 и 235 км ниже по течению реки Енисей от г. Железногорска. В этих местах, результаты влияния эксплуатации атомного реактора и радиохимическое производство Горно-химического комбината (ГХК), особенно сильно проявляются на представителях животного и растительного мира в затопляемой пойме и в 50 м береговой полосе реки Енисей [2].

Другое место обследования 16 мышей находилось в окр. пос. Артыбаш расположенного на северном побережье Телецкого озера (Республика Горный Алтай). Этот район и прилегающие к нему территории известны как места падения вторых ступеней ракет запускаемых с космодрома Байконур [3]. Хромосомные препараты были приготовлены по стандартной методике

из клеток костного мозга и селезенки. Числа и морфотипы В-хромосом определяли по 20 метафазным клеткам.

Результаты и обсуждение

У 26 восточноазиатских мышей отловленных на территории протяженностью 160 км по левому берегу реки Енисей впервые выявлено множество микро-В-хромосом (от 4 до 30). Все изученные особи из четырех пунктов отлова, по-видимому, принадлежат к одной популяции мышей с микро-В-хромосомами. В одном из этих пунктов в окр. села Берег-Таскино все 17 мышей также имели только микро-В-хромосомы (12-30). В этой популяции обнаружено новое максимальное число В-хромосом известное у восточноазиатской мыши равное 30. Ранее среди более 1000 изученных особей восточноазиатской мыши из почти 80 пунктов отлова в различных местах ее ареала не было известно популяций имеющих исключительно точечные В-хромосомы.

Как известно, эксплуатация ГХК привела к радиоактивному загрязнению поймы р. Енисей на значительном расстоянии вниз по течению от места сброса отходов производства. Цитогенетические исследования корней водного растения элодеи в этих местах показали, что начиная с района сбросов ГХК (село Атаманово) резко возрастает встречаемость хромосомных нарушений в ана-телофазных и метафазных клетках элодеи по сравнению с контрольным районом [2].

В результате радиационного загрязнения поймы реки Енисей, у восточноазиатских мышей обитающих в этих местах, должна возрасти частота разрывов в горячих точках микро-перестроек А-хромосом. Сравнительный анализ высокоповторяющейся ДНК А- и В-хромосом мышей с помощью FISH показал, что микро-В-хромосомы являются производными фрагментами прицентромерных районов А-хромосом [4]. По-видимому, мутации А-хромосом способствует увеличению частоты формирования первичных микро-В-хромосом и образованию множества микро-В-хромосом. В обследуемой популяции восточноазиатских мышей с исключительно микро-В-хромосомами не происходит дальнейшей их реорганизации в типичные для этого вида макро-В-хромосомы. Вследствие этого, по-видимому, идет постоянный процесс накопления микро-В-хромосом, с возможной их элиминацией при достижении критического для особи их числа.

К районам подверженным техногенному воздействию (аэропром-выбросы ЦБК) относится и южное побережье озера Байкал, где расположен Байкальский ЦБК. В этих местах популяционная система В-хромосом мышей характеризуется 1-2 мелкими двуплечими и 1-12 микро-В-хромосомами. В этом районе у мышей обнаружено максимальное для этого региона число микро-В-хромосом равное 12. Подобная система с множеством микро-В-хромосом (до 14) и 1-2 макро-В-хромосомами выявлена нами также и у мышей в Красноярском крае в окр. г. Зеленогорска — города атомной промышленности расположенном на левом берегу реки Кан, а также в местах удаленных от него на 40 и 80 км ниже по течению реки Кан.

Уникальный случай ускоренной эволюции системы В-хромосом мы обнаружили в популяции Горного Алтая (окр. пос. Артыбаш на Телецком озере). Здесь в течение 26 лет наблюдается процесс увеличения числа В-хромосом, сопровождающийся сменой их морфотипов [5]. Данный регион длительное время подвергается воздействию факторов техногенной природы, в частности, в результате падения ступеней ракет с ядовитым компонентом топлива гептилом (НДМГ). Все красные полевки (*Clethrionomus rutilus* Pall.) в выборке из окрестностей поселка Артыбаш имели выраженные проявления патологических процессов в дыхательной системе и печени. В районе поселка Артыбаш не выявлено “здоровых” полевок *Clethrionomys rutilus* и показатели их крови соизмеримы с таковыми из зоны Чернобыльской аварии [6]. За период изучения данной популяции восточноазиатских мышей, после первичного обследования этой популяции в 1980 году, в ней произошло почти трехкратное увеличение среднего числа В-хромосом. От 2,3 в 1980 году до 6,5 в 2002, 2006 годах [5].

При анализе этой популяции (16 мышей) в 2008 году, было выявлено, что индекс среднего числа В-хромосом достиг 6,9. В основном за счет увеличения доли мелких В-хромосом. Появление мелких В-хромосом в 2002 году и рост их числа в 2006, 2008 годах с одной стороны может указывать на активизацию процессов образования новых микро-В-хромосом, что, по-видимому, может быть связано с увеличением числа “горячих” точек разрывов в А-хромосомах и замедлением процессов амплификации ДНК В-хромосом. Что в свою очередь может быть результатом внедрения и размножения в этих хромосомах нового типа повторенных последовательностей ДНК. В работах, выполненных с помощью FISH, в микро-В-хромосомах на поздней стадии метафазы были обнаружены слабо конденсированные участки насыщенные высокими повторами ДНК [7]. По-видимому, присутствие таких повторов ДНК оказывает огромное влияние на формирование морфотипа В-хромосом. В том числе и за счет приостановления процесса реорганизации микро-В-хромосом в макро-В-хромосомы.

Таким образом, в результате 28 летнего периода (с 1980 г. По 2008 г.) исследований в окр. пос. Артыбаш был обнаружен процесс трехкратного увеличения числа В-хромосом. Сначала, этот процесс сопровождался увеличением числа макро-В-хромосом. От 2,3 в 1980 году до 4,8 в 1990 году. Следует отметить, что микро-В-хромосом у мышей этой популяции до 2002 года не было выявлено. Далее, с 1990 года и по 2002 год мы обнаружили обратный процесс уменьшения числа макро-В-хромосом с 4,8 до 4,4 и до 2,8 в 2008 году. Но при этом абсолютное значение среднего числа В-хромосом продолжало расти и достигло 6,9 в 2008 году. Рост числа В-хромосом был обусловлен появлением в 2002 году микро-В-хромосом и значительным увеличением их числа в последующий период вплоть до 2008 года.

В десятке других обследованных повторно популяций восточноазиатских мышей на их обширном ареале, и даже для некоторых из них на протяжении более 20 лет, не отмечено подобных явлений в динамике В-хромосом.

Пока эта популяция мышей Горного Алтая и происходящие здесь эколого-эволюционные процессы остаются уникальными. Какую роль в этих процессах могут играть техногенные факторы этого региона предстоит выяснить.

Выводы

1. В районе радиационного загрязнения поймы реки Енисей ниже г. Железнодорожка обнаружена популяция восточноазиатских мышей, состоящая исключительно из мышей с 12-30 точечными микро-В-хромосомами.

2. В районе Горного Алтая, на территории приближенной к местам падения ступеней ракет с гептиловым компонентом топлива, у восточноазиатской мыши за 28 летний (1980–2008 годы) период выявлен и прослежен уникальный процесс трехкратного увеличения среднего числа В-хромосом (от 2,3 до 6,9).

Литература

1. Борисов Ю.М., Афанасьев А. Г., Лебедев Т.Т., Бочкарев М.Н. Множество микро-В-хромосом в сибирской популяции мышей *Apodemus peninsulae* (2n=48+4-30В-хромосом) // Генетика. 2010. Т.46. №6. С. (в печати).

2. Болсуновский А.Я., Муратова Е.Н., Суковатый А.Г., Пименов А. В., Санжарова Е. А., Зотина Т. А., Седельникова Т. С., Панков Е. В., Корнилова М. Г. Радиоэкологический мониторинг реки Енисей и цитогенетические характеристики водного растения *Elodea canadensis* // Радиационная биология, радиоэкология. 2007. Т.47. №1. С. 63–73.

3. Панин Л.Е., Перова А.Ю. Медико-социальные и экологические проблемы использования ракет на жидком топливе (гептил) // Бюллетень СО РАМН. 2006. Т.119. №1. С. 124–131.

4. Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Andreenkova O.V., Bochkarev M.N., Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Borisov Y.M. Micro B chromosomes of Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae): morphology, DNA contents, and evolution // Cytogenet Genome Res. 2004. V.106. P. 289–294.

5. Борисов Ю.М. Процесс увеличения числа и вариантов системы В-хромосом мышей *Apodemus peninsulae* в популяции Горного Алтая за 26 летний период // Генетика. 2008. Т. 44. № 9. С. 1227–1237.

6. Москвитина Н.С., Кохонов Е.В., Падеров Ю.М. Состояние популяций животных (красная полевка, *Clethrionomys rutilus*, Pall.) как показатель загрязнения среды некоторых районов Горного Алтая // Томск. Популяционная экология животных. Материалы Международной конференции “Проблемы популяционной экологии животных”. 2006. С. 319–321.

7. Рубцов Н.Б., Борисов Ю.М., Карамышева Т.В., Бочкарев М.Н. Механизмы возникновения и эволюции В-хромосом мышей *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia) // Генетика. 2009. Т.45. №4. С. 449–457.

Резюме

В популяциях восточноазиатских (корейских) мышей *Apodemus peninsulae* подверженных техногенному воздействию выявлено множество микро-В-хромосом.

In populations of Korean field mouse *Apodemus peninsulae* subject to technogenic influence the set is revealed mikro-B-chromosomes.

ВАГИН Ю. В.

*Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины,
ул. Акад. Заболотного, 150, Киев, 03143, Украина;
e.mail: maliuta@imbg.org.ua*

КРИЗИС НЕОДАРВИНИЗМА И ЕГО ПРЕОДОЛЕНИЕ ПУТЕМ НОВОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА

Во второй половине минувшего века четко обозначились три узловых момента кризиса неodarвинизма (эволюционной генетики). Выяснилось, что он не способен удовлетворительно объяснить возникновение сложных признаков в процессе эволюции организмов [1]. Не вписывались в представления неodarвинизма о равномерном течении эволюционного процесса и палеонтологические данные, указывающие на разноразностной характер филогенеза [1, 2]. Особо прискорбным обстоятельством для неodarвинизма оказалось то, что эмпирическая база, подтверждающая ведущую роль отбора в процессе формирования и реорганизации генетической структуры популяций, была крайне скудна [3, 4]. Она сводилась зачастую к набору небольшого количества хрестоматийных примеров. К ним относились: инверсионный полиморфизм у дрозофилы [5], а также полиморфизм по гену серповидноклеточной анемии у человека [6] и по гену меланизма у бабочек [7]. Все указанные случаи генетического полиморфизма обуславливались селективным превосходством гетерозигот над обеими гомозиготными формами.

Именно вокруг третьего кризисного положения и развернулась крайне острая дискуссия, поскольку здесь ставилась под сомнение ведущая роль естественного отбора в историческом формообразовательном процессе.

По мнению неodarвиниста Левонтина [3] и создателя конкурирующей с неodarвинизмом эволюционной теории нейтральности Кимуры [4], многолетние усилия исследователей, направленные на сбор доказательств, подтверждающих ведущую роль естественного отбора в процессе формирования генетического полиморфизма популяций, не увенчались успехом. При этом обе стороны единодушно указывали на шаткость эмпирической базы, являющейся опорой теоретического постулата неodarвинизма о ведущей роли отбора в упомянутом выше процессе. Однако на этом их единодушие и заканчивалось.

Левонтин [3] убежден в том, что отбор принимает непосредственное участие в формировании генетического полиморфизма популяций, но не путем селекции отдельно взятых генов, а путем воздействия непосредственно на генотип (“контекст”) как целое. Таким образом, все многочисленные попытки увязать флуктуации концентраций тех или иных аллелей в различных популяциях с действием конкретных селективных факторов он считал бесплодными. По мнению Левонтина подобный подход связан с серьезным методологическим заблуждением, заключающимся в ошибочном определении точки приложения селективных сил. В соответствии с его представлениями, таковой является не отдельно взятый ген, а генотип целиком.

В свою очередь Кимура [4] считал, что неodarвинисты неверно определяют роль и место естественного отбора в эволюции организмов, закрепляя в основном за ним функцию “творца” генетического полиморфизма популяций: наследственного материала, необходимого для формообразовательной деятельности природной селекции. При этом он указывал на крайне ограниченное число фактов, подтверждающих само наличие и ведущую роль отбора в процессе формирования генетического полиморфизма; подчеркивал, что там, где его роль в эволюции просматривается достаточно четко и определено, обычно действует отрицательный отбор, направленный на элиминацию особей, несущих гены, существенно снижающие их приспособленность; приводил большое количество данных в пользу решающей роли в созидании генетического полиморфизма стохастических процессов, обуславливающих закрепление в популяциях нейтральных или слабо отрицательных мутаций. Таким образом, по мнению Кимуры основная функция отбора направлена лишь на поддержание существующей биологической нормы; данная функция является охранительной и ее роль заключается в консервации сложившейся генетической структуры популяции. Реализуется она за счет элиминирующего действия отбора, устраняющего от размножения носителей всех селективно значимых мутаций, поскольку указанные мутации, являясь зачастую функционально отрицательными, существенно снижают дарвиновскую приспособленность особей, основными компонентами которой являются плодовитость, жизнеспособность и скорость роста особей.

Преодоление кризиса неodarвинизма связано с новым эволюционным синтезом (НЭС) в основе которого лежит объединение эволюционной генетики и генетики развития [1, 8]. В соответствии с основным постулатом НЭС, объектом действия природной селекции является морфогенетическая программа онтогенеза.

Эта программа базируется на сравнительно небольшом количестве генов-регуляторов, функционирующих в качестве переключателей альтернативных состояний или путей онтогенеза *Metazoa* [1, 9], а наблюдаемые между видами существенные морфологические различия обусловлены в основном мутациями указанных генов [1]. При этом мутантные аллели указанных генов не индуцируют остановку развития, как это наблюдается в большинстве случаев при мутациях структурных генов, а обеспечивают его переключение с одного пути на другой. Подобный механизм управления онтогенезом способен обеспечивать морфологические изменения, в том числе и достаточно быстрые в геологическом масштабе времени, а его результатом являются эволюционные взрывы, приводящие к возникновению новых планов строения организмов [1, 8, 10, 11]. Новые планы возникают вследствие модификации существующих морфогенетических программ [1], что находит убедительное подтверждение в молекулярно-генетических исследованиях последних лет [9].

Указанные события вписываются в представления НЭС об особенностях морфологической эволюции [1], ход которой контролируется действием движущей формы положительного отбора [1, 8, 12].

В свою очередь, селекция структурных генов играет ключевую роль в поддержании стабильности, а в случае необходимости и коррекции основного типа онтогенеза у медленно эволюционирующих видов. Этот процесс находится под мощным контролем стабилизирующей формы положительного отбора, осуществляемым путем “постепенной замены вариантных аллелей (структурных генов) в соответствии с представлениями классической теории эволюции” [1]. Следовательно “неспешный” ход процесса исторической изменчивости организмов, характерный для относительно длительных (в геологических масштабах измерения) промежутков времени [2, 10, 11], находит удовлетворительное объяснение в рамках представлений неodarвинизма о микроэволюционном процессе, осуществляемым путем селекции структурных генов [1]. Таким образом, в соответствии с доктриной НЭС, осуществляется адаптивная эволюция организмов [1, 8].

Однако сохранение исторически сложившегося фенотипа не является результатом простой консервации морфогенетической программы развития [12], поскольку стабилизирующей отбор постепенно вводит в состав генофонда популяции гены [12, 13], призванные усилить гомеостаз развития особей в ответ на флуктуирующее давление среды. Указанные гены необходимы для укрепления устоявшейся биологической нормы и играют, тем самым, ведущую роль в процессе адаптивной эволюции организмов.

Полученные недавно доказательства, указывающие на действие в процессе имплантации бластоцист стабилизирующей формы положительного отбора, пролили свет на суть происходящих при этом генетических процессов [13]. Установлено, что длительная стабилизация морфогенетической программы в существенной мере обеспечивается селекцией генов-модификаторов. При этом роль указанных генов связана с “обезвреживанием” возникающих *de novo* мутаций, а также с их ассимиляцией. В результате, обеспечивается процесс нормального индивидуального развития организмов и поддерживается разнообразие генофонда популяции [12, 13]. Действие указанных генов приводит к сохранению установившейся морфологической нормы, путем “обезвреживания” слабо и умеренно вредных мутаций, а также к пополнению «мобилизационного резерва» генетической изменчивости популяции [13].

В соответствии с полученными данными, действие отбора имело непостоянный характер и было приурочено к так называемым критическим периодам развития организмов [13]. В соответствии с концепцией критических периодов [14], последние представляют собой граничные состояния индивидуального развития, совпадающие с переходами от одной стадии морфогенеза к другой, по этой причине они особенно чувствительны к воздействию внешних факторов. Имплантация принадлежит к числу критических периодов развития, являясь среди них одним из самых уязвимых [13, 14].

Каждый из критических периодов совпадает с переходом от предшествующего этапа онтогенеза к последующему. На генетическом уровне это связано с последовательным переключением морфогенетических подпрограмм индивидуального развития [8]. Таким образом, в течение каждого критического периода может происходить селективная оценка морфогенетической подпрограммы, контролирующей предшествующий ему этап онтогенеза. В конечном счете, отбору удается оценить всю морфогенетическую программу. Однако происходит это поэтапно, путем последовательной оценки череды “малых контекстов”: морфогенетических подпрограмм. Именно “малые контексты” являются центром приложения селективных сил [13]. Они существенно уступают в своих размерах “контексту” Левонтина [3], включающего в себя генотип целиком. Положительный отбор, оценивая верность “настройки” морфогенетической программы онтогенеза, в случае необходимости осуществляет либо ее корректировку (стабилизирующая форма), либо реорганизацию (движущая форма) [13].

Ретроспективный взгляд на ход исторического развития организмов позволяет выделить и оценить специфическую роль в этом развитии движущей и стабилизирующей форм положительного отбора. С этой позиции отчетливо просматривается, что на протяженнии длительных временных периодов биологической истории, составляющих около 100 и более млн лет, имело место доминирующее влияние стабилизирующей формы положительного отбора и, как следствие этого, неспешное течение эволюции; последнее, в свою очередь, прерывалось «резкими» ускорениями, когда под действием движущей формы положительного отбора в течение относительно небольшого промежутка времени (10 млн лет и менее) происходила существенная трансформация морфологии организмов, сопровождающаяся в том числе возникновением новых планов строения [2, 9, 10, 11]. Таким образом, в ходе исторического развития организмов наблюдалось определенное разобщение морфологической и адаптивной эволюции видов, основанное на разделении ролей регуляторных и структурных генов в указанном процессе.

Итак, НЭС существенно скорректировал неodarвинистский взгляд на “управление” процессом морфологической эволюции: указанный процесс характеризуется относительно высокой скоростью; эволюционные изменения происходят путем модификации генетически детерминированной программы развития организмов; ведущую роль в эволюции морфологических признаков играет относительно небольшое число генов, регулирующих данную программу. Это позволило объяснить эволюционные пути возникновения сложных признаков организмов и разноскоростной характер филогенеза. За последние годы заметно расширилась эмпирическая база, подтверждающая ведущую роль положительного отбора в биологической эволюции. Выяснилось, в частности, что скорость и точность синтеза белков, а также эффективность редактирования мРНК контролируются селективным использованием эукариотами синонимических кодонов [15]. Было также установлено, что существенные фенотипические различия между шимпанзе и

человеком обусловлены селективной фиксацией в геноме последнего небольшого количества мутантных генов, участвующих в регуляции морфогенеза [16].

В завершении можно констатировать, что в рамках НЭС удалось преодолеть кризис неodarвинизма, сохранив при этом основополагающий постулат классического дарвинизма о ведущей роли естественного отбора в контроле над процессом исторического развития организмов.

Литература

1. *Рэфф Р., Кофмен Т.* Эмбрионы, гены и эволюция.— М.: Мир, 1986.— 402 с.
2. *Кэрролл Р.* Палеонтология и эволюция позвоночных.— М.: Мир, 1993.— Т.3.— 313 с.
3. *Левонтин Р.* Генетические основы эволюции.— М.: Мир, 1978.— 351 с.
4. *Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности.— М.: Мир, 1985.— 394 с.
5. *Dobzhansky Th.* Genetics of the evolutionary process.— N.Y.: Columbia 13. Univ. Press, 1970.— 505 p.
6. *Эфроимсон В.П.* Введение в медицинскую генетику.— М.: Наука, 1969.— 389 с.
7. *Ford E.B.* Ecological genetics.— Chapman&Hall, 1971.— 410 p.
8. *Гилберт С.* Биология развития.— М.: Мир, 1993.— Т.3.— 350 с.
9. *Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А.* Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция // Вестник ВОГиС.— 2007.— Т.11, №2.— С. 373–400.
10. *Рожнов С.В.* Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов иглокожих // В кн.: Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира.— М.: КМК, 2005.— С. 156–170.
11. *Марков А.В.* Новый подход к моделированию динамики разнообразия фанерозойской морской биоты // Журн. общ. биологии.— 2001.— Т.62, №6.— С. 460–471.
12. *Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора.— М.: Наука, 1968.— 451 с.
13. *Вагин Ю. В.* Пренатальный отбор у млекопитающих: селекция бластоцист американских норок (*Mustela vison*).— Автореф. докт. дис. Киев, 2009.— 43 с.
14. *Светлов П.Г.* Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // В кн.: Вопросы цитологии и общей физиологии.— М.– Л.: Наука, 1960.— С. 263–285.
15. *Херст Л., Шамари Ж.-В.* Цена молчащих мутаций // В мире науки.— 2009, №8.— С. 27–33.
16. *Поллард К.* Что делает нас людьми? // В мире науки.— 2009, №7.— С. 25–29.

Резюме

Обозначены основные причины кризиса неodarвинизма и показано, что его преодоление лежит на пути синтеза эволюционной генетики и генетики развития.

Відзначені головні причини кризи неodarвінізму та вказано, що її подолання лежить на шляху синтезу еволюційної генетики і генетики розвитку.

Major reasons involved in Neo-Darwinism crisis have been emphasized to show that their overcoming lies on the way to synthesis of the evolutionary genetics and developmental genetics.

ЖУК О.И.

*Институт физиологии растений и генетики НАН Украины,
Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 31/17, e-mail: zhuk_bas@voliacable.com*

АДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ВОДНОГО РЕЖИМА И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Изменение климатических условий Земли от исторического прошлого до настоящего привело к адаптированной эволюции растений в направлении от экономичной к более энергозатратной системам распределения воды и ассимилятов.

В палеогене преобладал влажный и теплый климат, а сосудистые растения имели один симпластный домен. Все клетки растения были объединены плазмодесмами, поэтому имели общую систему распределения ассимилятов, распространяющуюся внутри клеток в виде вакуума от фотосинтезирующих тканей до меристем. Транспорт воды и веществ в этой системе осуществлялся по градиенту гидростатического давления без преодоления мембранных барьеров [4]. Растение представляло собой один симпластный домен с самой экономичной и эффективной организацией распределительной системы, поэтому двудольные этого периода были древесными гигантами. Данный структурно-функциональный тип растений и сейчас доминирует в областях Земли с благоприятным сочетанием факторов тепла, влаги и минерального питания.

Изменение климата в неогене в сторону иссушения и похолодания привело в ходе эволюции к смене сосудистых растений с энергетически эффективным симпластным транспортом воды и растворимых веществ на менее эффективный, неэкономичный апопластный транспорт и сопровождалось уменьшением размеров растений. Величина затрат энергии на транспорт зависит от внутреннего сетевого давления и цитоскелетного напряжения, и может быть малой при высокой пропускной способности и очень значительной — при подавлении транспорта по плазмодесмам внешними факторами. При дефиците воды и низких температурах внутренняя распределительная система может быть полностью заблокирована ригидностью цитоскелета, отрицательно влияющей на способность развивать гидростатическое давление в сети. Оба эти фактора подавляют транспорт по плазмодесмам и стимулируют переход транспортного потока из внутреннего, эндоплазматического канала во внешний, апопластный [2]. Симпластный канал распался на отдельные домены, сообщающиеся между собой через апопласт. С утратой плазмодесм и распадом клеточных систем на отдельные домены транспорт становится слишком энергозатратным, что вызывает резкое снижение потенциала роста растений. Подавление фотосинтеза и оттока ассимилятов в неблагоприятные по водоснабжению и температурам периоды вызывает разрушение связей клеток через плазмодесмы. Флорэоцентрической градиент распределения плазмодесм считают показателем закономерной сезонной смены фотосинтетической паренхимы листа, ситовидных трубок

флоэмы и плазмодесм в зонах ее загрузки и разгрузки [2]. У большинства растений встречаются обратимые сезонные изменения функционального состояния распределительной сети. Однако, при резкой смене погодных условий в зонах экстремального обитания ее распад не всегда обратим и разрушение плазмодесм может сопровождаться летальным исходом для всего растения или его части. Следствием похолодания и сухости климата в миоцене и неогене стал эволюционный переход от древесных форм растений к травянистым и появление травянистых таксонов степей, прерий, лугов, тундр.

Считают, что дарвиновская модель эволюции полностью неприменима к миру растений, потому что у них возможна вегетативная и генеративная репродукция [5]. Полагают, что эволюция сосудистых растений ограничивается пределами тканевой и клеточной структуры для оптимального обеспечения газообменных процессов, водоснабжения, оттока ассимилятов, терморегуляции [3]. Предметом экологической эволюции может быть структура растений, листа и ее адаптация к изменениям окружающей среды.

В последние годы окончательно утвердились представления о симбиогенетическом происхождении растений, адекватности пластид и митохондрий свободноживущим бактериям, что позволяет рассматривать органеллы клеток как популяцию микроорганизмов, населяющих распределительную систему растений и участвующую в их развитии и функционировании [2]. Популяции органелл имеют отношение к эволюции клеточных систем сосудистых растений, но не эволюционируют сами. Полагают, что структурной единицей в мире растений нужно считать популяцию, а само растение необходимо рассматривать как клеточную систему. Организация клеточных систем характеризуется значительным разнообразием. Так, тропические леса состоят преимущественно из представителей древесных или симпластных двудольных, равнины — из апопластных двудольных, аркто-альпийские популяции — из более примитивных, анцестральных групп двудольных. В основе их разнообразия находится климатическая адаптация клеточных систем, которая отражает климатические условия исторического прошлого.

Устьичный аппарат растений регулирует эффективность использования воды и CO_2 . Установлено, что в предыдущие геологические эпохи число устьиц на единице поверхности листа при низком содержании CO_2 в атмосфере увеличивалось, а при высоком — снижалось [8]. Предполагают, что в ближайшем будущем при умеренном увеличении CO_2 в атмосфере C_3 -растения будут более устойчивыми к засухе благодаря изменениям устьичного аппарата, как и миллионы лет назад [13]. Получат преимущество и заселят новые ареалы засухоустойчивые и солеустойчивые виды. Не исключена возможность ретроэволюции эволюционно более молодого C_4 -пути фотосинтеза.

Регуляция газообмена растений определяется пределами изменения диффузного сопротивления листа. Тип и диапазон структурных изменений мезофилла под влиянием факторов среды зависят от функциональных осо-

бенностей вида, его способности поддерживать углеродный баланс при изменении условий среды. Группы видов, имеющие сходные требования к месту обитания и однотипную реакцию на изменение условий среды, объединяют в типы. Одной из наиболее общих классификаций является система Раменского-Грайма, в которой выделение групп основано на особенностях видов и их реакции на стресс [6]. При этом значительное варьирование толщины и плотности листа у стресс-толерантов связано с изменением доли нефотосинтезирующих элементов. Консервативность структуры мезофилла при большей изменчивости морфологических параметров листа у растений со стресс-толерантными свойствами показана для степных ксерофитов [1].

Среди крайних проявлений выносливости у растений выделяют устойчивость к обезвоживанию, которая предполагает выживание биологических объектов после потери ими до 90% воды [12]. В растительном царстве это главным образом семена, мхи, лишайники, папоротники. Большинство семян способны выживать после высушивания их до воздушно-сухого состояния. У ряда злаков, таких как пшеница, рожь, овес, ячмень после значительного обезвоживания могут выживать даже прорастающие семена. После глубокой дегидратации у мхов, лишайников и папоротников выживают также вегетативные органы — листья [9]. Устойчивых к значительно обезвоживанию представителей растительного царства относят к пойкилоксерофитам. Длительность периода обезвоживания, который они могут выдерживать, колеблется от нескольких суток для высших цветковых растений до нескольких лет для мхов, лишайников, папоротников, наземных зеленых водорослей и цианобактерий. Среди однодольных растений есть виды, способные выживать после высушивания до воздушно-сухого состояния. Такие виды встречаются в Африке. К ним относятся *Myrothamnus flabellifolia*, *Craterostigma plantagineum*, *Craterostigma wilmsii*, *Xerophyta viscosa*, *Xerophyta humilis*, *Eragrostis nindensis*, *Sporobolus stapfianus*. Устойчивость к высушиванию не требует присутствия новых молекулярных структур, но в ней задействованы сигнальные пути и процессы, обеспечивающие устойчивость. К ним относятся включение генов, регулирующих пути передачи сигналов, накопление осмотически активных веществ и метаболизм углеводов, связанные с дегидратацией белки, антиоксиданты, мембранные протекторы, свойства клеточных стенок. К наиболее ранним событиям ответа на дефицит воды относят формирование сигнала. Показано, что у *Craterostigma plantagineum* активность фосфолипазы Д индуцировалась в течение минуты после начала дегидратации [11]. В ответе на водный стресс задействованы гены CrPLD-1 и CrPLD-2, которые кодируют фосфолипазы. Гены, экспрессирующиеся в ответ на дефицит воды, разделяют на два главных типа: 1) те, что относятся к транскрипционным факторам и регуляторным РНК, которые контролируют экспрессию других генов и 2) те, что кодируют продукты с защитными функциями.

Одним из первых эволюционно сформированных ответов растений на дефицит воды являются изменения в составе и содержании липидов [7].

Обычно они выражаются в резком снижении количества глико- и фосфолипидов на фоне увеличения содержания нейтральных липидов. Эффект обусловлен усилением гидролиза полярных липидов. В основе гидролитического расщепления могут лежать как ферментативные процессы, вызванные стресс-индуцированной активацией оксигеназ, фосфо- и галактолипаз, так и неферментативные, связанные с белками дегидринами, которые усиливают водоудерживающую способность цитоплазмы и таким образом участвуют в регуляции водного потенциала клеток.

В эволюционно сформированном ответе растений на дефицит воды принимают участие комплексы генов, относящиеся к MYB, HD-Zip, bZIP семействам, которые были выделены из растений *C.plantagineum* [12]. Их экспрессия возрастает в условиях дегидратации, а также при действии экзогенной АБК. В последние годы большое значение придают малым РНК в регуляции ответа растений на абиотический стресс и предполагают, что генная регуляция с помощью малых РНК является общим механизмом ответа растений на стресс. В последние годы было охарактеризовано более 100 генов растений, которые индуцируются дегидратацией. Среди специфических эволюционно сформированных ответов на обезвоживание находится накопление стабилизирующих структуры молекул, таких как белки LEA [10]. Гены, кодирующие LEA-белки, активируются при относительно содержании воды в тканях около 65% и предполагают защиту структур клетки при достаточно высоких уровнях их оводненности. Защитные функции LEA белков включают защиту ДНК, стабилизацию цитоскелетных филаментов и действие как молекулярных шаперонов [14]. Было показано, что белки LEA могут действовать синергично с сахарами, такими как трегалозы, чтобы предотвращать агрегацию белков во время потери воды. Вместе с белками LEA защитные функции выполняют малые белки теплового шока и полифенолы, обладающие похожими свойствами.

Выводы

Эволюция систем водного режима и распределения ассимилятов у растений происходила в направлении от симпластного к апопластному типам транспорта. Экологическая эволюция сосудистых растений также сопровождалась изменениями тканевой и клеточной структуры, устьичного аппарата, формированием комплекса генов, участвующих в сложной адаптивной метаболической реакции на стресс.

Литература

1. Воронин П.Ю., Иванова Л.А., Роньжина Д.А. и др. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии // Физиология растений.— 2003.— 50, №4.— С. 680–687.
2. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.— Изд-во СПбГУ, 2004.— 422 с.
3. Гамалей Ю.В. Подвижная сетевая организация пластид и митохондрий в клетках растений // Цитология.— 2006.— 48.— С. 271–282.
4. Гамалей Ю.В. Клеточные системы растений // Физиология растений.— 2008.— 55, №2.— С. 300–311.

5. *Заварзин Г.А.* Составляет ли эволюция смысл биологии? // Вестник Российской академии наук.— 2006.— 76.— С. 522–534.

6. *Иванова Л.А., Иванов Л.А., Роньжина Д.А., Пьянков В.И.* Структурные параметры мезофилла листа при затенении растений разных функциональных типов // Физиология растений.— 2008.— 55, №2.— С. 230–239.

7. *Котлова Е.А., Синюшина Н.Ф.* Изменение содержания индивидуальных классов липидов лишайника *Peltigera aphthosa* в процессе обезвоживания и последующего реувлажнения // Физиология растений.— 55, №1.— С. 43–50.

8. *Романова А.К.* Физиолого-биохимические признаки и молекулярные механизмы адаптации растений к повышенной концентрации CO₂ в атмосфере // Физиология растений.— 2005.— 52, №1.— С. 129–145.

9. *Alpert P.* Constraints of tolerance: why are desiccation-tolerant organisms so small or rare? // J. Exp. Biol.— 2006.— 209.— P. 1575–1584.

10. *Dure, L.* A repeating 11-mer amino acid motif and plant desiccation // Plant J.— 1993.— 3, N2.— P. 363–369.

11. *Franc W.* Water deficit triggers phospholipase D activity in the resurrection plant *Cratogeomys plantagineum* // Plant Cell.— 2000.— 12.— P. 111–123.

12. *Moore J.P., Le N.T., Brandt W.F., Driouich A., Farrant J.M.* Towards a systems-based understanding of plant desiccation tolerance // Trends Plant Sci.— 2009.— 14, N2.— P. 110–117.

13. *Retallack G.J.* A 300-Million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles // Nature.— 2001.— 411.— P. 287–290.

14. *Wise M.J., Tunnacliffe A.* POPP the question: what do LEA proteins do? // Trends Plant Sci.— 2004.— 9, N10.— P. 747–754.

Резюме

Адаптивна еволюція водного транспорту рослин відбувалась в напрямку від переважно симпластного до апопластного типу. Захист рослин від посухи забезпечують комплекси генів, захисні білки, цукри, осмотично активні речовини.

Адаптивная эволюция водного транспорта растений происходила в направлении от преимущественно симпластного к апопластному типу. Защиту растений от засухи обеспечивают комплексы генов, защитные белки, сахара, осмотически активные вещества.

Adaptive evolution of plant water transport occurred in direction from symplastic to apoplastic type. Plant drought protection is provided by gene complex, protective proteins, sugars, osmotic solution substances.

МЕДВЕДЕВ С.С.

Санкт-Петербургский государственный университет,

Россия, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

e-mail: ssmedvedev@mail.ru

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ, ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Центральной проблемой биологии развития является вопрос о том, каким образом многократное деление всего лишь одной клетки приводит к формированию организма, обладающего системами органов и тканей,

образованных клетками, не похожими друг на друга? Ответ на этот вопрос лежит в дифференциальной экспрессии генов в клетках, составляющих эти ткани и органы. Дифференциальная активность генома является основой функциональных различий между различными клетками одного и того же организма. В процессе развития потенциал конкретного генотипа реализуется в зависимости от условий среды, в результате чего формируется определенный фенотип растения. Именно геном является основной матрицей — носителем информации о том, как растению пройти путь от семени до семени.

Гены, детерминирующие процессы роста и дифференцировки, часто называют *генами-регуляторами (переключателями) развития*. Они кодируют особые белки — транскрипционные факторы, контролирующие программы формирования органов и тканей растения. Иногда эти гены также называют *гомеозисными*. Мутации в гомеозисных генах могут вызвать трансформацию одной части тела в другую. Гомеозисными мутантами называются те, у которых на месте нормального органа развивается орган другого типа. Например, у дрозофилы при мутации *antennapedia* формируется антенна вместо ноги. Гомологичные генам дрозофилы гомеозисные гены идентифицированы и у других животных. У растительных организмов также известны процессы, которые контролируются гомеозисными генами: филлотаксис, развитие цветков и соцветий (Coen, 1991).

В настоящее время идентифицированы ключевые гены, которые контролируют процессы эмбриогенеза, старения и фотоморфогенеза, регулируют функционирование апикальных, латеральных и флоральных меристем, отвечают за формирование корня, листьев и сосудов. Наиболее хорошо изучена экспрессия генов, регулирующих развитие цветков. На основе имеющейся генетической информации, математического аппарата и компьютерных программ стало возможным построение генетических регуляторных сетей (gene regulatory network — GRN), которые позволяют оценить весь спектр взаимодействий между различными генами в процессе дифференцировки клеток и формирования органов растения (Alvarez-Buylla et al., 2007).

Высшие растения могут содержать от 25000 до 50000 генов. Треть из них экспрессируется во всех органах растительного организма (хотя и на разном уровне), продукты второй трети присутствуют лишь в некоторых органах, а остальные гены экспрессируются только в каком-то одном органе. Анализ экспрессии 8300 генов арабидопсиса, который был проведенный в 2001 г. группой американских исследователей под руководством Zhu, показал, что 64 гена специфически экспрессируются только в корнях, 94 — в листьях, 3 — в цветоносах, а 36 — в цветках растений. В составе генов, которые экспрессируются только в определенных органах, были найдены промоторы, обеспечивающие орган-специфическую экспрессию генов, причем в определенное время.

У высших растений наиболее хорошо изучено функционирование двух типов генов-регуляторов развития: гомеобокс-содержащих и генов с MADS-

боксом. *Гомеобокс-содержащие гены* определяются по наличию характерной последовательности ДНК из приблизительно 180 пар нуклеотидов (гомеобокса), кодирующей гомеодомен — консервативный участок ряда транскрипционных факторов (Reiser et al., 2000). Первым клонированным геном растений, кодирующим гомеодомен-содержащий белок, был *KNOTTED1 (KNI)* кукурузы. Мутация *knotted 1* приводит к тому, что ген *KNI* начинает экспрессироваться в несоответствующее время и не в том месте. У мутантов *kn1* вокруг уже дифференцированных клеток листа появляются группы клеток, которые еще продолжают делиться. Группы делящихся клеток, расположенные вдоль сосудистых элементов по всей листовой пластинке, образуют так называемые узлы (knots). Позднее было обнаружено целое семейство генов, подобных *KNI*, названное *KNOX (KNOTTED1-like HOMEOBOX)*. Сверхэкспрессия генов семейства *KNOX* также искажает развитие листа.

Среди *KNOX*-генов растений наиболее детально исследована большая группа, участвующая в регуляции деятельности апикальной меристемы побегов и развитии листьев: *KNI* и *RS1* кукурузы; *KNAT1*, *KNAT2* и *STM* арабидопсиса; *HvKNOX3* ячменя и *OSH1* риса. Гены *KNI*, *STM* и их функциональные аналоги отвечают за поддержание деления клеток меристем, репрессируя их дальнейшую дифференцировку. Эти гены экспрессируются в апикальных меристемах побегов, а также во флоральных меристемах.

Гены, содержащие MADS-боксы получили свое название по начальным буквам четырех генов: *MCM1* дрожжей, *AG* арабидопсиса, *DEF* львиного зева и *SRF* млекопитающих. К генам, содержащим MADS-боксы, относятся, в частности, *AG*, *DEF*, *API* и *AP3*, *TFL1*, *PI*. Гены этого типа регулируют флоригенез и определяют судьбу клеток в семяпочке; их экспрессия выявлена в зародыше, корнях и листьях (Bodt et al., 2003). К MADS-генам относится большинство гомеозисных генов растений, в частности гены идентичности органов цветка. Возникновение новых органов в эволюции растений, например семяпочек и семян, сопровождалось появлением новых подсемейств именно MADS-генов.

Непосредственный контроль развития органов и тканей растения осуществляют *транскрипционные факторы* (ТФ) — белки, которые после перемещения в ядро, регулируют транскрипцию, специфически взаимодействуя с ДНК либо с другими белками, которые могут образовывать комплекс белок-ДНК. ТФ обеспечивают снижение (репрессоры) или повышение (активаторы) константы связывания РНК-полимеразы с регуляторными последовательностями регулируемого гена. Именно ТФ отвечают за селективность и специфичность генной регуляции в различных клетках и тканях растительного организма. В процессе клеточной дифференцировки именно появление нового ТФ является сигналом для активации (или подавления) транскрипции генов на определенной стадии морфогенеза и появления необходимых генных продуктов. У арабидопсиса выявлено более 1600 тран-

скрипционных факторов, которые обычно классифицируют по строению ДНК-связывающих доменов (Riechmann, 2002).

Активность генов зависит не только от факторов транскрипции, специфичных для данного гена, но также от целого комплекса белков, способных прямо или косвенно влиять на структуру хроматина, в котором находится ген (Lusser, 2002). Поэтому у эукариотов важные аспекты развития находятся также и под *эпигенетическим контролем*. Ген функционирует в некой среде, которая не может не оказывать влияние на характер его экспрессии. И, в зависимости от внешних условий, состояния хроматина, модификаций ДНК и ее транскриптов, будет реализовываться информация, заключенная в геноме. *Эпигенетика* рассматривает изменения морфологического или молекулярного фенотипа без изменений кодирующих или промоторных областей гена. Эпигенетика изучает стабильные, передаваемые в длинном ряду клеточных делений и даже в ряду поколений изменения уровня экспрессии генов, не связанные с изменениями последовательности нуклеотидов в ДНК (Медведев, Шарова, 2009). Эпигенетический статус организма определяется характером и уровнем метилирования ДНК, посттрансляционными модификациями гистонов, присутствием изоформ гистонов и характером укладки хроматина (Valliant, Paszkowski, 2007). Одним из процессов морфогенеза, который характеризуется строго эпигенетическим уровнем регуляции, является вернализация (яровизация), т.е. процесс формирования флорального стимула у озимых форм растений, способствующий последующему ускорению их развития и зацветанию (Dennis, Peacock, 2007).

Очень важную роль в регуляции работы генов могут играть молекулы *малых РНК*. В 2006 г. авторам открытия малых РНК А. Fire и К. Mello была присуждена Нобелевская премия. Эти небольшие РНК (19-24 нуклеотидов) способны изменять эффективность экспрессии генов, влияя на стабильность транскриптов и скорость их трансляции. Малые РНК делятся на два класса: малые интерферирующие РНК (siRNA) и микроРНК (miRNA). *siRNA* способны осуществлять направленную деградацию или блокировать трансляцию РНК определенной последовательности и участвовать, таким образом, в защите генома от вирусов (Mlotshwa et al. 2008) и транспозонов (Lisch, 2009).

К *микроРНК* относятся эндогенные, закодированные на собственных генах РНК, которые не кодируют белки и играют ключевую роль в подавлении экспрессии генов или путем расщепления транскриптов этих генов, или за счет блокирования трансляции мРНК (Reihart et al., 2002; Palatnik et al., 2003). Таким способом микроРНК могут контролировать уровень экспрессии почти половины известных генов, кодирующих синтез факторов транскрипции. МикроРНК могут передаваться по симпласту от клетки к клетке, а также передвигаться по флоэме на большие расстояния. В каждом растении содержатся сотни (!) различных микроРНК.

МикроРНК могут являться своеобразными “переключателями” программы развития клетки. Как только в клетке синтезируются микроРНК, (вызывающие деградацию соответствующих мРНК) это приводит к изменению судьбы данной клеточной линии. Ярким примером участия микроРНК в регуляции развития растений может служить глушение *miR172* флорального гена *APETALA2* в примордиях плодолистиков и тычинок. МикроРНК принимают участие в регуляции эмбриогенеза и формирования семени, морфогенеза листа и корня, пролиферации клеток в меристемах и формирования органов цветка, трансдукции гормональных сигналов (Mallory, Vaucheret, 2006; Chuck, 2009).

В регуляции процессов дифференцировки и развития важная роль принадлежит генам, которые содержат промоторы, чувствительные и специфичные к фитогормонам и таким факторам внешней среды, как свет и температура. *Фитогормоны* являются наиболее интегральными химическими сигналами состояния окружающей клетку среды (Медведев, Шарова, 2009). Гормоны могут оказывать влияние на экспрессию ряда генов уже через 2–3 мин. Такая высокая скорость активации генов возможна только в том случае, когда имеются соответствующие транскрипционные факторы. Гены, экспрессия которых стимулируется предсуществующими факторами транскрипции, называют генами первичного ответа, или ранними генами. Весь набор белков, необходимый для экспрессии ранних генов, в момент воздействия гормона в клетке уже имеется. Гены первичного ответа кодируют белки, регулирующие транскрипцию генов вторичного ответа (так называемых поздних генов), необходимых для формирования длительных ответных реакций на гормон.

Специфичность к гормону зависит от консервативной последовательности нуклеотидов в промоторе соответствующих генов первичного ответа. В промоторной зоне гена *GH3*, например, идентифицирован ИУК-индуцируемый элемент — TGTCTC, с которым специфически связывается ауксин-зависимый фактор транскрипции ARF1.

Следует отметить, что гормональная система растений менее специализирована по сравнению с животными. У растений гормоны могут действовать непосредственно в том месте, где они образуются. Несмотря на полифункциональность, действие каждого из фитогормонов специфично и определяется типом тканей и клеток, на которые действует гормон, как говорят, их “компетентностью”. В регуляции одного и того же процесса может принимать участие несколько фитогормонов. Ауксин и его полярные потоки являются основой для разметки плана строения и формирования органов растения. Индолуксусная кислота и цитокинины регулируют пролиферацию клеток, гиббереллины являются одним из основных факторов регуляции цветения, абсцизовая кислота контролирует процессы покоя, а этилен — созревания и старения растений.

Работа поддержана грантом РФФИ 08-04-00566.

Литература

1. *Coen E.S.* The role of homeotic genes in flower development and evolution // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1991, **42**: 241–279.
2. *Alvarez-Buylla E. R., Benitez M., Davila E. B., Chaos A., Espinosa-Soto C., Padilla-Longoria P.* Gene regulatory network models for plant development // *Current Opinion in Plant Biology.* 2007, **10**: 83–91.
3. *Zhu T., Budworth P., Han B., Brown D., Chang H-S., Zou G., Wang X.* Toward elucidating the global gene expression patterns of developing Arabidopsis: Parallel analysis of 8300 genes by a high-density oligonucleotide probe array // *Plant Physiol. Biochem.* 2001, **39**: 221–242
4. *Reiser L., Sanchez-Baracaldo P., Hake S.* Knots in the family tree: evolutionary relationships and functions of *knox* homeobox genes // *Plant Molecular Biology.* 2000, **42**: 151–166.
5. *De Bodt S., Raes J., Van de Peer Y., Theissen G.* And then there were many: MADS goes genomic // *TRENDS in Plant Science.* 2003, **8**: 475–483.
6. *Riechmann J.L.* Transcriptional Regulation: a Genomic Overview. *The Arabidopsis Book.* 2002. American Society of Plant Biologists. P. 1–46.
7. *Lusser A.* Acetylated, methylated, remodeled: chromatin states for gene regulation // *Current Opinion in Plant Biology.* 2002, **5**: 437–443.
8. *Медведев С.С., Шарова Е.И.* Биология развития растений. Том 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. Изд-во СПбГУ. 2009. 247 с.
9. *Vaillant I., Paszkowski J.* Role of histone and DNA methylation in gene regulation // *Current Opinion in Plant Biology.* 2007, **10**: 528–533.
10. *Dennis E. S., Peacock W.J.* Epigenetic regulation of flowering // *Current Opinion in Plant Biology.* 2007, **10**: 520–527.
11. *Mlotshwa S., Pruss G.J., Vance V.* Small RNAs in viral infection and host defense // *Trends in Plant Science.* 2008, **13**: P. 375–382.
12. *Lisch D.* Epigenetic regulation of transposable elements in plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2009, **60**: 43–66.
13. *Reinhart B.J., Weinstein E.G., Rhoades M.W., Bartel B., Bartel D.P.* MicroRNAs in plants // *Genes Dev.* 2002, **16**: C. 1616–1626.
14. *Palatnik J.F., Allen E., Wu X., Schommer C., Schwab R., Carrington J.C., Weigel D.* Control of leaf morphogenesis by microRNAs // *Nature.* 2003, **425**: 257–263.
15. *Chuck G., Candela H., Hake S.* Big impacts by small RNAs in plant development // *Current Opinion in Plant Biology.* 2009, **12**: 81–86.
16. *Mallory A.C., Vaucheret H.* MicroRNAs: something important between the genes. *Current Opinion in Plant Biology* 2004, **7**: 120–125.

Резюме

Проанализирован ряд принципов и механизмов, лежащих в основе генетической, эпигенетической и гормональной регуляции онтогенеза и морфогенеза растений.

Проаналізовано низку принципів і механізмів, що лежать в основі генетичної, епігенетичної і гормональної регуляції онтогенезу і морфогенезу рослин.

Some principles and mechanisms underlying the genetic, epigenetic and hormonal regulation of plant ontogenesis and morphogenesis were analyzed.

УРУСОВ В.М.¹, ВРИЩ Д.Л.¹, ВАРЧЕНКО Л.И.², ПЕТРОПАВЛОВСКИЙ Б.С.¹.

¹Ботанический сад-институт ДВО РАН,

Россия, 690024, Владивосток, ул. Маковского, 142, e-mail: petrop5@mail.ru;

²Тихоокеанский институт географии ДВО РАН,

Россия, 690041, Владивосток, ул. Радио, 7, e-mail: semkin@tig.dvo.ru

К ЭВОЛЮЦИИ БИОТЫ В БЕРЕГОВОЙ ЗОНЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ

Нас особенно интересуют микро- и макроэволюционные процессы на берегах дальневосточных морей, где широкое формовое разнообразие сосудистых растений часто представляет практический интерес (например, карликовый вечнозеленый рододендрон, эндемичные крупноцветковые тимьяны и эдельвейсы у оз. Благодатное в береговой зоне Сихотэ-Алинского государственного заповедника в Приморье, крупноплодные *Jonicera edulis* ssp. *kamtschatica* на п-ове Большой Нос у подножия вулкана Атсонупури на о-ве Итуруп и в северном углу Озерновского залива на северо-востоке Камчатки, крупноплодные формы *Rosa rugosa* на о-ве Фуругельма (юг Приморья), *Vaccinium jatoibe* (Итуруп), крупношишечные формы кедрового стланика в Сахалинской и Магаданской областях и др. Это разнообразие перетекает в эндемичные расы (var.), подвиды (ssp.), например, можжевельников (Урусов, 1981) и виды (sp.) не только у сосудистых растений. Общеизвестный меланизм у животных тоже выражен именно здесь. Зонирование морского влияния позволило установить сложность и результативность эволюционных преобразований именно в первой подзоне (Майоров, Урусов, Варченко и др., 2009). Первая подзона — подзона эдафических, экосистемных и динамических мозаик — наиболее приближена к береговой черте (даже на первые десятки метров) и находится под наиболее сложным влиянием акватории как на микроклимат, эдаптопы и экотопы, так и динамику береговой линии и эволюцию биоты. Это не только современная полоса заплеска, но и ее реликты, отстоящие от сегодняшней береговой черты иногда на 10–20–40 км, сложившиеся при более высоком — даже на 4 м — стоянии уровня Мирового океана 3,5 тыс. л.н. в суббореале и около 6 тыс. л.н. в атлантике. Экосистемы зоны заплеска в ее широком понимании физиономически определяются не только супралиторальными видами, но и видами реликтовых береговых степей и предстепей Дальнего Востока России (ДВР). А поэтому к колосняку, осоке большоголовья, мертензии, хоризису, *Rosa maximowicziana*, *R. rugosa*, *R. rugosa* x *R. davurica*, эндемам супралиторали, включая *Oxytrohis*, *Artemisia*, *Dendranthema*, *Leontopodium*, *Thymus*, добавляются злаково-разнотравно-пыльнично-тимьяновые фрагменты реликтовых степей, видимо, с *Celastrus orbiculata*, *Fraxinus sieboldiana*, *F. densata*, *F. stenopterus*. И все же оригинальность биоты 1-й подзоны связана в основном с полосой шириной в 0,5–1,5 км.

Материалы и методы

Материалы и методы относятся к сфере генэкологических исследований, выполненных авторами в береговой полосе и отчасти на верхней границе растительности в горах Приморья и Сахалина. Обращено внимание

на частоту встречаемости и распределение форм с опушением листьев и побегов, белоцветковых форм на побережье и в высокогорьях. Причем, белоцветковый субальпийский *Rhododendron bobrovii* Д.Л. Врищ выделен из круга близких *Rh. Sichotense*, рододендронов как раз по массовости его произрастания у верхней границы растительности: если бы это были отдельные образцы на тысячи кустов типичного *Rh. Sichotense*, то можно было бы говорить об альбиносной форме. Однако перед нами массовый особенно низкий кустик с белыми цветками, субальпиец, частично поглощенный ценопопуляциями ультрабореального сихотинского рододендрона. Найдены многие критические признаки, разделяющие данные виды.

Результаты и обсуждение

Ценность биоты 1-й подзоны для науки и практики в особых свойствах ее таксонов и форм, т.е. полиморфизме, в лабильности, толерантности, урожайности, в возможности привлечь ее для изучения микро- и макроэволюционных процессов, гибридизации, установления “адресов” возникновения таксономически ранжируемых новообразований — причем не только эндемичных.

С этой проблемой столкнулись как первоисследователи природно-ресурсного потенциала ДВР, который в те отдаленные времена был гораздо обширней географически, так и непосредственно природопользователи. И проблема не только в непосредственном влиянии морей, их ледовитости, направлении ветров, барьеров на их пути, но и, например, разнообразии эволюционных факторов, факторов, определяющих формирование и уцеление биологического разнообразия, но и в хозяйственной отдаче видов и экосистем, необходимых режимах их эксплуатации и охраны. Это относится и к арборифлоре и к флоре конкретных урочищ, и к наземной и морской фауне, и к природопользованию в целых долинах впадающих в море рек, если длина рек до 100 км (Восточное Приморье), Например, экраняруемая от выноса воздушных масс с Японского моря средне-высокогорным хр. Партизанский долина р. Партизанская, почти перпендикулярная летнему муссону практически до устья перспективна для с/х культур и садоводства при сдерживающем влиянии наводнений. Например, И.С. Майоровым с соавторами (2009) макрозона берегов юга ДВР рассматривается как экотон прибрежных и береговых акваторий и территорий. Причем на суше выделены 2 зоны (прибрежная современных и береговая реликтовых океанических влияний) и — в прибрежной зоне — 3 подзоны даже до главных рубежей океанического влияния. В последнем стадиале, ледниковье, этими рубежами были Восточно-Маньчжурские горы, главный водораздел Сихотэ-Алия и хр. Джугджур. В текущем межстадиале рубежи — за исключением Джугджура — сместились на запад, к Большому Хингану и Буреинским горам (Никольская, 1972 и др.). Т.е. в вюрме — 12–16 тыс. л.н. — океаническое влияние в Восточном Сихотэ-Алине распространялось на полосу не шире 100–150 км от современной береговой черты и только на

западе Уссурийского, Октябрьского, Пограничного районов проникало в глубину материка до примерно 200–250 км. С вюрмской полосой океанического влияния в Сихотэ-Алине и Восточно-Маньчжурских горах и сейчас увязаны находки видов сахалинского генезиса, в частности, изолятов пихты сахалинской *Abies x sachalinensis*.

Эндемиками здесь являются не менее 40 видов сосудистых растений, не менее 25 видов из них эндемичны для Восточного Сихотэ-Алиня (Урусов, 1993: 32): *Festuca vorobievii*, *Silene olgae*, *Rosa maximowicziana*, *Potentilla tranzschellii*, *Oxytropis mandshurica*, *O. ruthenica*, *Peucedanum (Kitagawia) litorale*, несколько видов *Thymus*, возможно, апомиктных по генезису (Недолужко, 1995), *Anaphalis pterocaulon*, *Heteropappus saxomarinus*, *H. villosus*, *Dendranthema coreanum*. Всего на морских берегах юга ДВР из более чем 200 видов сосудистых растений преимущественно степного и дубравного генезиса встречающихся в зоне заплеска облигатными и близкими к ним являются почти 100. Среди них немало полиплоидов (Пробатова и др., 1984), которые мы относим к особенно лабильным и вовсе не всегда геологически молодым. Самыми молодыми на супралиторалях ДВР являются *Juniperus conferta* (Сахалин, видимо, сформирован к рубежу плейстоцена, потому что похолодания позднего плейстоцена позволили ему расселиться по внешней гряде дюн как Западного, так и Восточного Сахалина, вдоль всего побережья Японского моря в Японии и Корею и пройти на берег Желтого моря в КНДР; Урусов, Лобанова, Варченко, 2007: 291), *J. x coreana* = *J. conferta* x *J. sibirica* (голоценовый гибрид на береговых валах Сахалина и Кореи), *Rosa rugosa* x *R. davurica*, *R. marretii* x *R. davurica* (берега севера Сихотэ-Алиня, голоцен), подвиды можжевельников (Урусов, 1981), возраст которых от раннечетвертичного до среднепозднечетвертичного (плейстоценового).

Чаще всего особенно молоды гибриды. Некоторые таксоны обязаны своим происхождением погружению окраины Азии, например, *Dendranthema coreanum*, *Sabina davurica* ssp. *maritima*, может быть, немалое для Северной Пацифики в целом число *Artemisia*, *Leontopodium*, *Saussurea*.

Отметим и вот что: в оказавшихся из-за тектонического погружения у уровня моря популяциях *Sabina sargentii* (юг Сахалина, о-ва Кунашир, Итуруп, Монерон, часть Хоккайдо (Япония)) как бы произошло возвращение к большей требовательности к теплу, к однодомности, что позволяет предположить продолжительную дивергенцию береговых и высокогорных популяций данного вида. В этом есть хозяйственный смысл. И по крайней мере для альпинариев средних широт эта форма сабины перспективна.

В чем же причина ускоренных мутагенеза и микро- и макроэволюционных процессов именно в этой подзоне береговой зоны? Во-первых, это разнообразие и широчайшая амплитуда климатических факторов, во-вторых, это особый и разнообразный химизм воздуха и почвы, в-третьих, радиационный фактор, в-четвертых, постоянное наличие свободного для поселения новообразований пространства, сопоставимое с имеющимся на верхней

границе леса, где также особенно многочисленны мутации, например, у *Abies sibirica* (Квитко, 2009) и почти также выражены свободные участки для поселения новых форм, в-пятых, как и на верхней границе растительности прогорающие участки здесь чередуются с уцелевающими, в той иной степени изолированными и не преобладают, а сами пожары редки и относительно слабей действуют на биоту (потому что здесь как правило меньше сухих растений и ветоши), в-шестых, здесь более высоко разнообразие эдапов и экотопов, в-седьмых, всегда в наличии разнообразие физических и химических барьеров, изолирующих как экотопы, так и участки берега в некоторой степени аналогично имеющему место на верхнем пределе растительности.

Выводы

И все же вполне вероятно, что в зонах перехода главным фактором эволюции является стрессирование физиологии генеративных процессов на уровне ценопопуляций видов в особых, а именно крайних, периферийных условиях среды. Напомним, что “наиболее распространено, вероятно, смещение ниш у относительно генерализованных видов к периферии пространства ресурсов у границ ареала, подтверждением чему служат частые случаи интенсивного формообразования в периферических изолятах” (Шенброт, 1984). А предоставляющие ресурсы для “центробежно направленного действия отбора” (Шенброт, 1984) зоны не ограничиваются контактом континента и океана: физические (излучения разных типов, понижения и повышения температуры и влажности в т.ч. с высокой скоростью + стрессирование физиологии), физико-химические за счет действия особых минералов и субстратов, химические (полихлорбифенилы, азотистая кислота и др. канцерогены), биологические, включая вирусы, мутагены действуют очень активно и в высокогорьях и в береговых условиях, к ним приближенных вследствие контакта с надолго замерзающими морями, солончатыми и пресными обширными водоемами. Если общий фон мутаций определяется динамизмом солнечных активности и радиации, то учащение мутаций в зонах перехода, такие явления, как выраженный именно здесь меланизм у животных, стланиковость, сизый налет, интенсивная опушенность поверхности всех частей организма иногда даже вместе у растений, вызываются другими факторами — химическими мутагенами, стрессированной физиологией репродуктивного процесса. По крайней мере планетарной динамикой мутаций и особым разнообразием эдапов это не объяснить. Именно поэтому наиболее крупными вкладчиками в эндемизм флоры РДВ являются даже не высокогорья на верхнем пределе растительности, а берега окраинных морей, а это супралиторально-луговой и отчасти лесной и лугово-пойменный комплекс эндемов А.Е. Кожевникова (2007), которые мы бы назвали супралиторально-степными эндемиами, а также аркто-монтанный комплекс эндемов этого же автора и комплекс эндемов крупнотравья (Урусов и др., 1993). Причем при общем уровне эндемизма около 6% (у А.Е. Кожевникова — 10,8%), эндемов супралиторального комплекса и береговых скал — око-

ло 20% от общего объема данного флороценопита, аркто-монтанных — примерно столько же (для гольцев Сихотэ-Алиня И.Б. Вышиным (1990) выявлен 14%-ый эндемизм), крупнотравного флороценопита — до 25% (Урусов, 1993: 36) при 10%-м эндемизме флоры крупнотравных лугов. Следовательно, в занимающих не более, чем первые проценты суши зонах перехода мутагенез результативней в разы, а мутации случаются на порядки чаще. Добавим к этому наличие свободных для заселения субстратов.

Литература

1. *Вышин И.Б.* Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня, Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 186 с.
2. *Квитко О.В.* Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2009. 19 с.
3. *Кожевников А.Е.* Эндемичный элемент во флоре российского Дальнего Востока // Комаровские чтения БПИ ДВО РАН. Вып. 54. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 8–81.
4. *Майоров И.С., Урусов В.М., Варченко Л.И.* К уникальности береговых экосистем залива Петра Великого // Вестн. КрасГАУ, 2009, №2. С. 57–66.
5. *Недолужко В.А.* Систематика, география и эволюция деревянистых растений (на примере арборифлоры российского Дальнего Востока): Дисс. на соиск. уч. степ. д.б.н. в виде докл. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 1995. 62 с.
6. *Никольская В.В.* Морфоструктура бассейна Амура. М.: Наука, 1972. 296 с.
7. *Пробатова Н.С., Селедец ВП Соколовская А.П.* Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения БПИ ДВНЦ АН СССР. Вып. 31. Владивосток: 1984. С. 89–116.
8. *Урусов В.М.* Новые внутривидовые таксоны можжевельников из Приморья // Бюл. ГБС АН СССР. 1981. Вып. 122. С. 52–56.
9. *Урусов В.М.* Структура разнообразия и происхождения флоры и растительности юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВО РАН, 1993. 129 с.
10. *Урусов В.М., Лобанова И.И., Варченко Л.И.* Хвойные российского Дальнего Востока — ценные объекты изучения, охраны, разведения и использования. Владивосток: Дальнаука, 2007. 440 с.
11. *Шенброт Г.И.* Организация сообществ как фактор, определяющий направление и темпы эволюции видов // Макроэволюция (матер. 1-й Всесоюз. конфер. По проблемам эволюции). М.: Наука, 1984. С. 170–172.

Резюме

Разнообразие форм, подвидов, гибридных таксонов, викарных видов в береговой полосе морей Дальнего Востока (ДВ) по сравнению с континентальной зоной выше в разы, а эндемизм как минимум удвоен. Как и доля видов четвертичного возраста. Это связано с высоким химическим мутагенезом и стрессируемой физиологией генеративного процесса, сближающей берег и верхний предел растительности в горах.

A diversity of forms, subspecies, hybrid taxons and vicarious species within the coastal belt of the Far East (FE) seas is several times higher and endemism as well as a share of species of the Quaternary age is at least redoubled as compared with those for the continental area. It is related to a high chemical mutagenesis and stressed physiology of the generative process approaching the coast and upper limit of vegetation in mountains.

KURCHII B.A.

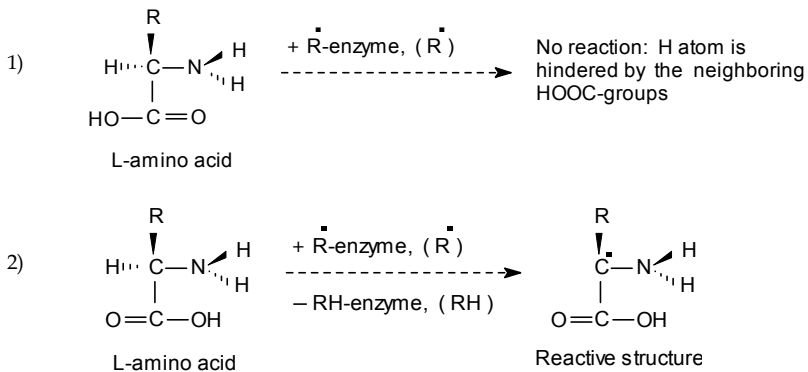
*Institute of Plant Physiology and Genetics, 31/17 Vasylkivska St., 03022 Kiev, Ukraine
Corresponding author: kurchii@mail.ru*

IS IT POSSIBLE TO PREDICT BIOLOGICAL ACTIVITY OF ANY CHEMICAL, AND IF SO, HOW?

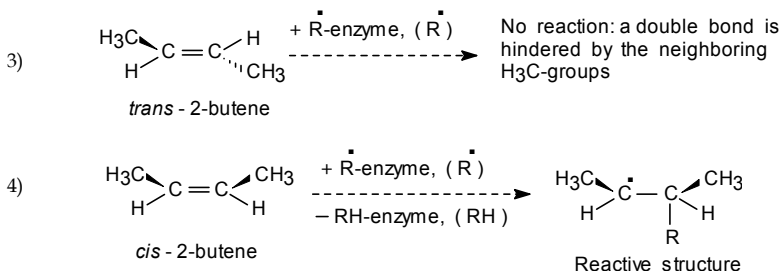
1. Understanding sterical structure

In the living system many kinds of organic molecules exist as L(S)– or D(R)– enantiomers. Enantiomers are stereoisomers that exhibit a property known as chirality. Usually, only one form of many chiral substances is present in biological systems. For example, 19 of the 20 amino acids (except glycine) presented in living organisms belong to L-forms and monosaccharides are presented by D-forms. Chirality is recognized by biologists as being an important factor that determines biological activity of large quantity of chemicals. Unfortunately, we still do not know much about the exact mechanism of such enantioselective recognitions in the living systems.

It is recognized that biochemical processes and activities depend on chemical reactions that play important roles in biological functions. In order for a biochemical reaction (the formation of new bond) to take place, the reacting molecules should possess in sufficient energy (activation energy). The speed or rate at which chemical reaction proceeds is dependent on the many reaction conditions [1]. One of the main ones is a sterical factor. Sterical hindrance (steric shielding) takes place when the size of groups within a molecule prevents the chemical reaction. Understanding steric effects is critical to chemical processes caused by biologically active substances: steric effects determine how and at what rate hormones, pesticides, drugs will interact with their target bio-molecules. An example of such phenomenon can be illustrated with amino acids: such reactions do not occur if an hydrogen atom is hindered by neighboring radicals (because they must collide in the correct orientation) and hence no biological effects are revealing (reactions 1 and 2).



This rule might also be applied to chemicals of *cis-trans*-configurations in the free radical addition reactions (reactions 3 and 4).



2. Sterical hindrance is the controlling factor in the relationship between sterical structure and biological activity

It is very known that individual chemical properties of any chemical are all derived from the unique molecular structure of that chemical. These principles form the underlying basis for the prediction of biological activity from chemical structure. There are essentially several basic approaches to the prediction of toxicity/bioactivity from chemical structure. Among their, for example, are mechanistic and statistical approaches. Mechanistic approach is based on the analysis of physical, chemical or reactivity parameters to establish a structure/activity relationship (SAR). In statistical approach information is generated from collection of experimental (toxicological) data. Unfortunately, progress in prediction of toxicity/bioactivity from chemical structure has been slow over the past decades. Another approach that is currently being studied by us [2] is the use

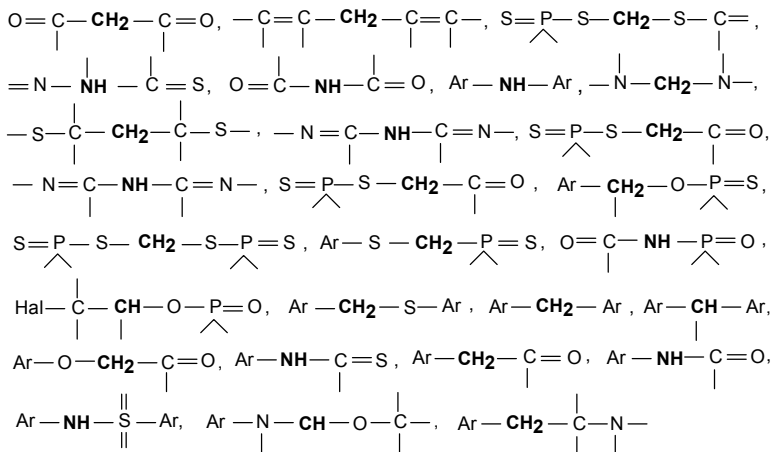
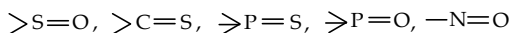
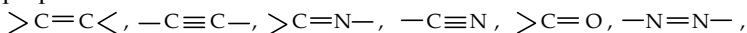


Figure. Chemical structure of D for diverse biologically active substances

of sterical properties and reactivity of the investigated substance. Our studies from the SAR suggest that this phenomenon is caused by the presence of an active hydrogen atom (at the C- or N-atoms) which sterically is not hindered by neighboring radicals. The fragment of the molecule that has the active hydrogen atom is termed as a functional reactive group (FRG or descriptor, D) is an essential factor determining biological activity of any given chemical. These chemicals to be reactive and to cause biological effects should be transformed into free radicals (by enzymes or endogenous metabolic free radicals) in the reactions of the hydrogen atom abstraction. Several D of diverse substances are presented in Figure.

Another FRG determining biological activity of chemicals are following:

(1) The functional groups having doubly or triply bonded atoms and likewise cyclopropane:



(2) The quaternary nitrogen atom in alkanes and cycloalkanes. *In vivo* these chemicals form olefins in accordance to the Hofmann's rule (Hofmann A.W.).

(3) The quaternary nitrogen atom in aromatic compounds. The substances of this class are readily converted into free radicals *in vivo*.

(4) The chemicals having active hydrogen atoms at two OH-groups in the non-aromatic cyclic structure. Abstractions of hydrogen atoms from these structures by another endogenous free radicals yield inert substances, that are termed as antioxidants.

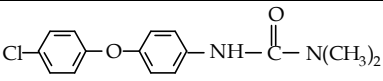
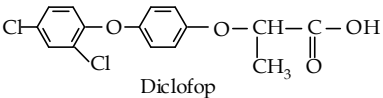
(5) The chemicals having one or more OH-groups. Abstraction of the hydrogen atom from such group by free radicals yields an oxygen centered radical.

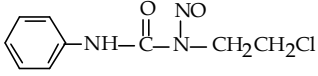
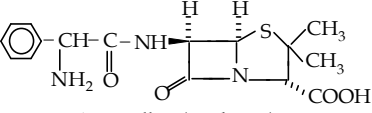
3. Flanking substitutes can influence the selective activity

The biological activity/toxicity is also caused by the presence of specific flanking substitutes (see table) [2]. These fragments of the molecule and FRG have essential impact on the toxicity to living systems.

Table

Summary of the important biologically active substances [2]

Structures (common name)	Descriptors	Typical flanking substitutes	Acute, oral toxicity LD ₅₀ , mg/kg
Herbicides			
 <p>Chloroxuron</p>	Ar-NH-C(=O)	-CH ₃	For rats 3000
 <p>Diclofop</p>	Ar-O-CH-C(=O)	-COOH	For rats 563-693

Structures (common name)	Descriptors	Typical flanking substitutes	Acute, oral toxicity LD ₅₀ , mg/kg
Insecticides			
$\begin{array}{c} (\text{H}_5\text{C}_2\text{O})_2\text{P} \text{ S } \text{CH}_2 \text{C ONH}_2 \\ \parallel \\ \text{S} \\ \text{Phosthion} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{S}=\text{P}-\text{S}-\text{CH}_2-\text{C}=\text{O} \\ \wedge \qquad \qquad \qquad \end{array}$	-NH ₂ -CH ₃	For mice 200
$\begin{array}{c} (\text{H}_5\text{C}_2\text{O})_2\text{P} \text{ S } \text{CH}_2 \text{COOH} \\ \parallel \\ \text{S} \\ \text{Acethion acid} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{S}=\text{P}-\text{S}-\text{CH}_2-\text{C}=\text{O} \\ \wedge \qquad \qquad \qquad \end{array}$	-COOH -CH ₃	630
Miscellaneous pharmaceutical substances			
 <p style="text-align: center;">CCNU (antineoplastic agent)</p>	$\begin{array}{c} -\text{N}=\text{O} \\ \text{Ar}-\text{NH}-\text{C}=\text{O} \\ \end{array}$	-CH ₂ Cl	For rats 38-51
 <p style="text-align: center;">Ampicillin (antibiotic)</p>	$\begin{array}{c} \text{Ar}-\text{CH}-\text{C}-\text{O}- \\ \qquad \qquad \\ \text{C}-\text{H} \\ \end{array}$	-COOH	For rats 10000

4. Answers to the question

1. The primary role of described Descriptors in the designing of novel bioregulators is to detect leads without performing experiments.

2. Substances having flanking substitutes such as -COOH, -OH, -COR and -COOR possess strong biological activity to plants and microbes whereas their toxicity to mammals is moderate or slight.

3. Chemicals having Descriptors which are formed by P and S atoms possess as very strong toxicity as biological activity.

4. Chemicals having Descriptors which are not formed by P and S atoms possess very/or strong biological activity, their toxicity is only moderate.

5. Bridgehead olefins which can form long-lived bridged free radicals *in vivo* possess analgesic activity.

6. In order to design potent bioregulators with strong biological effects it is need to chouse their *cis*-isomers.

7. Selection of Descriptors and flanking groups is the main condition that must be accountable factors in the designing of novel bioregulators.

8. Chemicals having lipophylic CH₃-groups as flanking substitutes possess strong toxicity to mammals.

9. Chemicals having oxygen in the ring of a molecule possess strong biological activity.

10. Substances that can form *in vivo* more than one free radical center simultaneously possess strong biological (analgesic) activity.

11. Factors which stabilize free radicals increase biological activity of chemicals.

Literature

1. *Ingold C.K.* Structure and metabolism in organic chemistry.— Ithaca and London: Cornell University Press, 1969.
2. *Kurchii B.A.* What Regulate the Growth Regulators? — Kiev: Logos Publisher, 1998.— 202 pp. (In Russian and English).

Summary

In this report we consider the role of several factors in the bioactivity/toxicity of hormones, pesticides and pharmaceutical substances. It is concluded that taking into account sterical factors, functional reactive groups and flanking substitutes is predictive tool in the prediction of bioactivity/toxicity of any given chemical.

В этом сообщении мы рассматриваем роль некоторых факторов, определяющих биологическую активность (токсичность) гормонов, пестицидов и фармацевтических препаратов. Сделано вывод, что учет стерических факторов, функционально активных групп и боковых заместителей является предиктивным инструментом в прогнозировании биологической активности (токсичности) любого химического соединения.

В цьому повідомленні ми розглядаємо роль деяких факторів, що визначають біологічну активність (токсичність) гормонів, пестицидів і фармацевтичних препаратів. Зроблено висновок, що врахування стеричних (просторових) факторів, функціонально активних груп і бокових замісників являється передбачуваним інструментом в прогнозуванні біологічної активності (токсичності) будь-якої хімічної сполуки.

ГОРДЕЙ И.А., ЛЮСИКОВ О.М., БЕЛЬКО Н.Б.

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,

Беларусь, 220072, Минск, ул. Академическая, 27, e-mail: I.Gordej@igc.bas-net.by

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ СИСТЕМЫ РОДА ТРИТИКАЛЕ (×*TRITICOSECALE* WITTMACK)

Разработка классификации синтетических гибридогенных амфиплоидных видов, полученных экспериментально объединением дивергированных геномов, имеет особое значение и требует тщательного анализа. Каждый новый синтетический вид должен иметь название и место в системе рода.

Амфиплоидный род тритикале (×*Triticosecale* Wittmack = *Triticum* L. × *Secale* L.) относится к подтрибе пшеницевых (*Triticinae* Benth.) трибы *Triticeae* (*Hordeae*) семейства злаков (*Poaceae* Barnh., или *Gramineae* Juss.) порядка однодольных трав (*Poales* Small). Он включает синтетические виды фертильных реципрокных межродовых гибридов между представителями родов пшеницы (*Triticum* L.) и ржи (*Secale* L.), различающиеся плоидностью, происхождением и хромосомным составом геномов.

Реальность рода ×Тритикале (×*Triticosecale* Wittmack) не вызывает сомнений. Виды тритикале репродуктивно изолированы от исходных видов пшеницы и ржи и отличаются от них происхождением, кариотипически, по совокупности морфогенетических признаков, селекционной проработкой и ареалом распространения. За последние 40 лет интенсивной селекции создан обширный исходный материал и новые высокоурожайные сорта озимых и яровых тритикале. По данным ETDB (The European Triticale Database) объем мировой коллекции тритикале вырос с 5203 образцов из 9 генетических банков в 1999 г. до 11 721 образца из 23 генбанков 18 стран в 2006 г.: 2056 образцов зарегистрированы в SIMMYT (Мехико), 7788 образцов происходят из Европы, включая коллекцию из 3876 образцов ВИР (VIR) [1].

Тетраплоидные тритикале (*Triticosecale tetraploidii* (*lebedevii*) Kurk., AARR, BBRR, DDDR, A/B/DRR, $2n=4x=28$) включают в состав ядра диплоидный RR-геном ржи и диплоидный или рекомбинантный набор хромосом A-, B- и D-геномов пшеницы. Составляют около 3,2% генофонда тритикале. В коллекции ВИР представлены 124 образцами. Растения по морфологическим признакам занимают промежуточное положение между пшеницей и рожью. Признаки ржи выражены сильнее, чем у гексаплоидных и октоплоидных тритикале. Тетраплоидные тритикале — озимые, редко яровые, самоопылители, склонные к перекрестному опылению. Используются для реконструкции генома тритикале.

Гексаплоидные тритикале (*Triticosecale hexaploidii* (*derzhavinii*) Kurk. Et Filat., T/AABBRR, S/RRAABB, $2n=6x=42$) включают в состав ядра диплоидные наборы хромосом A-, B-геномов и R-генома ржи. Составляют более 90% генофонда тритикале. В коллекции ВИР представлены 3492 образцами.

По морфобиологическим признакам они занимают промежуточное положение между пшеницей и культурной рожью. Тритикале морфологически ближе к пшенице, а у секалотритикум более выражены признаки ржи. Образ жизни — озимые и двуручки, самоопылители со слабой склонностью к перекресту. Имеют оптимальный уровень пloidности, наиболее продуктивны и широко используются в производстве.

Октоплоидные тритикале (*Triticosecale rimpaui* Wittm., AABBDDRR, $2n=8x=56$) включают в состав ядра диплоидные наборы хромосом А-, В-, D-геномов пшеницы и R-генома ржи. Составляют около 6,7% генофонда тритикале. В коллекции ВИР представлены 260 образцами. Октоплоидные тритикале по морфологическим признакам ближе к гексаплоидной пшенице. Образ жизни — озимый, реже яровой, самоопылители со слабой склонностью к перекрестному опылению. Цитологически недостаточно стабильны, используются для реконструкции генома тритикале [2].

Селекционно-генетический анализ генофонда тритикале показал, что у них недостаточно реализован генетический потенциал ржи. Для решения проблемы недостаточной экспрессии ржаного компонента полигенома с целью повышения адаптивного потенциала и устойчивости к болезням, увеличения генотипической изменчивости, расширения генофонда и ареала распространения тритикале предлагается синтез ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржаного типа — секалотритикум [3, 4].

В ИГиЦ НАН Беларуси разработан эффективный способ получения секалотритикум на основе гибридизации тетраплоидной ржи (RRRR, $2n=4x=28$) с гексаплоидными тритикале (AABBRR, $2n=6x=42$) и однодвукратного беккроссирования полученных ржано-тритикальных гибридов F_1 (RRABR, $5x=35$) на тритикале (рис. 1). Создан генофонд стабильных гексаплоидных секалотритикум (RRAABB, $2n=42$), включающий более 50 образцов.

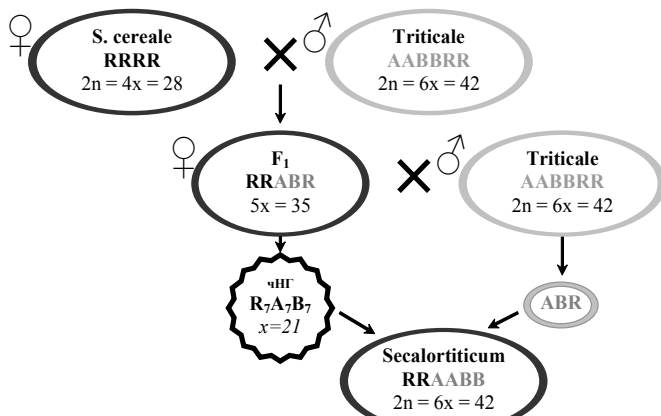


Рис. 1. Метод синтеза секалотритикум

На основе результатов молекулярно-цитогенетических исследований формирования и стабилизации генома секалотритикум предложена система взаимосвязанных генетических факторов коадаптивных процессов формирования, реорганизации и стабилизации гибридного полигенома секалотритикум (рис. 2), включая экспериментально обоснованные механизмы формирования разнокачественных гамет с различным хромосомным составом у межродовых ржано-тритикальных гибридов F_1 , основанные на особенностях взаимодействия специфических генетических систем контроля мейоза исходных видов (*Ph*, *Sy*, *Edu* и др.) в условиях различных типов исходных цитоплазм.

Создание гетероплазматических тритикале и необходимость их индивидуальной селекции требует нового подхода к систематике рода *Triticosecale* Wittm.

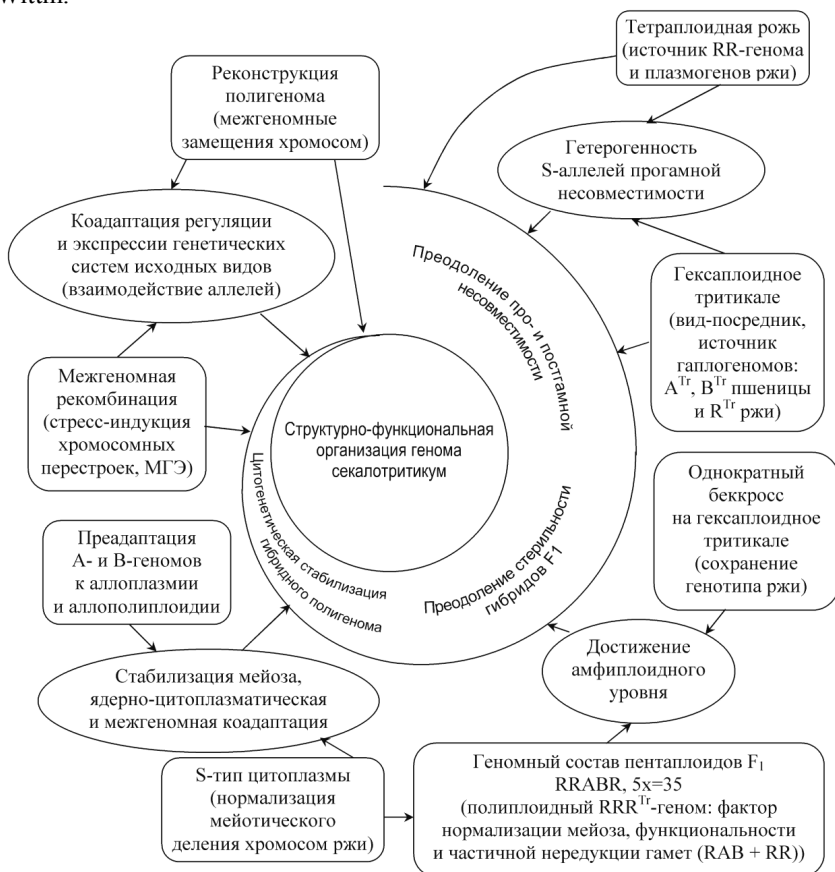


Рис. 2. Система факторов формирования и стабилизации генома секалотритикум

Существующие критерии классификации аллополиплоидов (табл. 1) имеют ряд ограничений:

— размытость границ таксонов в результате совместного действия естественного и искусственного отбора, миграции и смешения ареалов возделываемых форм;

— несоответствие современной базе знаний о структурно-функциональной организации генома и неучтенность путей и селекционной продвинутой синтетических аллополиплоидных видов (разных типов тритикале);

— искусственный утилитарный характер, не учитывающий филогению амфиплоидных видов, что подтверждается молекулярно-генетическим анализом [5].

Результаты сравнительного анализа гетероплазматических \times Тритикале (гексаплоидных тритикале и секалотритикум) показали, что (табл. 2):

— результаты рецiproчных скрещиваний секалотритикум с тритикале отличаются;

— секалотритикум и тритикале частично репродуктивно изолированы в силу проведения индивидуальных схем селекции;

— они различаются по плазматипам (плазматипы ржи и пшеницы) и, соответственно, по цитоплазматическим признакам;

— роль базового генома при аллополиплоидии у них выполняют геномы различного происхождения (AA-геном у тритикале и RR-геном у секалотритикум);

— секалотритикум и тритикале имеют кариотипические различия в связи со спецификой коадаптивных процессов стабилизации полигенома;

— они отличаются генотипически по экспрессии генов и степени выраженности признаков исходных видов.

Таблица 1

Известные подходы в систематике \times Тритикале

Автор	Критерии систематики \times Тритикале
Г. Каттерман	по происхождению (гетерогеномные и гомогеномные)
А.Ф. Шулындин	по родословной в зависимости от способа получения (двухвидовые, вторичные, трехвидовые и пр.)
Ю.Г. Сулима, Л.К. Сечняк	по гомо/гетерогетерогеномности и дозовым соотношениям генетического материала исходных видов (гомогеномные, гетерогеномные, хромосомно-замещенные)
В.Ф. Дорофеев, Т.В. Охотникова, Э.Ф. Мигушова	по составу, происхождению и разнокачественности отдельных геномов и хромосом
У.К. Куркиев, А.А. Филатенко	по уровню плоидности (тетра-, гекса-, октоплоидные)

Таблица 2

Генетические отличия гетероплазматических гексаплоидных ×Тритикале

Показатели	Тритикале	Секалотритикум
Плазматены (геномы пластид и митохондрий)	Пшеничный плазматип T/RRAABB	Ржаной плазматип S/RRAABB
Реципрокная скрещиваемость, %	Тритикале × Секалотритикум 32,38%	Секалотритикум × Тритикале 47,95%
Генетические основы совместимости	Про- и постгамные факторы несовместимости пшеницы	Нарушение синтеза / функции пестичных РНК-аз ржи
Базовый геном	AA-геном пшеницы	RR-геном ржи
Специфичность мейоза	Нестабильное деление геномов ржи в условиях пшеничной цитоплазмы	Нормализация деления генома ржи в условиях ржаной цитоплазмы
Стабилизация генома	~F7	~F5
Экспрессия генов	Неполная экспрессия генома ржи	Более полная экспрессия генома ржи (ω _{2,3,4} -секалины)
Эффект взаимодействия генетических систем контроля мейоза исходных видов	Ph, I/Edu и др. пшеницы >> Sy, P/Edu и др. ржи	Ph, I/Edu и др. пшеницы << Sy, P/Edu и др. ржи
Репродуктивная изоляция	Частичная — тритикале и секалотритикум репродуктивно изолированы в силу проведения индивидуальных схем селекции	

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о целесообразности выделения гетероплазматических гексаплоидных тритикале с цитоплазмой пшеницы (*ssp. triticale* Tscherm.) и ржи (*ssp. secalotriticum*, син. *secalotricum* Rozenst., et Mittelst.) в ранг подвидов в системе рода тритикале (*rTriticosecale* Wittm.), включающей виды полиплоидного ряда (тетра-, гекса- и октоплоидные) (рис. 3).

Внутриродовая классификация тритикале на гетероплазматические подвиды, а далее — на разновидности, целесообразна для всех уровней плоидности (видов), способствует развитию дифференциальной селекции, описанию, стандартизации и оценке сортов на патентоспособность (тест ООС) в соответствии с хозяйственно-экономическими потребностями, агротехнологиями и с учетом генетических особенностей, адаптивности,

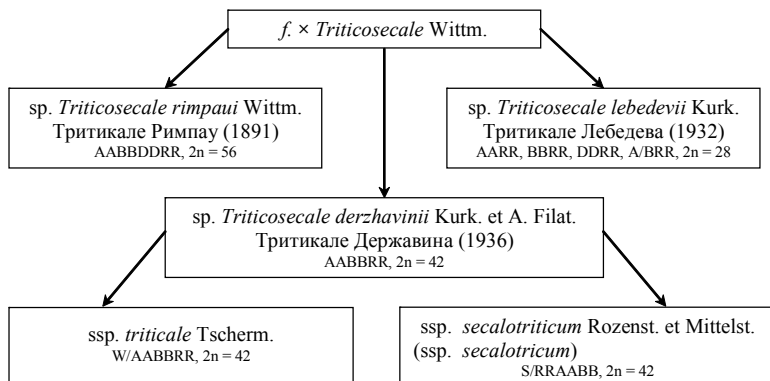


Рис. 3. Система рода Тритикале (\times *Triticosecale* Wittm.)

ареалов распространения и селекционной продвинутой различных типов тритикале и секалотритикум. Предложенная система рода \times *Triticosecale* Wittm. в значительной степени учитывает эволюционные и прикладные аспекты создания, селекции и производства тритикале.

Литература

1. Мережко А.Ф. Генетические ресурсы тритикале // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы: Тезисы докладов II Вавиловской междунар. конф.— Санкт-Петербург, 26–30 ноября 2007 г.— СПб.: ВИР, 2007.— С. 541–543.
2. Куркиев У.К., Филащенко А.А. Классификация рода \times *Triticosecale* Wittm. // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы: Тезисы докладов II Вавиловской междунар. конф.— Санкт-Петербург, 26–30 ноября 2007 г.— СПб.: ВИР, 2007.— С. 28–30.
3. Гордей И.А., Гордей Г.М., Новикова Л.В. Создание ржано-пшеничных амфидиплоидов (секалотритикум) // Генетика.— 1996.— Т.32, №6.— С. 783–787.
4. Люсигов О.М., Белько Н. Б., Щетько И. С., Гордей И.А. Создание ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи — секалотритикум (RRAABB, 2n=42): особенности мейоза у ржано-тритикальных гибридов F₁ (RRABR, 5x=35) // Генетика.— 2005.— Т.41, №7.— С. 902–909.
5. Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, доместикация и эволюция пшениц // Вестник ВОГиС.— 2008.— Т.12, №6.— С. 159–179.

Резюме

Представлено экспериментальное обоснование классификации тритикале на основе генетических факторов формирования и стабилизации генома гетероплазматических амфидиплоидов. Предложена система рода \times *Triticosecale* Wittmack, включающая виды полиплоидного ряда, гетероплазматические подвиды, учитывающая эволюционные и прикладные аспекты их создания, селекции и производства.

Experimental substantiation of triticale classification was presented on the basis of genetic factors of formation and stabilization of heteroplasmic amphidiploid genome. The genus \times *Triticosecale* Wittmack system including species of a polyploid series and heteroplasmic subspecies, taking into account evolutionary and applied aspects of their development, breeding and production was proposed.

ЖМУРКО В.В.

*Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина,
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы,
4, e-mail vasily.v.zhmurko@univer.kharkov.ua*

ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ЭФФЕКТОВ ГЕНОВ *PPD* НА ТЕМПЫ РАЗВИТИЯ СОРТОВ И ГИБРИДОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Проявление эффектов генов *Ppd* и на темпы развития сортов и изогенных линий пшеницы достаточно хорошо исследовано. Показаны различия по степени замедления развития под влиянием сокращения продолжительности фотопериода (фотопериодическая чувствительность, ФПЧ) значительного количества сортов, а также изогенных линий озимой пшеницы в зависимости от состояния конкретных локусов генов *Ppd* (доминантное/рецессивное) [4, 6, 7, 8].

Принципиальная схема проведения опытов по выявлению эффектов генов *Ppd* у озимой пшеницы почти во всех работах включала обязательную яровизацию, после чего растения выращивали в условиях разного фотопериода для определения ФПЧ [4, 6]. Вместе с тем, было показано, что ряд сортов озимой пшеницы при повышенной температуре (18–20 °С, то есть без яровизации) проявляли способность колоситься, но только в условиях короткого дня, а ряд — не проявляли такой способности [3]. Был сделан вывод, что первая группа сортов способна проходить яровизацию при повышенной температуре на коротком дне, а вторая в этих условиях не способна проходить эту стадию развития [3].

Результаты изучения реакции 54 сортов озимой пшеницы на фотопериод, полученные нами [1, 5], показали, что при 18–20 °С, когда не возможна яровизация, на фоне 8-, 16- и 24-часового фотопериода, в исследованной популяции выделялись группы сортов, которые различались по скорости перехода к колошению. Первая из них в условиях короткого дня переходила к колошению на 29–40 дней раньше, чем при 16- и 24-часовом фотопериоде. Сорта второй группы — наоборот, на 10–12 дней задерживали колошение на 8-часовом дне. У третьей группы сортов колошение наступало практически в одни и те же сроки при разной продолжительности фотопериода. В соответствии с терминологией, принятой для обозначения фотопериодической реакции растений, первая группа сортов названа нами короткодневными (КД), вторая — длиннодневными (ДД) и третья — фотопериодически нейтральными (НР) [1, 5]. Под влиянием прерывания темного периода светом в короткодневном фотопериодическом цикле на фоне 18–20 °С, то есть без яровизации. КД сорта в наших опытах замедляли переход к колошению или даже не переходили к нему, в то время как ДД и НР сорта не изменяли сроки перехода к колошению. Эти эффекты у сортов с различной фотопериодической реакцией не проявлялись, если они проходили яровизацию при 5–7 °С [2]. Отметим, что замедление перехода в генеративное состояние под влия-

нием прерывание темного периода светом типично для короткодневных растений ярового типа развития.

После завершения яровизации (в период весенне-летней вегетации) абсолютное большинство исследованных нами сортов в условиях короткого дня колосились существенно позже, чем в условиях естественного длинного дня, а некоторые — в одни и те же сроки на обоих фотопериодах [1, 5].

Нами выявлено также, что те сорта, которые в отсутствие яровизации (при 18–20 °С) проявляли короткодневную реакцию, после завершения яровизации в естественных условиях проявляли сильную длиннодневную реакцию, то есть изменяли знак фотопериодической реакции на противоположный [1, 5].

Таким образом, для озимой пшеницы характерны те же типы фотопериодической реакции, что и для растений ярового типа развития. Однако их проявление, вероятно, связано с наличием у пшеницы двух генетических систем контроля развития *Ppd* и *Vrn* и, следовательно, с определенным сочетанием температуры и длины дня, а также, возможно, зависит от взаимодействия этих систем. Вероятно, что особенности эффектов генов *Ppd*, которые выявлены у сортов озимой пшеницы, могут проявляться у гибридов от скрещивания сортов с разной фотопериодической реакцией. Выявление этих эффектов было целью наших исследований.

Материалы и методы

В качестве родительских форм использовали КД сорт Мироновская 808, ДД сорт Безостая 1 и НР сорт Обрий. Парные прямые и обратные скрещивания проводили в полевых условиях с кастрацией цветков и опылением твел-методом. Гибридные растения F_1 и F_2 и родительские формы выращивали в фитотроне из неяровизированных семян при 18–20 °С при трех фотопериодах: 8-, 16- и 24-часовом, а также в поле, где после отрастания весной (фаза кущения) одну часть растений выращивали на коротком дне (8 часов), затемняя светонепроницаемыми кабинками с 16 до 8 часов. Другую часть выращивали в условиях естественного длинного дня (на широте Харькова 15–16 час.).

О скорости развития растений судили по продолжительности периода всходы-колошение. В F_2 для учета расщепления по этому признаку дату колошения отмечали этикеткой на каждом растении. В каждом варианте опыта было не менее 50 растений (в фитотроне) и не менее 100 — в полевом опыте. В исследованных комбинациях скрещиваний выявлены сходные закономерности, поэтому в статье приведены данные по одной комбинации, которые их отражают.

Результаты и обсуждение

Результаты изучения проявления реакции на длину дня у гибридов F_1 (рис. 1) в зависимости от температурных и фотопериодических условий показали, что у неяровизированных гибридов (А) доминирует короткодневная фотопериодическая реакция материнского короткодневного сорта, а у яровизированных гибридов (Б), наоборот — сильная длиннодневная

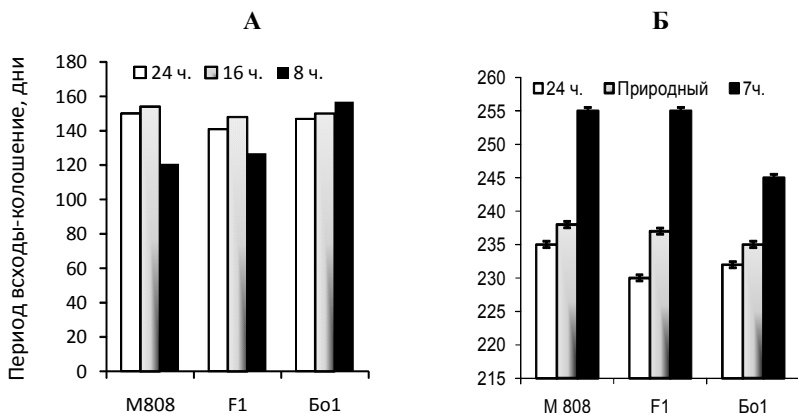


Рис. 1. Период всходы-колошение у гибридов F_1 от скрещивания КД сорта Мионовская 808 и ДД сорта Безостая 1 при разной длине дня: А — растения выращены при 18–20 °С (в фитотроне); Б — в полевых условиях

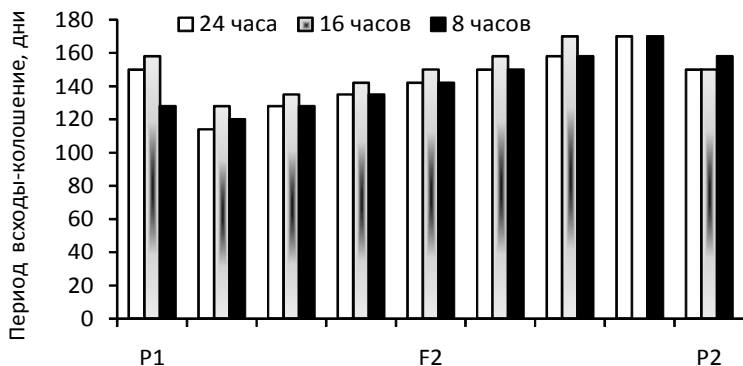


Рис. 2. Расщепление гибридов F_2 от скрещивания КД сорта Мионовская 808 (P_1) и ДД сорта Безостая 1 (P_2) по продолжительности периода всходы-колошение. Растения выращены в фитотроне при 18–20 °С и разной длине дня

реакция, которая проявляется после яровизации у обеих родительских форм. Следовательно, в зависимости от сочетания температурных и фотопериодических условий у гибридов F_1 происходит смена доминирования реакции на длину дня, что, вероятно, может быть связано с изменением проявления эффектов генов *Ppd*, которые выявлены нами у короткодневной материнской формы Мионовская 808 [5].

Результаты изучения проявления фотопериодической реакции у гибридов F_2 показали (рис. 2), что в отсутствие яровизации фенотипически проявляется значительное разнообразие групп гибридных растений, которые

различаются по продолжительности периода всходы-колошение. Характер расщепления по скорости перехода к колошению в условиях разной длины дня, по нашему мнению, свидетельствует, что в гибридной популяции проявляются растения с короткодневной, длиннодневной и фотопериодически нейтральной реакцией.

Иным был характер проявления фотопериодической реакции у гибридов F_2 под влиянием сокращения дня весной, когда растения прошли яровизацию в естественных условиях (рис. 3). Все гибридные растения, как и родительские формы, проявляли длиннодневную реакцию, поскольку колошение у них в условиях короткого дня наступало существенно позже, чем в условиях естественного длинного дня. При этом выделились три группы гибридов, которые различались по скорости перехода к колошению между собой и отличались от обеих родительских форм (рис. 3). Гибриды первой группы (А) колосились существенно раньше, чем обе родительские формы и на длинном и на коротком дне.

Гибриды второй группы (Б) в условиях длинного дня колосились в те же сроки, что и обе родительские формы, но на коротком дне несколько раньше, чем короткодневная материнская форма Мироновская 808 и в те же сроки, что и длиннодневная родительская форма Безостая 1. Гибриды третьей группы (В) перешли к колошению позже, чем обе родительские формы и на длинном и на коротком дне (рис. 3). По-видимому, в популяции яровизированных гибридов могут быть группы растений, которые различаются по фотопериодической реакции, но в этих условиях они не проявляются фенотипически. Наиболее вероятно, что короткодневные гибридные растения могут присутствовать в группе В, так как все они колосились значительно позже, чем короткодневная материнская форма в условиях длинного и короткого дня.

Таким образом, у гибридов, как и у сортов озимой пшеницы, эффекты генов *Ppd* зависят от определенного сочетания температуры и длины дня на ранних этапах онтогенеза, а также, вероятно, от их взаимодействия с генами *Vrn*. По-видимому, у озимой пшеницы в процессе эволюции и селекции сформировались механизмы взаимодействия (и, возможно, “взаимозаменяемости”) двух основных генетических систем, детерминирующих

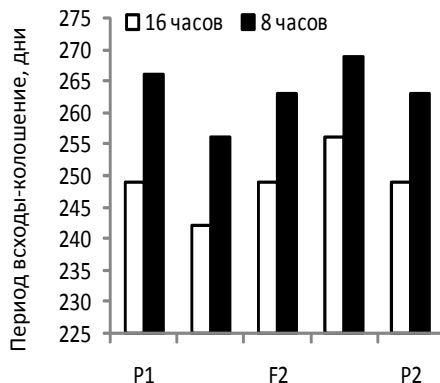


Рис. 3. Расщепление гибридов F_2 по срокам перехода к колошению в условиях разной длины дня в поле. Растения яровизировались в естественных условиях; P_1 — КД сорт Мироновская 808, P_2 — ДД сорт Безостая 1

темпы и тип развития, которые играют важную роль в ее адаптивности к неблагоприятным условиям перезимовки в зонах выращивания с различным сочетанием температурных и фотопериодических условий на фазе закаливания.

Литература

1. *Жмурко В.В.* Фізіолого-біохімічні аспекти фотоперіодичного і яровизаційного контролю розвитку рослин.— Автореф. дис. ... д-ра. біол. наук: 03.00.12 / ІФРiГ.— Київ, 2009.— 40 с.
2. *Жмурко В.В., Гридин Н.Н., Шабанова А.С.* Влияние прерывания темнового периода светом на развитие озимой пшеницы // Биологический вестник.— 1997.— Т.1, №1.— С. 94–99.
3. *Никофоров О.А.* Особенности прохождения вегетирующими растениями начальных этапов развития: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 00.03.12 / ВИР.— Л., 1974.— 60 с.
4. *Стельмах А.Ф.* Генетика темпів розвитку пшениць (внесок Селекційно-генетичного інституту за 30 років): Тр. по фундаментальній і прикладній генетике.— Харьков: Штрих, 2001.— С. 89–108.
5. *Цыбулько В.С., Жмурко В.В., Гридин Н.Н.* Метаболическая теория озимости растений.— Харьков: ИР им. В.Я. Юрьева, 2000. — 140 с.
6. *Файт В.І.* Ідентифікація і ефекти алелів генів темпів розвитку пшениці.— Автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.15 / СГП.— Одеса, 2009.— 39 с.
7. *Cocram J., Jones H., Leigh F.J., O'Sullivan D., Powell W., Laurie D.A. and Greenland A.J.* Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity // J. Exp. Botany.— 2007.— V. 58, N6.— P. 1231–1244.
8. *Worland A.J., Snape J.W.* Genetic basis of worldwide wheat varietal improvement. In Bonjean A.P. and Angus W.J. (Eds.). The world wheat book Paris, France, Lavoisier.— 2001.— P. 3–56.

Резюме

В популяції сортів і гібридів F_1 і F_2 озимої пшениці в отсу́тстві яровизації (вирощування при 18–20 °C) под впливом різної довжини дня проявляються групи с довгоденною, короткоденною і нейтральною реакцією на фотоперіод. После завершения яровизации все сорта и гибриды реагируют на сокращение фотопериода как длиннодневные растения.

У популяції сортів і гібридів F_1 і F_2 озимої пшениці за відсутності яровизації (вирощування при 18–20 °C) під впливом різної тривалості дня проявляються групи з довгоденною, короткоденною і нейтральною реакцією на фотоперіод. Після завершення яровизації всі сорти і гібриди реагують на скорочення фотоперіоду як довгоденні рослини.

Among F_1 and F_2 populations of nonvernalized (18–20 °C) winter wheat cultivars and hybrids under different day-length conditions there become apparent long-day, short-day and photoperiodic insensitive groups of plants. But vernalization results in a respond of these cultivars and hybrids today-length shortening as long-day plants.

КАРПОВА І.С., НЕГРУЦЬКА В.В., *КУЗЬМЕНКО О.Л.,
ПАЛЬЧИКОВСЬКА Л.Г., *ПОЗУР В.К., ЛУКАШ Л.Л.

*Київський Національний університет ім. Тараса Шевченка,

Інститут молекулярної біології та генетики НАН України,

Україна, 0314. Київ, вул. Заболотного, 150, e-mail: lukash@imbg.org.ua

**ДОСЛІДЖЕННЯ МІНЛИВОСТІ ГЕНОМУ
НЕСТАБІЛЬНИХ НАЩАДКІВ ALU-ІНТЕГРАНТІВ *BACILLUS
SUBTILIS* МЕТОДОМ REP-ПЛР
З ВИКОРИСТАННЯМ ПРАЙМЕРІВ
ДО ПОВТОРЮВАНИХ ВОХ-ЕЛЕМЕНТІВ**

Відомо, що значну частину геному еукаріот становлять мобільні генетичні елементи — МГЕ, які можуть впливати на експресію генів, а також призводити до генетичної нестабільності і канцерогенезу [1, 2]. Геноми бактерій також містять повторювані некодуючі послідовності, серед яких найпоширенішими є представники трьох родин — позагенні паліндроми REP (repetitive extragenic palindromic), внутрішньогенні консенсусні послідовності ERIC (enterobacterial repetitive intergenic consensus), та елементи ВОХ [3, 4]. Останні мають міжгенну локалізацію, подвійну симетрію і здатні до формування петлеподібних структур. Метод геномного фінгерпринтингу (гер-ПЛР) базується на використанні праймерів, комплементарних до зазначених повторюваних послідовностей ДНК.

Об'єктом дослідження є одержані нами генетично нестабільні мутанти *Bacillus subtilis*, які містять послідовність Alu-повтору геному людини (Alu-інтегранти) [2, 5]. У попередній публікації показано можливість детекції генетичних перебудов геному Alu-інтегрантів *B. subtilis* методом гер-ПЛР з використанням REP-праймерів. Такий вибір ґрунтувався на відомостях, що REP послідовності, які беруть участь у хромосомних перебудовах бактерій, за консервативністю, сталою паліндромною структурою, локалізацією в некодуючих областях, поширенням геномом нагадують представників Alu-родини геному приматів[1].

Елементи ВОХ, що за своєю структурою нагадують інвертрони, потенційно можуть бути мішенями для взаємодії з іншими МГЕ [7].

Мета даної роботи — дослідження можливості використання ВОХ-праймерів, комплементарних до міжгенних елементів ВОХ, для виявлення перебудов геному серед нащадків Alu-інтегрантів *B. subtilis*, відібраних за ознакою суттєвого порушення росту колоній.

Матеріали і методи

Бактеріальні штами. В роботі використано стандартні штами *B. subtilis* — SHgw, дикий тип, прототроф (“*Bacillus Genetic Stock Center*”, USA); Lys-42 з колекції ЛІЯФ ім. Константинова РАН, які слугували контролем. Об'єктами дослідження були: похідний від Lys-42 штам ІМБГ 187 (ауксотроф за орнітином Lys⁰rn⁻, містить Alu-повтор геному людини) [5] та його нащадки. Останні умовно розподілено на дві групи за морфологічними (розмір

колоній) та біохімічними (ауксотрофність) ознаками. Першу групу складали мутанти, однакові за ауксотрофністю, але відмінні за розміром колоній: штами 4, 7, 11 (діаметр до 2 мм), штами 18, 22 (до 4 мм, що відповідало розміру колоній батьківського штаму), штами 25, 26 (до 10 мм) та штам 31 — мозаїк з темним центром, розмір якого досягав 25 мм. Другу групу складали субклони мозаїка 31, які формували великі за розміром колонії, але відрізнялись за ауксотрофністю: штами 3/31 і 6/31 — ревертанти Lys^+Orn^+ ; субклон 32 Lys^+Orn^- , що виник як сегмент мозаїка 31 та його ревертанти штами 1/32, 6/32, 12/32 і 14/32 — Lys^+Orn^+ , субклон 33, що виник як світлий прозорий сегмент мозаїка 31, який мав додаткову ауксотрофну мутацію (фенотип $Lys^+Orn^-X^-$) та його ревертант за цією мутацією — штам 3/33.

Мутанти розсівали до окремих колоній та вирощували на повноцінному та мінімальному агаризованому середовищі з відповідними добавками при 37 °С протягом 20–24 год.

Виділення бактеріальної ДНК. Геномну ДНК виділяли з бактеріальної нічної культури клітин (5 мл) за стандартним методом [6]. Концентрацію ДНК, вільну від РНК, визначали на спектрофотометрі Biomate 5 (Thermo electron corporation, США).

Rep-ПЛР проводили з використанням праймерів BOX A1R (5'-CTACGGCAAGGCGACGCTGACG -3'). Реакційна суміш, кінцевий об'єм якої становив 50 мкл, містила 50 ng бактеріальної ДНК, 200 nM кожного праймера, 200 mM кожного з нуклеозидтрифосфатів, стандартний буфер для ПРЛ (Fermentas, Литва), 2 mM $MgCl_2$, 0,05% DMSO та 1 од. Taq ДНК-полімерази (Fermentas, Литва). ПЛР було проведено в ампліфікаторі "Терцик" (Росія) з початковою денатурацією 95 °С/6 хв., після чого в реакційну суміш вносили Taq ДНК-полімеразу. Умови реакції 94 °С/1 хв — 55 °С/1 хв — 65 °С/8 хв (30 циклів) з кінцевим синтезом — 64 °С/16 хв [4]. Наявність ампліконів визначали за допомогою електрофорезу у 1,2% агарозному гелі. Як маркер молекулярної ваги використовували O'Gene Ruler Express DNA Ladder (Fermentas, Литва) згідно рекомендаціям фірми-виробника. Для аналізу агарозних гелів застосовували програму TotalLab v 2.01.

Результати досліджень

Методом Rep-ПЛР були отримані фінгерпринти ДНК штаму SHgw дикого типу *B. subtilis*, батьківського штаму Lys^-42 , Alu -інтегранта ІМБГ187, а також похідних від нього мутантів (рис. 1) та проведено їхній порівняльний аналіз. У контрольних штамів виявлено 9 фрагментів ДНК, що фланковані BOX-послідовностями, і мають такі розміри: 3288–3259; 2804–2777; 2268–2251; 1802–1794; 1209–1174; 898; 515–511; 304; 90–76 нп. Найбільші відмінності від контролю мали високомолекулярні продукти ампліфікації ДНК Alu -інтегранта (рис. 1, доріжки А3 і Б2), розмір яких знаходиться в діапазоні 2831–1585 нп. Відмінності стосувались як збільшення інтенсивності забарвлення відповідних смужок так і зменшення їх розмірів на 400–200 нп. Особливої уваги заслуговує мажорний амплікон розміром 1585 нп (четверта

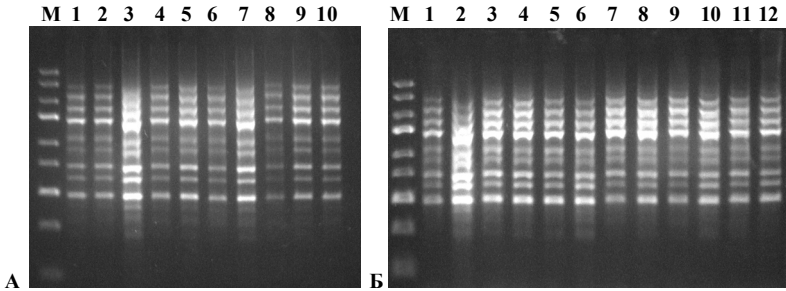


Рис. 1. Електрофореграма результатів ВОХ-аналізу ДНК похідних Alu-інтегранта *B. subtilis* ІМБГ187, що відрізняються за розмірами колоній (гель А): М — маркер (5000, 3000, 2000, 1500, 1000, 750, 500, 300, 100 нп); штами: 1 — SHgw (прототроф); 2 — Lys-42 (контроль); 3 — ІМБГ187; 4 — клон 4; 5 — клон 7; 6 — клон 11; 7 — клон 18; 8 — клон 22; 9 — клон 25; 10 — клон 26 та ДНК субклонів Alu-інтегранта ІМБГ187, що відрізняються великими розмірами колоній та змінами ауксотрофності (гель Б): 1 — Lys-42; 2 — ІМБГ187; 3 — 31 (сегмент 1); 4 — ревертант 3/31; 5 — ревертант 6/31; 6 — 32 (сегмент 2); 7 — ревертант 1/32; 8 — ревертант 6/32 клон; 9 — ревертант 12/32; 10 — ревертант 14/32; 11 — 33 (сегмент 3); 12 — ревертант 3/33

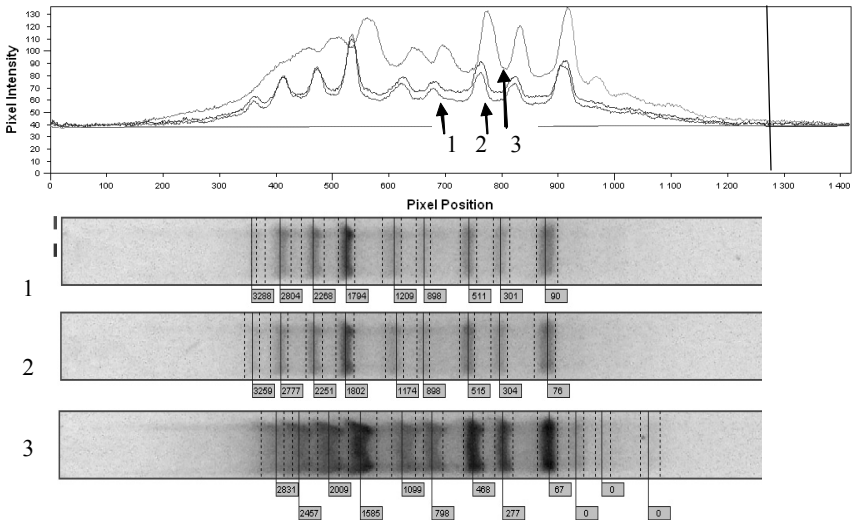


Рис.2. Денситограма геномного фінгерпринту Alu-інтегранта *B. subtilis* ІМБГ187 (3) порівняно з контрольними штамами SHgw (1) та Lys-42 (2)

смужка від старту, рис. 2), який є характерним для досліджуваного Alu-інтегранта і деяких його похідних.

Зокрема, визначення асоціації фрагмента №4 з мутантними фенотипами показало, що похідні Alu-інтегранта, які мають розміри колоній від 2 до 10 мм (за винятком клону 18) втрачають зазначені особливості нестабільного мутанта і за фінгерпринтом не відрізняються від контрольних штамів (рис. 1, гель А). Поряд з цим, у мозаїка 31, колонії якого за розміром в 5 разів перевищували норму, на молекулярному рівні зафіксовано кількісні і якісні відмінності в високомолекулярній частині отриманого патерну (від 1600 нп), як від батьківського штаму, так і від контрольних варіантів (рис. 1, гель Б). Також звертає на себе увагу більш інтенсивна ампліфікація трьох нижніх фрагментів у субклонів 31 і 32, що не спостерігалось у ревертантів з фенотипом Lys^+Orn^+ і у субклона 33. За стандартизації кількості ДНК-матриці в реакції, виявлені відмінності виходу продукту можна віднести за рахунок активності еукаріотного МГЕ в межах ділянки ДНК, що фланкована послідовностями сімейства BOX.

Відомо, що присутність Alu-повтору (розмір 300 нп) у регуляторній зоні може впливати на експресію генів, а інтеграція у кодуючу послідовність ДНК підвищує темпи виникнення мутацій та спричиняє генетичну нестабільність [1, 2]. Одержані результати дозволяють висловити припущення, що мутаційні події, які призводять до суттєвого порушення росту колоній в поколіннях нестабільного мутанта за наявності в геномі Alu-повтору людини, пов'язані з перебудовами в певних ділянках, що фланковані BOX-послідовностями. Секвенування найбільш характерних ампліконів мутантів, зокрема фрагменту №4, дозволить з'ясувати точну природу мутаційних змін і їхню локалізацію.

Перспективним видається використання даної моделі для попереднього дослідження цитостатичної дії різноманітних високо- та низькомолекулярних біологічно активних речовин, зокрема, лектинів, антибіотиків, тощо.

Висновки

Методом гер-ПЛР з використанням BOX-праймерів, виявлено кількісні і якісні відмінності патернів ДНК Alu-інтегранта *B. subtilis*, як від стандартних штамів, так і субклонів з ознаками суттєвого порушення росту колоній.

На найбільш характерні зміни виявлено в ампліконі №4, що може бути потенційним маркером, асоційованим з даним фенотипом.

Література

1. Batzer M.A., Deininger P.L. Alu repeats and human genomic diversity // Nature reviews.— 2002.— Vol.3, N1.— P. 370–380.
2. Карпова І.С., Корецька Н.В., Лялюцька Т.С. Розвиток ідей С.М. Гершензона у дослідженні адаптивності мутацій // Физиология и биохимия культурных растений.— 2006.— Т.38, №2.— С. 124–133.
3. Lupski J.R., Wienstock G.M. Short, interspersed repetitive DNA sequences in procariotic genomes // Journ. of Bacter.— 1992.— Vol.174, N14.— P. 4525–4529.

4. Rademaker J.L.W., Bruijn F.J. Characterization and classification of microbes by Rep-PCR genomic fingerprinting and computer-assisted pattern analysis // Appl. Envir. Microbiol.— 1998.— Vol.64.— P. 2096–2104.

5. Карпова И.С., Горовенко Н.Г., Подольская С.В., Россоха З.И., Корецкая Н.В., Дмитренко В.В., Рымарь С.Е. Инсерционный механизм ДНК-мутагенеза // Вісн. Укр. товариства генетиків і селекціонерів.— 2006.— Т.4, №1.— С. 124–129.

6. Кузьменко О.Л., Негруцька В.В., Пальчиковська Л.Г., Карпова І.С., Лукаш Л.Л. Застосування методу геномного фінгерпрінтингу (REP-ПЛР) для дослідження інсерційних мутантів *Bacillus subtilis* // Фактори експериментальної еволюції організмів.— К.: Логос.— 2009.— Т.7.— С. 32–36.

7. Sakaguchi K. Invertrons, a class of structurally and functionally related genetic elements that includes linear DNA plasmids, transposable elements, and genomes of adenovirus // Microbiol. Rev.— 1990.— Vol.54, N1.— P. 66–74.

Резюме

Методом гер-ПЛР з використанням ВОХ-праймерів, виявлено кількісні і якісні відмінності патернів ДНК Alu-інтегранта *B. subtilis*, як від стандартних штамів, так і субклонів з ознаками суттєвого порушення росту колоній.

Посредством метода гер-ПЦР с использованием ВОХ-праймеров выявлены количественные и качественные отличия паттернов ДНК Alu-интегранта *B. subtilis* как от стандартных штаммов, так и субклонов с признаками существенного изменения роста колоний.

Quantitative and qualitative deviations in DNA patterns from control and derivatives of the *B. subtilis* strain which contain Alu-insertion were shown using rep-PCR method with primers to BOX elements.

**КОНОВАЛОВ В.С., КОПЫЛОВ К.В., СТАРОДУБ Л.Ф.,
АЛЕКСЕЕНКО Т.И., ШЕБУНЬКО М.В.**

Институт разведения и генетики животных НААН, Украина.

Научно-методический центр, Украина. e-mail konovalov_vs@ukr.net

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РИСКИ И УПРАВЛЕНИЕ ИМИ В СЕЛЕКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ

Современные методико-технологические достижения молекулярной генетики позволили не только углубить понимание механизмов мутационного процесса, но и понять, что существенная часть “нейтральных” мутаций [1], на самом деле представляют собой рецессивные “молчащие” мутации проявляющие свои кодоминантные свойства как адаптивный ответ на меняющийся уровень антропогенного давления [2]. Реализация ранее скрытой от селекционера изменчивости обязывает нас глубже анализировать проблемы генетического груза и дифференцировать генетические риски в зависимости от их влияния на гомеостатические механизмы жизнеспособности и воспроизводительной способности организма. В этой связи в методологии фено-цито-ДНК мониторинга наследственных патологий раз-

вития считаем целесообразным выделять ее сигналь-летальную (А) и селекционно-стратегическую (В) составляющие.

(А) сигнал-летальный скрининг. На данном этапе развития высокопродуктивного животноводства в европейских странах, США и Канаде широко применяется сигнальный фено-цито-ДНК скрининг летальных мутаций. Результаты мониторинга, сочетающиеся с автоматизированным первичным зоо-ветеринарным учетом дают возможность оперативно применять программу упреждающего запрета на использования в селекционном процессе выдающихся производителей-носителей мутаций. Комплексное использование вышеперечисленных методов с дифференциальной окраской хромосом позволяет существенно расширить международный список 46 летальных мутаций [3] до 450 наименований наследственных патологий [4]. Если исходить из понимания, что количество потенциальных мутаций в геноме основывается на числе имеющимся в нем нуклеотидов очевидно, что фено-цито-ДНК скрининг это “бесконечная гонка на упреждение”. Именно отсутствие (1980–2000 гг.) методов упреждающего скрининга таких наследственных патологий как BLAD, CVM, DUMS и др. способствовало их существенному накоплению в генофонде голштинской породы. Средний показатель насыщенности генофонда голштинской породы вредными мутациями в европейских странах, США и Канаде колеблется в границах 19,15% [5]. В этой связи современные требования генетической безопасности племенного животноводства требуют обязательного ДНК-скрининга нижеследующих мутаций (табл.).

Очевидно, что своевременный фено-цито-ДНК скрининг перечисленных мутаций существенно снизит темпы коррозии генофонда пород.

(В) селекционно-стратегический скрининг. Но, это только одна сторона вопроса мониторинга. Находясь в скрытом гетерозиготном состоянии летальные гены эволюционируют путем мутантного образования множествен-

Мутации обязательного ДНК-скрининга

Код в OMNIA	Название аномалии	Ассоциируемый ген	Проанализированы геномные карты этих мутаций (Коновалов В.С., 2009)
000194	цитруллинемия	RPS3A	1. Установлен № хромосомной карты. 2. Место локализации гена, начало и конец считывания. 3. Емкость гена в МБ. 4. Пептидная карта аномального белка. 5. Нуклеотидная карта мутантного гена. 6. Анализируется метаболизм основного субстрата.
001249	*Ред-фактор(RF)	TYRP1	
001340	СУМ	SLC35A3	
000262	ДУМС	PTPN18	
000363	Дефицит фактора XI	F11	
000595	BLAD	ITGB2	

ных аллелей, часть из которых может представлять интерес для селекции. Эти с точки зрения селекционера, положительные мутации могут представлять собой реальную базу для селекционного прогресса. Например, как ген миостатина-0, комолости и др.

Материал и методы

Для удобства разработки методических подходов в решении подобного типа задач используем мутация ред-фактор (RF). В селекционной практике ред-фактор (RF) рассматривается как маркер “засоренности” генома чистопородного черно-пестрого скота “красным геном”. Считается, что наличие (RF) существенно снижает рейтинг качества работы селекционной фирмы. В нашем аналитическом мониторинге (RF) используется как: 1) молекулярный зонд для оценки интенсивности иммиграции вредных генов [6]; 2) маркерный ген-мутатор для оценки темпа спонтанного мутагенеза [7]; 3) модельный ген для изучения механизмов образования в геноме домашних животных множественного аллелморфизма (от 3 до 15 аллелей). Именно благодаря перечисленным свойствам (RF) мы используем данный маркер для поиска аллель специфических амплификаций (ACA) ранее перечисленных мутантных генов. Информационной служат геномные базы OMNIA (<http://omia.angis.org.au>). Приводим пример общей схемы поиска.

Этан 1. Для “перевода” с языка азотистых оснований нуклеиновых кислот мутантного гена (в нашем случае гена TYRP1) размером в 1554 нуклеотидов:

atgagccccctgggtggggccttctgctcggctgtctgggtgtgcgctcccgtcggggcccgggcgcagtc
 cccagggctctcatgacgggtgggcagcctgcaggccaaggaatgctcccggcgtgggcgccgacccccccaacg
 tctcggcgtcccgaggagg csg..... и т.д. используем таблицу (и-РНК) вырожденности генетического кода 20 аминокислот.

	У	Ц	А	Г	
У	Фен	Сер	Тир	Цис	У
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц
	Лей	Сер	-	-	А
	Лей	Сер	-	Три	Г
Ц	Лей	Про	Гис	Арг	У
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц
	Лей	Про	Гли	Арг	А
	Лей	Про	Гли	Арг	Г
А	Иле	Тре	Асп	Сер	У
	Иле	Тре	Асп	Сер	Ц
	Иле	Тре	Лиз	Арг	А
	Мет	Тре	Лиз	Арг	Г
Г	Вал	Ала	Асп	Гли	У
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц
	Вал	Ала	Глу	Гли	А
	Вал	Ала	Глу	Гли	Г

Полученный результат соответствует пептидной карте последовательности /аминокислот в полипептидной цепи фермента ДОПА-хром таутомеразы (Р.Ф.5.3.2.3) кодируемого геном TYRP1 в размере 517 аминокислот.

Этап 2. В результате совмещения получаемых результатов устанавливаем не только тип произошедшей точечной мутации (т.е. миссенс-мутации, сименс-мутации, нонсенс-мутации, мутации сдвиг рамки считывания), но и “горячие точки” в нуклеотидной карте анализируемого гена. По адресу <http://www.ebi.ac.uk/emboss/transeq/> имеются онлайн-машинные-переводчики (EMBOSS Transed) выполняющие эти дешифровочные работы.

Этап 3. Сравнивая полученные результаты с регуляторной картой метаболизма анализируемой аминокислоты генома пролонгируем возможное позитивное или негативное влияние мутантного гена на организм. Конечным результатом проведенного анализа является выбор сценария использования образующихся аллеломорфов селекционном процессе.

Обсуждение. Именно подобного типа работы создают интеллектуальный ресурс “закрытых” каталогов прогнозируемых генетических рисков. На основании проведенного анализа селекционные фирмы составляют каталоги производителей селекционного риска двух типов. *Первый тип* — *закрытые каталоги* на вновь выявленные летальные дефекты. Эти каталоги являются селекционно-коммерческой тайной фирмы. Зная, что та или иная страна импортер еще не владеет необходимыми маркерными системами для диагностики летальных дефектов при продаже племенного скота эта селекционно-генетическая информация не раскрывается перед покупателем племенного скота. Таким образом, наследственно-обусловленная патология иммигрирует вместе с производителями, спермой, эмбрионами и т.п. в страну импортера. В целях дальнейшего совершенствования технологий опережающего скрининга наследственных аномалий развития домашних животных считаем целесообразным финансовое усиление технологической базы отдела генетики института разведения и генетики животных НААН Украины.

Литература

1. *Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности.— М., 1985.
2. *Коновалов В.С.* Механизмы плейотропного действия генов меланиновой окраски у животных организмов: Дис. ... 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.
3. *Визнер Э., Виллер З.* Ветеринарная патогенетика.— М., 1979.
4. *Millar P., Lauvergne J., Dolling C.* Mendelian inheritance in cattle. Waseningen, 2000, 9: 101.
5. *Жигачев А.И., Эрнст Л.К., Богачев А.С.* О накоплении груза мутаций в породах крупного рогатого скота при интенсивных технологиях воспроизводства и улучшения по целевым признакам. Сельскохозяйственная биология, 2008, №6, С. 25–32.
6. *Коновалов В.С., Бірюкова О.Д.* Динаміка зміни генетичної структури популяції бугаїв-плідників чорно-рябої худоби за геном “red” // Вісник Білоцерківського держ. аграр. ун-ту т.— Біла Церква, 2002.— Вип.22.— С. 79–84.
7. *Коновалов В.С., Стародуб Л.Ф.* Мутація “RED” як провокатор спонтанного мутагенезу червоно-рябої великої худоби. Сб. розведення і генетика тварин. Міжведомчий тематичний науковий збірник. вип.43, Київ. Аграрна наука, 2009, С. 173–177.

Резюме

Обговорюється проблема контролю генетичних ризик у великої рогатої худоби у зв'язку з проявом генетичної ерозії, обумовленої звуженням генофонду в межах вигляду і усередині порід. Наголошується необхідність нових підходів до оцінки племінного матеріалу, поглибленого генетичного аналізу результатів селекції і її корекції на основі досягнень біотехнології.

Обсуждается проблема контроля генетических рисков у крупного рогатого скота в связи с проявлением генетической эрозии, обусловленной сужением видового и породного генофонда. Отмечается необходимость новых подходов к оценке племенного материала, углубленного генетического анализа результатов селекции и ее коррекции на основе достижений биотехнологии.

The problem of the control of genetic defects in cattle is discussed in connection with manifestation of genetic erosion, caused by reduction of genofond within the limits of species and breeds. The authors note the necessity of new approaches to assessment the pedigree material, more profound genetic analysis of results of selection and its correction on the basis of achievements of biotechnology.

МЕДВЕДЬ О.М., СОКОЛОВ И.Д.

Луганский национальный аграрный университет

Украина, 91008, Луганск, e-mail: olgamed060283@rambler.ru

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ МУТАЦИЙ РЕГУЛЯТОРНОГО ГЕНА *APETAL1* У АРАБИДОПСИСА

В последнее время всё большее внимание уделяется регуляторным генам животных и растений. Им приписывается управление онтогенезом и особенно большое значение для видообразования и происхождения более крупных таксонов [1, 2]. В 1982 г. Koornneef M. Et al. у модельного растения арабидопсиса Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) идентифицировали, а потом и картировали мутацию *apetala1-1*, у которой отсутствуют или рудиментарны лепестки цветков (*apetala* = без лепестков) [3]. Мутация *ap1-1* — генная рецессивная мутация. В настоящее время получена большая серия сходных по действию множественных аллелей гена *APETAL1* (*AP1*). Изучению эволюционного значения мутаций регуляторного гена *AP1* арабидопсиса и посвящена настоящая работа.

Материалы и методы

Семена исходной гомозиготной линии *Landsberg erecta* (*Ler*) (генотип *APIAP1*) и созданной на ее генетической основе мутантной линии *ap1-1* (генотип *ap1-lap1-1*) получены нами из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (NASC, UK) [3]. Растения для исследований выращивали в горшочной почвенной культуре в лаборатории светокультуры кафедры биологии растений Луганского НАУ [4]. Мутация *ap1-1* внешне проявляется во время цветения [5], когда и изучали строение цветков. При обработке исходных данных, полученных при подсчётах количества органов цветков, использовали обычные методы математической статистики [6, 7]. Вычис-

ления производили на персональных компьютерах по программам, разработанным сотрудниками кафедры биологии растений Луганского НАУ [8]. Изображения линий получали с помощью цифровой камеры Canon Power Shot A630.

Результаты и обсуждение

В работе Pidkowich M.S. et al. (1999) сообщается, что на то время пять регуляторных генов, в том числе *APETALA1* (*API*) уже клонированы [9]. В настоящее время ген *API* считается гомеотическим флоральным геном, кодирующим протеин домена MADS, гомологичный транскрипционному фактору SRF. Обязателен для транскрипционной активности *AGAMOUS*. Взаимодействует с *LEAFY*. Связывается с промотором и регулирует экспрессию генов *SVP*, *SOC1* и *AGL24*, влияющих на время цветения [10].

Мутация *apl-1* резко изменяет ход индивидуального развития (рис. 1.2). Соцветие дикого типа (WT) *A. thaliana* в рамках физиономического подхода представляет собой кисть (рис. 1.1). Соцветие в линии *apl-1* сложный верхцветник с несколькими уровнями ветвления, которое может быть названо тирсом (рис. 1.2). Тирс считается не характерным не только для *A. thaliana*, но и для всего рода *Arabidopsis*, да и в целом для семейства *Cruciferae* (Крестоцветные).

Цветок *A. thaliana* WT состоит из 4 чашелистиков, 4 лепестков, 6 тычинок и 1 пестика, образованного 2 карпеллами (табл.). Количество органов цветка у WT практически константно, исключения крайне редки — 1 на несколько сотен цветков. Четыре лепестка *A. thaliana*, как и большинства

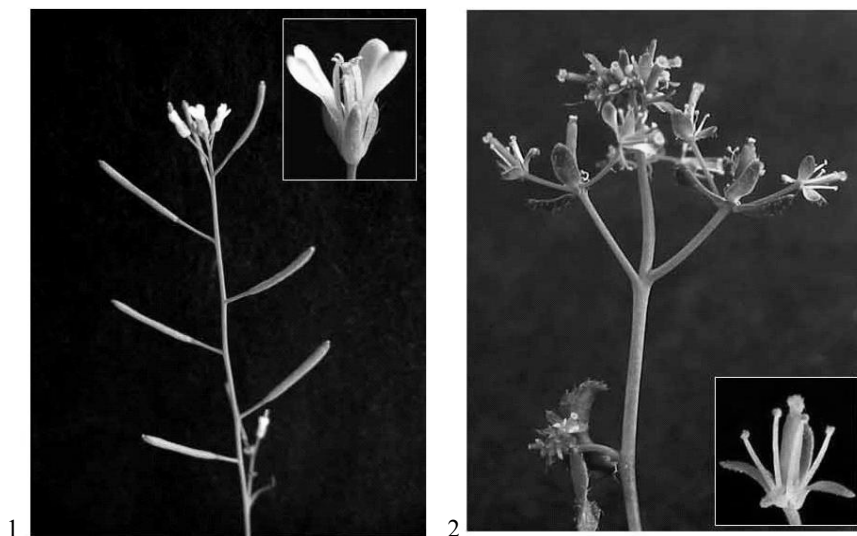


Рис. 1. Соцветия и цветки *A. Thaliana*:

1 — дикий тип (экотип *Landsberg erecta*, *Ler*); 2 — мутант *apl-1*

Количество органов цветка у дикого типа и мутантной линии *ap1-1*

Параметры	Органы цветка				
	чашелистики	лепестки	тычинки	карпеллы	всего органов
Дикий тип					
	4	4	6	2	16
Линия <i>ap1-1</i>					
Пределы изменчивости	0–6	0–3	3–7	2	8–15
Среднее значение, шт.	3,71	0,41	5,10	2	11,25
Разность, шт.	0,29	3,59	0,90	—	4,75
t-критерий Стьюдента	2,9**	50,3***	12,1***	—	32,6***

Пояснение: разность значима при **0,001 < p < 0,01, ***p < 0,001.

других видов сем. *Cruciferae*, образуют фигуру креста, откуда и происходит название семейства. У цветков растений мутанта *ap1-1* только число карпелл такое же, как и у WT (табл.). Напротив, количество чашелистиков, лепестков, тычинок и общее количество органов цветка в линии *ap1-1* изменяется в довольно широких пределах.

Важно, что различия в числе органов цветка у WT и линии *ap1-1* значимы (табл.). Признаки цветков и растений мутанта *ap1-1* выходят за рамки видо-, родо- и семейственносцифических.

По комплексу морфологических признаков мутант *ap1-1* мог бы считаться как формой видоового ранга, так и формой родового ранга и даже семейственного ранга, то есть “кандидатом” на новый вид, род или даже семейство. Однако он не может стать видом (тем более родом или семейством). Причина в том, что форма видоового ранга должна быть в какой-то степени репродуктивно изолирована от исходного вида. Для видообразования нужна мутация, сильно снижающая фертильность её носителей, когда она находится в гетерозиготном состоянии [10]. В нашем же случае гетерозигота *AP1ap1* по жизнеспособности на уровне гомозигот *AP1AP1* и *ap1ap1*. Следовательно, мутация *ap1-1* не может служить первичным условием возникновения нового вида, но лишь исходным материалом для микроэволюции. Вообще, в пользу существования у растений генных мутаций, приводящих к репродуктивной изоляции, пока имеются лишь косвенные данные.

Рассмотрим последствия различных форм отбора (движущего, дизруптивного и стабилизирующего) в популяции, представляющей собой смесь двух чистых линий: экотипа *Ler* (генотип *AP1AP1*) и полученной на его генетической основе линии *ap1-1* (генотип *ap1-1ap1-1*) (исходные концентрации аллелей для простоты взяты равными, т.е. p=q=0,5). На рис. 2 представлены гистограммы распределений частот линий *Ler*, *ap1-1* и их смеси по признаку “количество чашелистиков”.

Даже без специальных вычислений видно, что движущий отбор на уменьшение признака будет благоприятствовать генотипу *apl1*, дизруптивный отбор и интенсивный отбор на увеличение признака тоже будет увеличивать в популяциях концентрацию аллеля *apl-1*. Напротив, стабилизирующий отбор будет приводить к росту концентрации аллеля *API* (рис. 2). Движущий и дизруптивный отборы, а именно они являются причиной внутривидовой дивергенции, приводят к распространению в популяциях аллелей, увеличивающих норму реакции. Очевидно, это имеет приспособительное значение.

Отбор на уменьшение количества чашелистиков благоприятствует генотипу *apl-lapl-1*, среднее фенотипическое значение которого меньше, чем фенотипическое значение генотипа *APIAPI* (табл.). В результате, средняя арифметическая потомства окажется сдвинутой на числовой оси влево по сравнению со средней исходной популяции, что и является обычной прямой реакцией на отбор.

При интенсивном отборе на увеличение количества чашелистиков потомство дает преимущественно группа особей со значениями признака 5 и 6 (рис. 2), а это особи генотипа *apl-lapl-1*, того же генотипа, которому благоприятствует отбор на уменьшение признака. В результате, при интенсивном отборе на увеличение признака средняя потомства тоже окажется сдвинутой влево, а это обратная реакция на отбор, о возможности которой сообщалось [11]. В подобной рассматриваемой здесь ситуации, когда фенотипические значения генотипов гетерогенной популяции отличаются несильно, но велики различия генотипов в уровне средовой изменчивости (норме реакции), отбор в обоих направлениях может благоприятствовать генотипу (или генотипам) с большей нормой реакции (рис. 2). Напротив, стабилизирующий отбор будет благоприятствовать генотипу (или генотипам) с меньшей нормой реакции (в данном случае это генотип *APIAPI*).

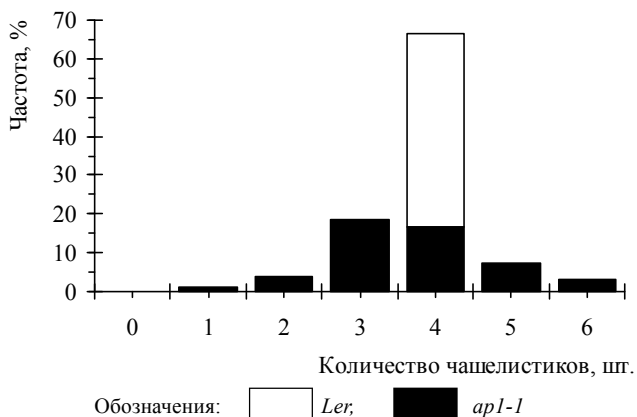


Рис. 2. Гистограммы распределений частот

Выводы

1. Мутация *apl-1* не может служить первичным условием возникновения нового вида, но лишь исходным материалом для микроэволюции. Причина в том, что мутация *apl-1* не уменьшает жизнеспособность гетерозиготных носителей ее.

2. В модельной популяции 1 *APIAP1*: 1 *apl-1apl-1* отбор по количеству чашелистиков в обоих направлениях благоприятствует аллелю *apl-1*, обуславливающему очень широкую норму реакции по этому признаку.

Литература

1. Чадов Б.Ф. Новый этап в развитии генетики и термин “эпигенетика” // Генетика.— 2006.— Т.42, №9.— С. 1261–1275.
2. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение.— М.: Высшая школа, 2006.— 310 с.
3. *Seed List*. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre.— Nottingham: The University of Nottingham, 1991.— 18 p.
4. Соколов И.Д., Шелихов П.В., Соколова Т.И. *та in*. Генетика. Практикум.— К.: Аристей, 2003.— 176 с.
5. *Seed List*. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre.— Nottingham: The University of Nottingham, 1994.— 147 p.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия.— М.: Высшая школа, 1990.— 352 с.
7. Соколов И.Д., Соколова Е.И., Наумов С.Ю., Мостовой О.А. Введение в биометрию: учебн. пособие.— Луганск: Элтон-2, 2008.— 132 с.
8. Соколов И.Д., Шелихов П.В., Наумов С.Ю. и др. Компьютеризация агрономических и биологических расчетов.— Луганск: “Элтон-2”, 2001.— 133 с.
9. Pidkowich M.S., Klenz J.E., Haughn G.W. The making of a flower: control of floral meristem identity in *Arabidopsis* // Trends in plants science reviews.— 1999.— Vol.4, №2.— P. 64–70.
10. *ABRC*. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.arabidopsis.org/servlets/TairObject?type=locus&id=30417>.
11. Алтухов Ю.Н. Вид и видообразование.— М.: Знание, биология, 1997.— 7 с.
12. Соколов И.Д., Мартыненко В.В., Шелихов П.В. Об асимметрии и обратной реакции на отбор как следствиях различий в уровнях гомеостаза генотипов гетерогенных популяций // Материалы V съезда генет. и селекц. Украины.— Киев: Наук. думка, 1986.— Ч.1.— С. 107.

Резюме

Мутация *apl-1* не уменьшает жизнеспособность гетерозиготных носителей ее, поэтому она не может служить первичным условием возникновения нового вида, а лишь исходным материалом для микроэволюции.

Мутація *apl-1* не зменшує життєздатність гетерозиготних носіїв її, тому вона на може слугувати первинною умовою виникнення нового виду, а лише вихідним матеріалом для мікроеволюції.

The mutation *apl-1* does not increased viability of heterozygous transmitters it, therefore it not can serve as the primary condition of origin new species, but only by a feedstock for a microevolution.

МИХЕЕВ А.Н.

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

МОЖЕТ ЛИ ФАКТОР ГЕНЕТИЧЕСКОЙ И/ЛИ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БЫТЬ ОДНОВРЕМЕННО ФАКТОРОМ ОТБОРА ИЗМЕНЕННЫХ ИМ ФОРМ?

Представляется возможным для решения проблем эволюционистики (филогенетики) использовать хорошо разработанный терминологический аппарат радиобиологии, как одной из самых формализованных наук из множества наук, представляющих стресс-биологию. Одним из направлений такого заимствования является подробное рассмотрение эволюционных (эволюционных) факторов с точки зрения их характеристик. К сожалению, собственно в эволюционной теории этому вопросу уделяется недостаточно внимания, а если и рассматривается роль разнообразных факторов в эволюции, то лишь с качественной точки зрения (см., например, Грант, 1991). Количественные же характеристики факторов, режимы их влияния, возможности их сочетанных эффектов остаются, как правило, без внимания. Примером этому может быть очень обстоятельная работа А.А. Меркеля (2008), в которой рассматривается возможная эволюционная роль стресса, но делается это без учета доз действующих стрессоров (стресс-дозиметрии) и разнокачественности возможных стрессовых состояний — стресса или дистресса (Селье, 1979). При всей очевидной роли стрессирующих факторов в эволюционных преобразованиях, остается невыясненными возможности сочетания в них свойств как факторов изменчивости (генетической и эпигенетической), так и факторов отбора форм с адаптивными признаками.

Рассматривая действие ионизирующей радиации на биологические объекты, в радиобиологии выделяют детерминированные и стохастические эффекты (соответственно ДЭ и СЭ) (Ярмоненко, Вайнсон, 2004). Для первого типа эффектов характерна зависимость степени их проявления от поглощенной дозы (например, острая лучевая болезнь, радиационная катаракта, радиационная эритема и др.) Кроме этого для ДЭ характерно наличие дозового порога, что означает не проявление (до определенного уровня дозовых нагрузок), прежде всего, соматических эффектов, т.е. реакций фенотипа. ДЭ можно рассматривать и как эпигенетические, поскольку их проявление не обусловлено изменением первичной структуры ДНК, а является результатом модификации (в данном случае радиационной) генетической активности на уровне ее регуляции (Epigenetic Mechanisms of Gene Regulation, 1996).

Наличие порога доз в индукции ДЭ не исключает одновременного преодоления порога устойчивости (хотя наличие такого порога признается не всеми радиобиологами) по параметрам СЭ, т.е. таких, степень проявления которых не зависит от дозы. От последней зависит лишь их частота —

цитогенетических реакций в виде летальных и/или нелетальных мутаций, канцерогенных и генетических эффектов. Так, подпороговые дозы для острой лучевой человека (<1 Гр) могут сопровождаться значимым изменением цитогенетических параметров (например, хромосомных aberrаций в лимфоцитах периферической крови, микроядер). Отметим, что дозовый порог детерминированных эффектов всегда выше, чем стохастических, но каким бы ни был малым порог последнего, он тоже может быть не преодолен. Разумеется, в данном случае речь о стохастических эффектах биологической природы.

Таким образом, в реальной ситуации действия какого-либо фактора на популяцию, возможны три типа непосредственного реагирования биологического объекта: 1) отсутствие ДЭ и СЭ; 2) наличие СЭ; 3) наличие ДЭ и СЭ. Рассмотрим подробнее вторую и третью ситуации с точки зрения их значения в качестве источника возможного материала для эволюционных событий.

Стохастические эффекты у многоклеточных организмов проявляются в соматических и половых клетках. Особенно часто такая ситуация наблюдается при действии ионизирующей радиации, способной равномерно “рассеивать” повреждения по клеткам облученного организма. Однако, могут ли, например, нелетальные мутации соматических клеток оказать существенное влияние на фенотип? Могут ли относительно многочисленные соматические клетки, мутантные, например, по генам, обеспечивающим фотосинтетическую функцию или репарационную активность, возникая с частотой 10^{-5} – 10^{-3} , значимо повлиять на ход биохимических и, как результат, физиологических процессов всего многоклеточного организма? Вероятно, при увеличении частоты мутирования, скорее себя проявят летальные мутации, обусловив, в конечном итоге, летальный (детерминированный) эффект. Следовательно, необходимо говорить о роли нелетальных мутаций соматических клеток. Например, у растений выделяют (Равкин, 1991; Шилина и др., 2007) два вида соматических мутаций. Во-первых, это мутации, которые возникли в апикальной меристеме стебля и которые способны проявиться фенотипически в благоприятных условиях. При этом, такого рода мутации способны передаваться как вегетативному, так и семенному поколению, поскольку клетки стеблевой меристемы формируют не только вегетативные ткани стебля, но и флоральную меристему, дающую начало гаметам. В этом случае, эффект соматического мутагенеза может иметь эволюционное (микроэволюционное) значение. Во-вторых, мутации возникают в специализированных тканях с ограниченным ростом, в частности в зачаточных листьях. Фенотипическое проявление таких мутаций возможно только в год их появления, а закрепление мутантного признака в вегетативном потомстве (о закреплении в семенном потомстве, разумеется, говорить не приходится) возможно лишь при искусственном создании специальных способов размножения. Очевидно, что мутации в половых клетках теоретически и практически могут проявить себя в фенотипе потомков. Таким образом, имеет место факт генетической (наследуемой) изменчивости, обусловленный фактором, вызывающим непосредственно только стохастические эффекты.

“Заметит” ли сам по себе фактор, вызывающий исключительно СЭ, новые фенотипы, независимо от их соматической или зародышевой предистории (происхождения)? Будут ли потомки адаптированы к нему больше, чем предки? И нужно ли вообще к такому фактору адаптироваться? Поскольку сам по себе фактор не оказывает заметного детерминированного (фенотипического, физиологического и т.п.) влияния, то об адаптивном преимуществе таких особей к данному фактору (специфическая устойчивость) следует говорить лишь в будущем времени, когда уровень влияния фактора повысится до уровня, способного обуславливать детерминированные эффекты. Иначе говоря, следует говорить лишь о преадаптации некой субпопуляции, которая со временем элиминируется, если уровень фактора не повысится до уровня обуславливания детерминированных эффектов. При этом, впрочем, не исключена ситуация, когда фактор, вызывающий только стохастические эффекты, являясь фактором изменчивости, обеспечит адаптивные преимущества при действии другого по своей природе фактора. Например, химический фактор, не проявив себя как “детерминированный” фактор, в конечном итоге, может повысить устойчивость к фактору ионизирующей радиации. И наоборот. Другими словами, факторы, вызывающие стохастические эффекты и обеспечивающие перекрестную (вверную) адаптацию, выступают в роли своеобразных факторов-“альтруистов”, а факторы, обеспечивающие только специфическую приспособленность — факторов-“эгоистов”. Вероятно, чем выше уровень структурно-функциональной организации стресс-фактора, тем более он “эгоистичен” (например, факторы вирусной или бактериальной природы).

Исходя из сказанного, можно сделать заключение о том, что для многоклеточных организмов фактор, вызывающий у родителей только СЭ, не способен выступать роли специфического и/или неспецифического фактора отбора.

В случае адаптирующего действия какого-либо фактора состояние гиперадаптированности (сверхприспособленности) возникает у большей части особей и они по своей резистентности превосходят соответствующие показатели у неадаптированных особей. Если впоследствии тест-фактор (провокационный фактор) действует на “смесь” адаптированных и неадаптированных особей, то в буквальном смысле выживают преимущественно особи адаптированные, у которых может быть впоследствии (в последующем ряду поколений) произойти своеобразный генетический “импринтинг” (генетическая ассимиляция) состояния повышенной резистентности (в частном случае радиорезистентности) (Чайковский, 2008). Как бы там ни было, но в описываемом случае имеет место истинный отбор (Михеев, 2008). И хотя действие стресс-факторов может сопровождаться усиленным мутагенезом, но первично “отбираются” все же фенотипы, а не генотипы.

Какова может быть реальная ситуация (последствия) взаимодействия популяции со стресс-фактором с учетом режимов его влияния?

Классификация типов действующих факторов, способных вызвать “эволюционную” ситуацию

Хронические (постоянно или длительно действующие)		Кратковременные (“острые”)	
<u>Вызывающие ДЭ</u> (горьезис, ингибирование, летальное действие)	<u>Вызывающие СЭ</u> (снижающие или повышающие уровень спонтанных СЭ)	<u>Вызывающие ДЭ</u>	<u>Вызывающие СЭ</u>

Во-первых, фактор может действовать хронически (постоянно), остро (кратковременно) и чередуя (комбинируя) хронические и острые режимы (см. табл.). Нетрудно заметить, насколько разнообразны (потенциально) “эволюционные” ситуации, создаваемые экзогенными факторами. Если же еще учесть разнообразие эндогенных ситуаций (исходная генетическая и эпигенетическая гетерогенность особей), то можно уже говорить об эволюционных сценариях.

Во-вторых, исходная популяция (популяция перед началом взаимодействия со стресс-фактором) является гетерогенной как по генетически обусловленным фенотипическим признакам, по признакам, обусловленным негенетическими (эпигенетическими, модификационными) различиями, и признакам, сочетающимися в себе генетические и модификационные признаки. Таким образом, за “отобранными” вариантами “скрываются” как эпигенетически, так и генетически приспособленные особи. Разумеется, выживают также особи, сочетающие полезные модификационные признаки и признаки, обусловленные генетически. При этом возникает вопрос относительно того, у кого больше шансов с точки зрения эволюционной “продуктивности” (“перспективности”). Для того, чтобы ответить на этот вопрос необходимо количественно определить представленность тех или иных изменений. Если стрессор подействовал однократно (остро), то, вероятно, эпигенетически измененных форм будет больше, но они могут оказаться “невысребованными” в дальнейшем. Впрочем, такая “судьба” может быть уготована и особям с полезными генетически закрепленными признаками, возникшими вследствие “принудительного” мутагенеза после действия стресс-фактора. Невысребованность связана, очевидно, с краткосрочностью действующего стресс-фактора. Ситуацию может спасти только последующее его влияние в режиме хронического действия и, естественно, при больших интенсивностях.

Фактор, обуславливающий изменчивость по типу ДЭ, может быть одновременно и фактором отбора, не различая при этом эпигенетически и генетически измененных форм. Когда же стресс-фактор вызывает (скорее всего, стимулирует, а не индуцирует, если учесть наличие спонтанного уровня стохастических событий в биологическом объекте) стохастические эффек-

ты, то они с точки зрения возможности осуществления отбора полезных (жизнеспособных) форм могут проявиться лишь на “отбирающую (селектирующую) способность” другого фактора, “предъявляющего” свои запросы или требования к фенотипическим характеристикам особей (отбор слеп, он не “видит” хорошего генома или и полезных мутаций в нем).

Стохастические эффекты способен индуцировать/стимулировать любой фактор, но если этим только и ограничивается его влияние и он не вызывает фенотипических (детерминированных) реакций, то в роли тест-фактора, т.е. фактора отбора может выступать любой другой фактор. Фактически, особям первично не нужна “стохастическая” устойчивость (устойчивость генетических систем), им требуется устойчивость фенотипическая, поддерживаемая (закрепляемая) впоследствии возникающими генетическими факторами (механизмами). Последнее, в конечном счете, выражается в повышении и уровня надежности функционирования самого генома (Михеев, 2009).

Все вышеизложенное основывалось на явном или неявном предположении об исключительно ингибирующем влиянии стресс-факторов. Если руководствоваться классификацией типов стрессов, предложенной Г. Селье (1979), то речь идет о дистрессирующих эффектах. Эустрессирующие действие при этом не рассматривалось. А какова же роль гормезисных (фактически, эустрессирующих) доз стрессора с точки зрения возможностей реализации процедуры отбора? Если его ингибирующие (дистрессирующие) дозы “отбирают” наиболее приспособленных (а таких гораздо больше среди эпигенетически измененных особей — во всяком случае, в условиях хронического действия стрессора), то какое влияние на популяцию способен оказать стрессор в гормезисной дозе? Не исключено, что, обеспечивая благоприятные условия для организмов (собственно гормезисный эффект), такой фактор снимает давление стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1968), создавая благоприятные условия для “наименее приспособленных”, у которых, возможно, проявится повышенная генетическая и эпигенетическая изменчивость (Кунах, 2000). Таким образом, эволюцию можно представить как чередование процессов отбора “наиболее и наименее приспособленных” в зависимости от качественных и количественных характеристик стресс-факторов.

Литература

1. Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории.— М.: Мир, 1991.— 488 с.
2. Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растения. Изменчивость и отбор в процессе адаптации к условиям выращивания *in vitro* // Биоплимеры и клетка.— 2000.— 16, №3.— С. 159–185.
3. Меркель А.Л. Стресс и эволюция // Вестник ВОГиС, 2008, т.12, №1-2, С. 206–215.
4. Михеев А.Н. Молекулярно-генетические основы радиорезистентности и филогенетический процесс // В зб. наук. праць “Фактори експериментальної еволюції”. Т.6: Присвяч. 200-річчю від народж. Чарльза Роберта Дарвіна, 125-річчю від народж. І.І. Шмальгаузена.— К.: Логос, 2009.— 445 с. (с. 69–75).

5. *Михеев А.Н.* О соотношении селектогенетических и номогенетических механизмов филогенеза.— “Фактории експериментальної еволюції організмів”, зб. наук. праць, т.4, Київ: Логос, 2008.— 472 с. (с. 24–28).

6. *Равкин А.С.* Действие ионизирующих излучений и химических мутагенов на вегетативно размножаемые растения.— М.: Наука, 1981.— 192 с.

7. *Селье Г.* Стресс без дистресса.— М.: Прогресс, 1979.— 122 с.

8. *Чайковский Ю.В.* Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни.— М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008.— 726 с.

9. *Шилина Ю.В., Михеев А.Н., Гуца Н.И., Овсянникова Л.Г., Дяченко А.И.* Адаптивное значение генетических и эпигенетических перестроек соматических клеток растений.— В кн.: Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології., Збірник наукових праць, т.2, Київ: Логос, 2007.— С. 212–217.

10. *Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора).— М.: Наука, 1968.— 452 с.

11. *Ярмоненко С.П., Вайнсон А.А.* Радиобиология человека и животных.— М.: Высш. шк., 2004.— 549 с.

12. *Epigenetic Mechanisms of Gene Regulation* // Edited by V.E.A. Russo, R.A. Martienssen, A.D. Riggs. CSHL Press, NY, 1996, 692 p.

Резюме

Рассмотрена проблема эволюционной значимости экзогенных стресс-факторов с точки зрения их качественных и количественных характеристик. Показано, что только факторы, вызывающие детерминированные эффекты, способны стимулировать исходную генетическую и эпигенетическую изменчивость, а также выполнять функцию отбора. Гормезисные дозы стрессоров способны выводить популяцию из-под влияния стабилизирующего отбора.

Розглянута проблема еволюційного значення екзогенних стрес-факторів з точки зору їх якісних та кількісних характеристик. Показано, що лише фактори, які викликають детерміновані ефекти, здатні стимулювати початкову генетичну та епігенетичну мінливість, а також виконувати функцію добору. Гормезисні дози стресорів здатні виводити популяцію з-під впливу стабілізаційного добору.

The problem of evolutionary amount of exogenous stress-factors was considered from the standpoint of their qualitative and quantitative characteristics. It was shown, that only the factors, which can cause deterministic effects, can stimulate basic value of genetic and epigenetic variability and fulfill a selective function as well. Hermetic doses of stressors can take out a population from the influence of stabilizing selection.

ПРОКОПИК Д.О., ТЕРНОВСЬКА Т.К

Національний університет “Києво-Могилянська Академія”,

Україна, 04070, Київ, вул. Г. Сковороди 2, корп. 2-303, e-mail: prokopyk.d@gmail.com

ВИКОРИСТАННЯ ІНТРОГРЕСИВНИХ ЛІНІЙ М’ЯКОЇ ПШЕНИЦІ У ВСТАНОВЛЕННІ ГЕНЕТИЧНОГО КОНТРОЛЮ ОЗНАКИ ОСТИСТІТЬ

Інтрогресивна гібридизація, або привнесення до геному чужинного генетичного матеріалу шляхом схрещувань, є одним із найбільш безпечних та ефективних методів збагачення генофонду м’якої пшениці генами агрономічно-корисних ознак. З цією метою використовують дикорослі близько-

споріднені пшениці, а також більш віддалені види. Більшість досліджень, присвячених створенню та використанню інтрогресивного генетичного матеріалу, спрямовано на перенесення та ідентифікацію генів стійкості до біотичних та абіотичних факторів, а також з'ясування обсягу і локалізації інтрогресивних ділянок [2]. Проте від дикорослих видів внаслідок інтрогресивної гібридизації переносяться й інші гени. Зокрема, інтрогресивні лінії характеризуються величезним морфологічним різноманіттям. Одним із прикладів таких ознак є остистість колосу. Дослідження ознаки остистість колосу має як практичне, так і фундаментальне значення. По-перше, остисті рослини є більш стійкими за посушливих умов. По-друге, гени, з якими пов'язане утворення остей, є гомеотичними [6]. Ідентифікація, локалізація та з'ясування участі у генних мережах гомеотичних генів є на сьогодні одним з головних завдань генетики, зокрема рослин. Вивчення остистості м'якої пшениці триває з початку ХХ сторіччя, проте питання про її генетичний контроль не вирішено досі. Відомо, що в контролі ознаки остистість колосу беруть участь принаймні три домінантні гени-інгібітори *Hd*, *B1* та *B2*, розташовані на 4AS, 5AL та 6BL хромосомах відповідно [7]. В літературі зустрічаються повідомлення про участь генів-промоторів остистості, хоча вони досі не ідентифіковані, та їх дію достатньо не вивчено [5]. Метою даної роботи є виконати гібридологічний аналіз популяцій, отриманих від схрещування інтрогресивних ліній м'якої пшениці, що розщеплюються за ознакою остистість.

Матеріали і методи

Рослинний матеріал: сорт озимої м'якої пшениці Аврора, інтрогресивні лінії (ІЛ), що містять чужинний генетичний матеріал, який походить від *Aegilops umbellulata*, *Ae. speltoides*, *Ae. sharonensis*, у вигляді плечових і субплечових замін та/або транслокацій у геномі сорту Аврора, популяції F_2 та F_3 , отримані шляхом схрещування ІЛ між собою та із сортом Аврора. Оцінку рослин за ознакою остистість проводили за польових умов в 2008–2009 рр.

Електрофорез ізoferментів β -амілази проводили за нативних умов. ДНК виділяли із листя чи етіологованих паростків з використанням СТАВ-буферу. ПЛП проводили з праймерами до SSR-локусів, локалізованих на хромосомах 5A та 4A. Продукти ампліфікації розділяли в 6% ПААГ з 7М сечовиною, для візуалізації використовували метод фарбування азотнокислим сріблом.

Результати і обговорення

Сорт Аврора є безостим, має інгібітор *B1* на 5A хромосомі [4] та слабкий промотор b_n на 6D хромосомі [3]. Серед ІЛ були безості, напівостисті та повністю остисті. Поява відмінного від сорту Аврора фенотипу свідчить про генетичні зміни, що відбулись при створенні ІЛ, зокрема, про внесення чужинних генів, що промоторують розвиток остей, а також делецію або пригнічення домінантного гену *B1* сорту Аврора.

ІЛ 196, 211, 215 (безості) та 201, 206 та 219 (остисті), що походять від геномно-заміщеної форми Аврората ($2n=42$, AABBUU), було схрещено між собою у трьох комбінаціях. Особини першого покоління були апікально

остисті. В другому поколінні спостерігалась поява чотирьох фенотипових класів: безості (А), остисті (В), апікально остисті (С) та особини із остеподібними відростками (D). Таке передбачає залучення до контролю ознаки двох генів, промотору та інгібітору остистості, що походять від різних компонентів схрещування. Для виявлення гомозиготних класів проаналізували розщеплення серед 20 рослин в лініях F_3 , отриманих від індивідуальних рослин F_2 . У всіх трьох комбінаціях схрещування було виявлено тільки один фенотипний клас, утворений гомозиготами принаймні за однією парою генів, це є клас остистих рослин. Отже, промотор остистості має бути рецесивним геном. Рослини із апікальними остями та відростками (разом такі рослини ми називаємо напівостистими) всі були гетерозиготами і це відповідає фенотипу рослин F_1 в усіх трьох комбінаціях. Те, що рослини F_2 , класифіковані нами як безості, за результатами розщеплення у F_3 часто виявлялися гетерозиготними, підтверджує домінуючу природу гена — інгібітору остистості, який розщеплюється у наших популяціях. Отже, до класу безостих рослин потрапляють рослини, гетерозиготні за домінуючим інгібітором остистості та з генами із промоторною дією, хоча при оцінці фенотипу це не констатується і потрібна перевірка за розщепленням у F_3 . Таке можна пояснити наявністю в безостого компоненту схрещування власного промотору остистості, якій повністю пригнічується інгібітором. Коли безоста рослина є гетерозиготною за геном-інгібітором, серед її нащадків поєднання рецесивного алелю інгібітору та слабкого промотору буде спричинювати розвиток відростків або справжніх остей. Таке припущення узгоджується із даними про присутність в сорту Аврора власного слабкого гена-промотору на 6D хромосомі [3]. Отже, у F_2 має спостерігатись розщеплення 4 безості : 9 напівостисті : 3 остисті або 3 безості : 10 напівостисті : 3 остисті у залежності від того, до якого класу, безостих чи напівостистих будуть віднесені рослини, гетерозиготні за генами остистості. Для комбінації 206x211 перше співвідношення було підтверджено статистично.

Лі було проаналізовано за молекулярно-генетичними маркерами, розташованими на хромосомах, критичних для генів остистості пшениці: ізоферменти β -амілази (хромосоми 4A та 5A), α -амілази і гліадіни (6B, 6D), мікросателітні маркери, специфічні до 5A та 6D хромосом. Компоненти спектру ізоферментів бета-амілази, які є продуктами 4A та 5A хромосом, були ідентичними таким сорту Аврора. Спектру лінії 219 бракувало компоненту, який є продуктом 4D хромосоми, тобто був ідентичний такому геномно-заміщеної форми Авролата. Тому не можна виключити наявності заміщення 4D/4U в геномі лінії. Спектри ізоферментів α -амілази ліній не мали маркерного для Авролати компоненту, що вказує на відсутність у їх геномі хромосоми 6U або її транслокації з відповідним геном. Для спектрів ПЛР-компонентів з праймерами до мікросателітних локусів спостерігали мономорфність за локусами, специфічними до 5A хромосоми, та поліморфізм за локусами хромосоми 6D. Причому як остисті, так і безості лінії могли відрізнятися як від сорту Аврора, так і від геномно-заміщеної форми Авролата.

Аналіз розщеплення кластерів гліадинових генів в популяції F_2 , отриманої від схрещування ліній 209x211, показав, що всі компоненти спектру мають менделівський характер спадкування та успадковуються незалежно від ознаки остистість. Ці лінії є контрастними також за ознакою опушеність колоскової луски. З нашими даними [1], ген, який зумовлює опушеність луски, привнесено в ІЛ від *Ae. umbullulata* у складі хромосоми 1U. Розщеплення за ознакою опушеність кулоскової луски відповідає моногенному, що свідчить про відсутність в цій комбінації схрещування спотворення розщеплення, викликаного присутністю чужинного генетичного матеріалу в геномі ІЛ. Ознаки опушеність колоскової луски та остистість колосу спадкуються незалежно. Таким чином, в геномі досліджених ІЛ наявне або заміщення або транслокація за участю хромосоми з геном опушеності луски, та хромосоми іншої гомеологічної групи, в якій розташований ген — промотор остистості.

Популяції, що розщеплюються за остистістю, було створено також за участю ІЛ, що походять від геномно-заміщеної форми Аврозису (AABBSS¹, S¹ — субгеном від *Ae. sharonensis*). За результатами розщеплення в F_2 було запропоновано схему успадкування ознаки, згідно із якою остисті лінії втрапили під час створення ген *Bl*, який розташований дистально на довгому плечі 5A хромосоми, і в їх геном було привнесено промотор остистості *awnP* із хромосоми 6S¹ [3]. В даному дослідженні гіпотезу було підтверджено мікросателітним аналізом: у електрофоретичних спектрах остистих ліній відсутні компоненти ампліфікації з праймерами до мікросателітного локусу, близько розташованому від гену *Bl*. Спектри ампліфікації з праймерами до більш віддалених локусів є мономорфними. Крім того, спектри ізоферментів бета-амілази деяких остистих ІЛ або не мали верхнього компоненту, який є продуктом гену, розташованого на 5A хромосомі, або мали його алель, відмінний від такого в сорту Аврора.

ІЛ-похідні Аврозису та лінії-похідні Авродеса (AABBSS, S — субгеном від *Ae. speltoides*) було схрещено між собою та із сортом Аврора, і рослини F_2 було оцінено за ступенем розвитку остей. За результатами розщеплення у чотирьох комбінаціях схрещування (табл.) запропоновано схему генетичного контролю із залученням домінантного інгібітора та промотора, одночасна присутність яких зумовлює неповний розвиток остей, як це було показано для ліній-похідних Авролати.

Висновки

Генетичний контроль ознаки остистість колосу в ІЛ м'якої пшениці відрізняється від такого у вихідного сорту Аврора. Розщеплення, яке спостерігається в F_2 та F_3 , отриманих від схрещування ІЛ одна із одною та із сортом Аврора, свідчить про залучення у контроль ознаки щонайменше двох неалельних генів із промоторною та інгібіторною дією, що взаємодіють між собою. Геном-інгібітором остистості є *Bl*, наявність якого у геномі сорту Аврора показано. За присутності сильного гену-промотору ген-інгібітор поводить як напівдомінантний. Найбільш імовірним кандидатом на роль

Таблиця

Результати перевірки гіпотез щодо генетичного контролю остистості в ІЛ

Комбінація схрещування	Фенотип класу	Генотип класу	Обсяг класу		χ^2 та оцінка P
			емпіричний	теоретичний	
2 (безоста) x 16 (остиста)	A	3A ₋ bb	46	41	0,97 P>0,05
	B	4aaB ₋ +aabb	51	54	
	C	9A ₋ B ₋	29	122	
	D		90		
15 (безоста) x 16 (напівостиста)	A	3A ₋ bb	25	21	1,48 P>0,05
	B	4aaB ₋ +aabb	30	28	
	C	9A ₋ B ₋	19	63	
	D		38		
105 (безоста) x 79 (остиста)	A	3A ₋ bb	11	17	3,40 P>0,05
	B	4aaB ₋ +aabb	28	23	
	C	9A ₋ B ₋	27	52	
	D		27		
5 (остиста) x 105 (безоста)	A	3A ₋ bb	27	20	5,77 P>0,05
	B	5(3del ¹)delB ₋ +2delABB)	37	33	
	C	8(1AABB+del ¹ delbb+4delABb+2delAbb)	5	52	
	D		36		

Примітка: ¹del — делеція, що включає ген *B1*.

сильного промотора є ген остистості, переданий сорту Аврора від видів роду *Aegilops*, *awnP*. Слабкий ген-промотор b_n , локалізований на 6D хромосомі генотипу Аврора, скоріш за все, алельний цьому чужинному гену *awnP*, локалізованому у хромосомі 6-ї гомологічної групи. З застосуванням аналізу розщеплення за алелями мікросателітного локусу та гена β -амілаза для деяких ІЛ показано наявність делеції дистального фрагменту 5AL хромосоми, на якому розташований ген *B1*. Запропоновано спосіб генетичного контролю ознаки остистості, що передбачає делецію даного гену.

Література

1. Антонюк М.З., Терновская Т.К. Признаки морфологии растений как маркеры гомеологических групп хромосом *Triticeae* // Цитология и генетика.— 1997.— Т.34., №4.— С. 105–112.
2. Терновская Т.К., Вдовиченко Ж.В. Зависимость результатов генетического анализа самоопыляющихся видов злаков от природы картирующей популяции // Цитология и генетика.— 2003.— 37.— №3.— С. 67–79.
3. Терновська Т.К., Антонюк М.З., Вдовиченко Ж.В. Генетичний аналіз інтродресивних ліній м'якої пшениці за остистістю колоса // Наукові записки Тернопільського педуніверситета, серія: біологія.— 2007.— Т.4., №34.— С. 80–83.

4. Шулембаева К.К., Джалтакова К.Д. Моносомный генетический анализ качественных и количественных признаков яровой мягкой пшеницы сорта Казахстанская 126 // В кн. Цитогенетика зерновых культур.— Таллин, 1990.— 178 с.

5. Goud J.V., Sadananda A.R. Two new awn promoter genes in bread wheat // Genetics.— 1978.— Vol.43.— P. 12–16.

6. Takumi S., Kosugi K., Murai K., Mori N., Nakamura C. Molecular cloning of three cDNAs encoding orthologs of the maize KNOTTED1 homeobox protein from young spikes of hexaploid wheat // Gene.— 2000.— Vol.249.— P. 171–181.

7. 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.

Резюме

Виконано гібридологічний аналіз популяцій, що розщеплюються, отриманих від схрещування інтрогресивних ліній м'якої пшениці, за ознакою остистості. Показано залучення до контролю ознаки щонайменше двох неаллельних генів із промоторною та інгібіторною дією, що взаємодіють між собою. Запропоновано схему генетичного контролю остистості у досліджених генотипах.

Выполнен генетический анализ расщепляющихся популяций, полученных от скрещивания интрогрессивных линий мягкой пшеницы, по признаку остистость. Показано участие в контроле признака по крайней мере двух неаллельных генов с промоторным и ингибиторным действием, взаимодействующих друг с другом. Предложена схема генетического контроля признака остистость в исследованных генотипах.

The genetic analysis of populations that segregate, developed from introgression common wheat lines crossing, was performed for the trait awnedness. The participation of at least two nonallelic genes with promoting and inhibiting action that interact is shown. The way of awning character genetic control in studied genotypes is proposed.

РУБАН Ю.Д.

Харьковская государственная зооветеринарная академия

Украина. 62341 Харьковская область, Дергачевский район, п/о Малая Даниловка

МАКРО- И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ В СЕЛЕКЦИИ ЖИВОТНЫХ

Такие практические направления в науке и практике как зооинженерия широко используют данные фундаментальных наук, в том числе и биологических. Чем шире и глубже будет это взаимодействие, тем больше будет прогрессировать практика [1]. Среди рассматриваемых проблем проблема макро- и микроэволюции в селекции животных представляет одну из основополагающих, без которой невозможно проводить эффективно селекцию пород и типов. Поэтому в настоящей статье приведены исследования по указанной проблеме применительно к отрасли молочно-мясного скотоводства.

Следует также указать, что автор ученик академика Н.Д. Потемкина, продолжает научную школу П.Н. Кулешова — Н.Д. Потемкина — Ю.Д. Рубана. В 2010 году исполняется 125 лет со дня рождения Н.Д. Потемкина (1885–1965) и 120 лет со времени основания научной школы (1890) П.Н. Кулешовым (1854–1936).

Материалы и методы

Материалом для исследования стали данные палеонтологии о макроэволюции млекопитающих за 220 млн лет и данные исследований автора по изучению макроэволюционных процессов в селекции крупного рогатого скота различных пород. При этом методы исследований были: исторический, экспериментальный и сравнительно-аналитический.

Результаты и обсуждение

Данные палеонтологии и их анализ (табл.) подтверждают, что в макроэволюционном процессе млекопитающих, в частности крупного рогатого скота, была прежде всего, приспособляемость животных к потреблению растительной пищи.

С каждым этапом развития темпы макроэволюции увеличиваются. Происходит рост качественных изменений, усложняется организация животного в связи с маммализацией (приобретение характерных черт млекопитающих). Относительно медленно во времени появились признаки жвачного животного. Медленно эволюционизировали животные до приобретения приспособленности к растительной пище у кондилартры. Резко возросли темпы эволюции на последнем этапе, когда человек начал приручать диких животных.

В ходе длительной эволюции крупный рогатый скот приобрел важную способность, связанную с пищеварением в преджелудках, особенно в рубце, и жвачкой. Так как в длительной селекции человека с породами скота была совокупность коррелированных гомологических признаков, морфологи-

Таблица

Этапы приспособляемости млекопитающих к потреблению растительной пищи

Млекопитающие, их предки	До настоящего времени, млн лет	Приспособленность к пище
Тур	5	Высокая степень приспособленности к растительной пище
Ранние полорогие	30	Хорошая степень приспособленности к растительной пище
Археомерикс	40	Средняя степень приспособленности к растительной пище
Кондилартры	50	Начальная стадия приспособленности к растительной пище
Примитивные насекомоядные	100	Всеядные, но предпочитают пищу животного происхождения
Эригротерий	200	Всеядные, но предпочитают пищу животного происхождения
Тринаксодон	220	Всеядные. Переходят от заглатывания пищи к ее измельчению или даже пережевыванию в ротовой полости

ческий тип занял ведущее место наряду с продуктивными показателями животных. На основе этой селекции тип и продуктивность стали основополагающими при работе с любым видом животных. И как отмечает Я.И. Старобогатов [2], в синтетической теории эволюции движущими силами макро- и микроэволюции определились: мутационный процесс, изоляция, численность особей, отбор естественный и искусственный.

В микроэволюционном селекционном процессе наряду с указанными показателями особое развитие получили тип и продуктивность, которые имеют прямое отношение к превращению питательных веществ корма в животноводческие продукты и сырье [3].

Нами был разработан метод отбора коров по прижизненному определению объема рубца для создания желательного типа. Известен метод отбора коров с учетом объема рубца на основе постановки специальных, трудоемких и длительных опытов. Существенным недостатком этого метода является то, что он требует постановки указанных опытов. В условиях производства это часто становится нереальным. Ими же определяется объем рубца уже после убоя животных, что для племенной работы является неприемлемым в связи с невозможностью в последующем использование племенных животных.

Поэтому был разработан специальный метод, суть которого заключается в следующем. Были определены индексы брюха по формулам:

$$\text{ИБ}_1 = \frac{O}{B} \times 100,$$

где ИБ — индекс брюха 1; O — обхват брюха, см; B — высота в холке, см.

$$\text{ИБ}_2 = \frac{O}{\Pi} \times 100,$$

где ИБ — индекс брюха 2; O — обхват брюха, см; Π — прямая длина туловища, см.

Обхват брюха у коров определяли по вертикали относительно XIII грудного последнего позвонка, где площадь желудка по отношению к площади тела коров при сегментальном разрезе составляет 47,3%. С целью исключения влияния массы плода на промеры измерения проводили на 2–5 месяцах после отела коровы.

Исходя из максимальных значений брюха, позволяющих установить прижизненно косвенным методом объем рубца, отвечающий высокому потреблению и лучшему использованию объемистых кормов и высокой молочности коров, проводили отбор по этому важному показателю, так как в рубце трансформируется при помощи бактерий и простейших свыше 70% питательных веществ корма в животноводческую продукцию. Фактическая молочность коров и объем рубца, определенным при помощи индексов имели высокую степень достоверности разницы по сравнению с более низкими показателями объема рубца.

Пищеварительная полость животного наряду с развитием кожи, подкожной клетчатки, костной и мышечной тканей по систематике П.Н. Кулешова

составляют важные морфофункциональные показатели конституции организма, определяющие соотношение органов и тканей и уровень продуктивности.

Выводы

1. Макро- и микроэволюционные процессы составляют определяющие элементы современной и будущей селекции животных.

2. Тип и продуктивность находятся в основе селекции животных.

3. Развитие и определение при жизни животного объема пищеварительной системы, в частности рубца у крупного рогатого скота, представляют обязательный элемент современной селекции.

4. Взаимосвязь макро- и микроэволюции определяется знанием и учетом итогов эволюционного процесса как единого в развитии пород и типов животных.

Литература

1. Рубан Ю.Д. Биология и эволюция в селекции животных и технологии производства. — К.: Аграрная наука, 2005. — 224 с.

2. Старобогатов Я.И. О соотношении между макро- и микроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. — Л.: Наука, 1988. — С. 138–145.

3. Рубан Ю.Д. Эволюция крупного рогатого скота в современной и будущей селекции. — К.: Аграрная наука, 2000. — 240 с.

Резюме

В статье освещается проблема макро- и микроэволюции в селекции животных, в частности крупного рогатого скота. Выделена для изучения пищеварительная система, особенно объем рубца, в системе селекционной работы.

У статті висвітлюється проблема макро- і мікроеволюції в селекції тварин, зокрема до великої рогатої худоби. Виділена для вивчення травна система, особливо об'єм рубця, в системі селекційної роботи.

The problem of macro- and microevolution in selection of animals in the article have been presented. For investigation of the alimentary canal especially rumen capacity, in selection work system, have been stand out.

СТРАШНЮК В.Ю.

Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна

Україна, 61045, Харків, пл. Свободи,4, e-mail: strashnyuk@univer.kharkov.ua

ВПЛИВ АНАЛОГА ЮВЕНІЛЬНОГО ГОРМОНУ — МЕТОПРЕНУ НА ПРОЯВ АДАПТИВНО ВАЖЛИВИХ ОЗНАК І ВИНИКНЕННЯ МУТАЦІЙ У *DROSOPHILA MELANOGASTER* MEIG

Одним з ключових факторів онтогенезу комах є участь ендокринної системи у реалізації генетичної програми розвитку. Головну роль у цих процесах відіграють ювенільний гормон (ЮГ) та екдизон [1]. Маючи множинну дію, вони впливають на різні прояви функціональної активності генетичного апарату клітини — на транскрипційну активність генів, енто-

редуплікацію політенних хромосом, проліферацію клітин [1–5]. Екдизон регулює складні процеси линяння та метаморфозу. ЮГ контролює розвиток комах у міжлинькові періоди, регулює процеси вітелогенезу, а також бере участь у стрес-реакції комах на дію несприятливих зовнішніх чинників [1, 6]. У практичному відношенні гормони комах застосовують для регуляції розвитку господарсько цінних об'єктів, таких як бджоли, шовковичний шовкопряд і для боротьби з комахами-шкідниками і ектопаразитами тварин [7].

Разом з тим залишається недостатньо вивченим такий важливий аспект біологічної дії гормонів комах як їхня участь у процесах мутагенезу. Є досить небагато робіт на цю тему, при цьому часом відсутні дані про концентрації гормонів, зокрема ЮГ, або антимутагенна активність гормонів комах вивчалась на клітинах савців [8, 9].

Сьогодні для вивчення біологічної дії ЮГ широко використовують його синтетичні аналоги [7]. Одним з таких аналогів є метопрен (ювемон) — це ізопропіловий ефір 11-метокси-3,7,11-триметил-2-транс-4-транс-додекадеїнової кислоти.

Метою дослідження було вивчити вплив аналога ЮГ метопрену на прояв адаптивно важливих ознак і виникнення мутацій у дрозофіли.

Матеріали і методи

Матеріалом для дослідження були інбредна лінія дрозофіли *Canton-S (C-S)*, яка до початку експерименту пройшла 143 поколінь інбридингу, а також неселектована лінія *Bar (B) Drosophila melanogaster*. Мух вирощували на стандартному цукрово-дріжджовому середовищі при температурі $24 \pm 0,5$ °C. У дослідідах до живильного середовища додавали метопрен у різних концентраціях: 0,001 мкг/мл, 0,01 мкг/мл, 0,1 мкг/мл та 1 мкг/мл, розчинений у 1%-му розчині диметилсульфоксиду (ДМСО), нетоксичному для дрозофіли. Контроль також містив ДМСО у відповідній концентрації.

Досліджували наступні ознаки:

— вихід імаго — інтегральний показник загальної пристосованості лінії, компонентами якого є плодючість імаго та життєздатність нащадків на преімагінальних стадіях розвитку;

— кількість нащадків на стадії лялечок;

— яйцепродукція самок — показник плодючості імаго, яку визначали за кількістю яєць, відкладених 10-ма самками у віці 4-х діб, яких поміщали у чашки Петрі на агарозне середовище, на протязі 8-ми годин; яйцепродукцію визначали у перерахунку на 1 пару мух;

— частоту домінантних летальних мутацій (ДЛМ) — визначали класичним методом за частотою ембріональної смертності [10];

— частоту нерепроductive гомологічної рекомбінації у локусі *Bar (B)* визначали за співвідношенням кількості мутантних подій (генотипи $+/Y$, $B/+$, BB/Y , BB/B) до загальної кількості проаналізованих особин лінії *Bar*.

Проведено статистичний аналіз отриманих даних. Достовірність відмінностей визначали за *t*-критерієм Стьюдента.

Результати і обговорення

Вплив метопрену на прояв адаптивно важливих ознак досліджували на інбредній лінії *Canton-S (C-S)*. Отримані дані приведені у таблиці 1. У поколінні F_0 , що безпосередньо зазнавало впливу гормонального препарату, показано зменшення кількості особин, що досягли стадії лялечки, вихід імаго також знизився. При концентрації метопрену у живильному середовищі 0,001 мкг/мл кількість лялечок достовірно не змінилася, але вихід імаго зменшився на 42,3% ($P > 0,95$). При 0,01 мкг/мл препарату кількість лялечок знизилась на 58,9%, а вихід імаго складав 22,1% від контролю ($P > 0,999$). При концентраціях гормону 0,1 та 1 мкг/мл частина особин досягала стадії лялечки, але ми не спостерігали успішного завершення онтогенезу і вильоту імаго. Кількість лялечок у цих варіантах досліджування відносно контролю складала відповідно 27,3% та 6,7% ($P > 0,999$).

Яйцепродукція самок дрозофіли внаслідок дії досліджуваного гормонального препарату також знижувалася. При концентрації гормону 0,001 мкг/мл цей показник складав 20,0% відносно контролю ($P > 0,95$), а при 0,01 мкг/мл препарату — лише 9,0% ($P > 0,99$).

Таким чином, додавання у живильне середовище аналога ЮГ призводило до суттєвого зменшення життєздатності і репродуктивної здатності дрозофіли. При збільшенні концентрації препарату значно збільшується його пригнічуючий ефект.

На інбредній лінії *C-S* досліджували також вплив метопрену на частоту домінантних леталей. Концентрація препарату складала 0,001 та 0,01 мкг/мл, оскільки, як було сказано вище, при більших концентраціях розвиток комах зупинявся на преімагінальних стадіях. Як свідчать отримані результати (табл. 2), наявність у живильному середовищі метопрену в концентрації 0,001 мкг/мл збільшує кількість ДЛМ у 6,7 разів ($P > 0,999$), а при концентрації препарату 0,01 мкг/мл ембріональна смертність була 100%-ою. Також спостерігали підвищення частоти пізніх леталей при вмісті гормону 0,01 мкг/мл у 6,3 разів у порівнянні з контролем ($P > 0,95$).

Таблиця 1

Прояви кількісних ознак при дії метопрену в інбредній лінії *Canton-S Drosophila melanogaster*

Концентрація метопрена	Кількість лялечок	Вихід імаго		Яйцепродукція самок
		♀♀	♂♂	
Контроль	175,25±17,4	79,8±14,9	99,0±19,6	27,7±8,8
0,001 мкг/мл	146,0±19,7	43,4±9,2*	59,3±13,6	5,8±1,8*
0,01 мкг/мл	72,0±27,9	12,0±3,7***	27,5±8,5***	2,5±1,1**
0,1 мкг/мл	47,8±17,1	—	—	—
1 мкг/мл	11,8±5,45	—	—	—

* $P > 0,95$; ** $P > 0,99$; *** $P > 0,999$.

Частота домінантних летелей при дії різних концентрацій метопрену в інбредній лінії *Canton-S Drosophila melanogaster*

Концентрація метопрена	Сумарна частота ДЛМ, %	Частота ПЛМ, %
Контроль	6,4±0,7	0,4±0,2
0,001 мкг/мл	43,2±3,0***	0,0*
0,01 мкг/мл	100,0±0,0***	2,5±2,5*

*P>0,95; **P>0,99; ***P>0,999.

Іншим показником, за яким оцінювали мутагенну активність метопрену, була нестабільність ознаки *Bar*, що спричиняється нереципрокною гомологічною рекомбінацією.

Насьогодні встановлено, що у виникненні спонтанних мутацій важливу роль відіграють нестабільні елементи геному, зокрема у дрозофіли вони спричиняють близько 80% таких мутацій [11]. Одним з факторів генетичної нестабільності є нерівний кросинговер, або нереципрокна гомологічна рекомбінація. Деякі автори розглядають це явище у одному ряду з мобільними елементами геному, такими як транспозони та ретропозони [11]. Наслідком нерівного кросинговеру є виникнення делецій або, навпаки, дуплікації окремих ділянок геному. Дуплікації відкривають можливість виникнення нових генів та утворення родин генів. Нерівний кросинговер лежить в основі лабільності гетерохроматинових районів хромосом, а також задіяний у деяких механізмах репарації генів. Існує багато прикладів, що свідчать про розповсюдженість цього явища і його суттєву роль у еволюції генів [12].

Мутація *Bar (B)* (локалізація 1–57,0) — тандемна дуплікація ділянки 16A1–16A7 цитологічної карти, фенотипово проявляється у редукції очей до вузької вертикальної полоски з кількістю фасеток біля 90 у самців і 70 у самок, на відміну від нормальної кількості біля 740 і 780 фасеток для самців та самок, відповідно [13].

Внаслідок рекомбінації між неправильно спареними копіями генів у межах дуплікації *Bar* утворюються нереципрокні рекомбінантні хромосоми з трьома (*Double Bar (B^D або Ultrabar) = BB*) і однією (реверсія до нормального фенотипу) копіями гену [13]. Особини з нереципрокними рекомбінантними хромосомами мають мутантний (*B/+*, *BB/Y*, *BB/B*) і нормальний (*+/Y*) фенотип. Самки *B/+* мають біля 350 фасеток і виямку на передньому краї ока. У мутантів *Double Bar (BB)* кількість очних фасеток зменшено приблизно до 45 у гетерозигот *BB/B* і до 25 у гемізігот *BB/Y* [13].

Ми змогли дослідити дію метопрену лише при концентрації препарату 0,001 мкг/мл, так як при збільшенні вмісту гормону до 0,01 мкг/мл вихід імаго був досить низький, а при подальшому збільшенні концентрації препарату взагалі не вдається отримати дорослих мух.

Вплив метопрена на частоту нерівного кросингверу в локусі *Bar Drosophila melanogaster*

Варіанти досліду	Кількість досліджених особин	Частота нерівного кросингверу по локусу <i>Bar</i>
Контроль	2092	$0,48 \cdot 10^{-3} \pm 0,48 \cdot 10^{-3}$
Конц. метопрена 0,001 мкг/мл	2256	$3,10 \cdot 10^{-3} \pm 1,2 \cdot 10^{-3}*$

* $P > 0,95$.

Отримані результати (табл. 3) свідчать про збільшення частоти нереципрочної рекомбінації у локусі *Bar* під впливом метопрена у 6,5 разів ($P > 0,95$). Таким чином, і за цим показником показано суттєву мутагенну активність гормонального препарату, навіть при такій низькій концентрації.

Проведене дослідження, крім оцінки властивостей гормонального препарату, дозволяє дати певні пояснення щодо механізмів дії стресових чинників на процес виникнення мутацій. Відомо, що стрес-реакція у комах відбувається за участі гуморальних факторів, і важливу роль при цьому відіграє саме ювенільний гормон [7]. Вірогідно, з підвищенням вмісту ЮГ у гемолімфі комах під впливом стресових факторів пов'язано збільшення генетичної нестабільності при дії таких чинників як тепловий шок, висока щільність культури та ін. [14].

Таким чином, у роботі показано значне зниження показників життєздатності та репродуктивної здатності дрозофіли під впливом аналога ЮГ метопрену. Встановлено також значну мутагенну активність гормонального препарату за показниками ембріональної смертності та частоти нерівного кросингверу по локусу *Bar*.

Література

1. Буров Н. В. Механизмы гормональной регуляции линьки и метаморфоза // Тр. Всесоюз. Энтомолог. о-ва.— Л.: Наука, 1983.— Т.64.— С. 44–63.
2. Ashburner M. Sequential activation by ecdysone in polytene chromosomes of *Drosophila melanogaster* 1. Dependence upon ecdysone concentration // Development Biology.— 1973.— Vol.5.— P. 47–61.
3. Жимулёв И.Ф. Хромомерная организация полилетних хромосом // Новосибирск: ВО “Наука”. Сибирская издательская фирма, 1994.— 565 с.
4. Belousova I.B., Strashnyuk V.Yu., Kakpakov V.T. The influence of metopren on puffing in *Drosophila melanogaster* chromosomes in experiments in vitro // Drosophila Information Service.— 2003.— Vol.86.— P. 27–31.
5. Марченко А.Ю., Страшнюк В.Ю. Генетическая вариабельность степени политении хромосом и влияние 20ОН-экидистерона на эндоредупликацию у *Drosophila melanogaster* Meig. // Вісник Харк. нац. ун-ту. Серія біологія.— 2006.— Вип.3.— С. 93–99.
6. Раушенбах И.Ю., Лукашина Н.С. Стресс-реакция насекомых: механизм, генетический контроль, роль в адаптации // Генетика.— 1997.— Т.33, №8.— С. 1110–1118.

7. *Dhadialla T.S., Carlson G.R., Le D.P.* New insecticides with ecdisteroidal and juvenile hormone activity // *Fnnu. Rev. Entomol.*— 1998.— Vol.43.— P. 545–569.

8. *Сапунов В.Б.* О роли эндокринной системы в процессе возникновения мутаций // *Журнал общей биологии.*— 1980.— Т.42, №2.— С. 192–199.

9. *Механизмы генопротекторного действия препарата на основе фитоэктистероидов (БТК-8Л) в условиях повреждения хроматина хлорофосом / Е.Л. Левицкий, Ю.Д. Холодова, Ю.Н. Губский, А.Г. Горюшко, Р.Г. Примак, И.Е. Вистунова, Л.Г. Савченко // Биохим. Журн.*— 1993.— Т.65, №6.— С. 84–91.

10. *Тихомирова М.М.* Генетический анализ.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1990.— 280 с.

11. *Гвоздев В.А.* Подвижная ДНК эукариот. Часть 2. Роль в регуляции активности генов и эволюции генома // *Соросовский образовательный журнал.*— 1998.— №8.— С. 15.

12. *Сингер М., Берг П.* Гены и геномы.— М.: Мир, 1998.— 1.— 373 с.

13. *Sturtevant A.H.* The effects of unequal crossing over at the *Bar* locus in *Drosophila* // *Genetics.*— 1925.— 10.— P. 117–147.

14. *Ратнер В.А., Васильева Л.А.* Индукция транспозиций мобильных генетических элементов стрессовыми воздействиями // *Соросовский образовательный журнал.*— 2000.— №6.— С. 14–20.

Резюме

Досліджено вплив аналога ювенільного гормону метопрену на кількісні ознаки і виникнення мутацій у дрозофіли. Показано зниження життєздатності та репродуктивної здатності мух, а також мутагенну активність препарату за показниками ембріональної смертності та частоти нерівного кросинговеру по локусу *Bar*.

Изучено влияние аналога ювенильного гормона метопрена на количественные признаки и возникновение мутаций у дрозофилы. Показано снижение жизнеспособности и репродуктивной способности мух, а также мутагенную активность препарата по показателям эмбриональной смертности и частоты неравного кроссинговера по локусу *Bar*.

The influence of analogue of juvenile hormone metopren on quantitative traits and mutations in *Drosophila* was investigated. It was shown the decrease of fitness and reproductive ability of flies and the mutagenic activity of preparation as for embryonic lethality and frequency of unequal crossing over in locus *Bar*.

СУХАРЛЕВ В.А.

Харьковская государственная зооветеринарная академия

Украина, 62341, п/о Малая Даниловка, Харьковская обл., ХГЗВА

О ФИЛОГЕНЕЗЕ ВИДОВ ОВЕЦ, РЕГИОНАХ ИХ ВОЗНИКНОВЕНИЯ, ОДОМАШНИВАНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ (ГИПОТЕЗА)

Становление и выделение сельского хозяйства, как отрасли, произошло под влиянием трех групп (типов) эволюционных процессов. Первая из них обуславливалась исключительно природным происхождением и происхождениями, которые представляли собой одно из отображений эволюции

человека и человечества в целом. Другая группа эволюционных изменений обуславливалась потребностями человеческого развития, а третья группа преобразований вызвана реформами [1].

Материалы и методы

Работа проведена путем анализа различных научных источников и обоснования новой гипотезы о филогенезе видов овец, регионах их возникновения, одомашнивания и распространения. Задачей исследований было проследить, в эволюционном развитии, генетическую взаимосвязь видов овец, древние регионы их становления и приручения.

Результаты и обсуждение

1. Классификация и генетическая близость диких и домашних овец. Одними из основных направлений развития биологии, со второй половины 20-го столетия, является выявление закономерностей эволюции органического мира [2]. В.И. Вернадский отмечал, что эволюция видов приводит к созданию новых форм жизни, стойких в биосфере [3].

На сегодня несомненным есть факт возникновения рода (вида) в одном географическом месте и дальнейшее его распространение. А. Ковалевский, на примере ланцетника, подтвердил суть дарвиновского положения о монофилиетической и дивергентном развитии органического мира [4]. Принято считать, что роды животных формировались постепенно, способом дивергенции, а исходным был один род [5]. Возможность дивергентного возникновения видов (таксонов) из одной предковой популяции никем сегодня не отрицается [6]. Таким образом и род овец имел свою прародительскую исходную форму. В ходе дальнейшей эволюции виды овец стали генетически не однородными.

Семейство полорогие включает роды с кариотипом 60–58. Сюда, кроме крупного рогатого скота, входят и козы (60 хромосом), переходные формы (как пример, гривистый баран — 58 хромосом), овцы — 58–52. Согласно генетического анализа род овец (*Ovis Linnaeus*, 1758), а это 24 географические подвиды (Цалкин В.И., 1951), имеет 4 хромосомные формы. Они географически обособленные кариотипы или виды: 1-й — 58-хромосомные уриалы (*O. vignei Blyth*, 1841), обитающие от Каспия до Средней Азии и Иранского нагорья; 2-й — 56-хромосомные центрально-азиатские архары или аргали (*O. ammon*); 3-й — 54-хромосомные муфлоны европейский, азиатский (аркал) и переднеазиатский (*O. ammon orientalis*, *O. ammon musimon*, *O. ammon bochanensis*); 4-й — азиатские снежные бараны (*O. nivicola*) — 52 хромосомы и канадский толсторог (*ovis canadensis*) — 54–52 хромосомы [7, 8]. При этом, все виды (подвиды) овец имеют число плеч кариотипов равное — 60, а число метацентриков у них разное. У домашних овец и муфлонов (европейских и азиатских), а также толсторогов оно — 6, у архаров (аргали) — 4, уриалов — 2, снежного барана — 8 [9].

Домашние овцы — пятый вид овец, который наиболее распространен. За данными Ruane J. (1993) они имеют 1048 пород, или 33% всех пород мира (наибольшее количество среди всех домашних видов животных) [10].

Скрещивание 54-, 56- и 58-хромосомных горных баранов, как между собой, так и с 54-хромосомными домашними породами овец, как правило, сопровождается мутациями типа центрического слития хромосом. В мейозе гетерозигот одна метацентрическая хромосома конъюгирует с двумя акроцентричными (в 90% направленное расхождение хромосом). Помеси снежных баранов камчатской популяции (52-хромосомные) при скрещивании с забайкальско-бурятскими овцами (54-хромосомные) дают жизнеспособное потомство с диплоидным набором ($2n=53$). То есть, между разными видами (подвидами) баранов, варьируемыми по числу хромосом ($2n=52-58$) и домашними овцами ($2n=54$), отличительными морфологическим строением хромосом, но при неизменном числе аутосомных плеч ($2n=60$), репродуктивного несоответствия нет [11].

Исходя из того, что изначально подсемейство (триба) овцекозы имели набор хромосом 60 и 58, необходимо признать исходной формой всех овец 58-хромосомных уриалов. Они, по всей видимости, до последнего ледникового периода населяли всю территорию Евразии и Северной Америки, которые соединялись Беринговой сушей.

В. Громова (1965) писала о наличии в Крыму ископаемых остатков крупных аргалиподобных баранов (*Ov. cf. am. L.*) периода ниже за мустье (поздний палеолит и эпоха охоты неандертальца) и примитивных форм давних овец (*Ov. argaloides*) эры позднего палеолита (ориньяк) и до тарденуаза (9 тыс. лет тому — период эпохи древних людей) [12]. Позже эти древние виды баранов вымерли, и происхождение домашних овец с ними не связано.

Сохранившиеся евро-азиатские муфлоны и азиатско-американские толстороги (эволюционно видоизмененные формы уриала), распространялись навстречу один вид к другому: муфлоны на Восток и Юго-восток, а толстороги на Юго-запад Азии. Возможно они, скрещиваясь с уриалами, дали новый вид баранов — архары (56-хромосомные). Формирование разных видов (подвидов) овец произошло в условиях сложных эколого-геологических процессов, одним из которых был высокий радиационный фон из-за горнообразовательного процесса.

2. *Регион возникновения овец.* Н.В. Насонов (1923) писал, что муфлоны, как вид овец, возникли на территории бывшей Егжейской суши в период миоцена (предпоследняя эпоха третичного периода Земли, которая началась более 25 млн лет назад) и распространились от средиземноморских островов до высокогорных массивов Азии. Ученый отмечал, что толстороги, как вид овец, происходят из бывшей Беринговой суши, остатками которой являются Алеутские и другие острова Берингового моря. Отсюда толстороги распространились на Аляску, Камчатку, Северо-восточную Азию.

В.И. Цалкин (1951) отмечал, что уже в плиоцене — последней эпохе неогенового периода Земли (25–23 млн лет до н.э.), во время которого возникли горы Кавказа, Альп, Гималаев и другие, растительный и животный мир стали близкими современным. Тогда же вид муфлонов был очень

распространенным в Южной Европе и проник на средиземноморские острова. Здесь древние бараны были до конца ледникового периода, а затем вымерли в неолите.

На меже плиоцена (третичный период) и плейстоцена (четвертичный период) крупные бараны типа аргали, по-видимому, населяли полосу предгорных степей от Тихого до Атлантического океана (в т.ч. Передняя Азия, Италия, Франция). Позже (наверное) в среднем плейстоцене, бараны мельчают. Крупные бараны удерживаются еще до позднего плейстоцена на Кавказе, в Крыму, Передней Азии. В Крыму и на Кавказе они в позднем плейстоцене встречались одновременно с мелкими формами типа муфлонов (Цалкин В., 1951, с. 292). Возможно это был уриал — (58-хромосомный вид).

3. *Регион одомашнивания овец.* В период последнего ледника все животные не тундровой фауны вымерли или откочевали ближе к экватору. Овцы могли сохраниться в экологично-комфортных регионах, которыми были глубокие низины будущих морей на меже ледника. Для муфлонов это Егейская суша, толсторогов — Берингова, уриалов, на наш взгляд, — Каспийская и Аральская суши (территории современных морей с аналогичными названиями).

Эти суши возникли из-за ледникового похолодания и “стягивания” воды Мирового океана в льды. В самый холодный период последнего оледенения (18 тыс. лет назад) уровень Черного моря снизился более, чем на 100 метров. Формирование современных морей окончилось 12–9 тыс. лет назад.

Егейская суша в северной части переходила в территории на которых позже возникли Черное и Азовское моря. Эту территорию мы назовем Егейско-понтийско-меотидная географическая провинция. Именно здесь, на наш взгляд, в более подходящих условиях границы с ледниковой зоной, происходило одомашнивание овец. Отсюда они распространились на юг в средиземноморские регионы и на Восток по Кумо-Маничской впадине в Прикаспийский регион и далее в Среднюю Азию. Поэтому наиболее древние очаги возникновения овцеводства — это не только Передняя и Мала Азия, но и Крым, Причерноморье, Приазовье, Кубань, Кавказ и Средняя Азия.

Выводы

1. Видообразование овец происходило под влиянием эколого-геологических факторов.

2. Род овец имеет 4 хромосомных вида: 1-й — 58-хромосомные уриалы, 2-й — 56-хромосомные центрально-азиатские архары или аргали, 3-й — 54-хромосомные муфлоны европейский, азиатский (аркал) и переднеазиатский, 4-й — азиатские снежные бараны (52 хромосомы) и канадский толсторог (54–52 хромосомы). Домашние овцы — 5-й вид овец (54 хромосомы).

3. Исходной формой существующих видов овец были древние формы баранов сходные за генетической формулой с уриалом.

4. Первым очагом одомашнивания овец являлась Егейско-понтийско-меотидная географическая провинция.

Литература

1. *Юрчишин В.* Аграрні революції в Україні у контексті зламів політичних епох: витоки і сутність // *Економіка України*, 2009.— №3.— С. 45–50.
2. *Юсуфов А.Г.* История и методология биологии: учебное пособие / А.Г. Юсуфов, М.А. Магомедова.— М.: Высшая школа, 2003.— 238 с.
3. *Гумилев Л.Н.* Этногенез и биосфера Земли.— М.: Астрель, 2006.— С. 326.
4. Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы). Отв. ред. С.Р. Микулинский, Ю.И. Полянский.— Л.: Наука, 1983.— С. 46.
5. *Бурень В.М.* Возникновение организмов и происхождение их видов.— СПб.: “Профи-Информ”, 2005.— С. 68–75.
6. *Яблоков А.В., Юсупов А.Г.* Эволюционное учение.— М.: Высш. шк., 1998.— 313 с.
7. *Воронцов Н.Н., Коробицина К.В., Надлер Ч.Ф., Хофман Р.А., Сапожников Г.Н., Горелов Ю.К.* Цитогенетическая дифференциация и границы видов у настоящих баранов (*Ovis s. str.*) Палеарктики // *Зоол. журн.*, 1972.— Т.51, в.8.— С. 1109–1121.
8. *Орлов В.Н., Булатова Н.Ш.* Сравнительная цитогенетика и кариосистема млекопитающих.— М.: Наука, 1983.— 404 с.
9. *Минасян Л.Г.* Современные воззрения на происхождение и эволюцию домашних овец // *Овцеводство*, 1986.— №1.— С. 33–35.
10. *Марзанов Н.С. и др.* Генетические маркеры коз / Н.С. Марзанов, С.Г. Канатбаев, Л.К. Марзанова.— Уральск: ЗКФ АО “НЦНТИ”, 2008.— С. 61.
11. *Шайдуллин И.Н.* Биологические особенности акклиматизации овец и гибридизации их со снежным бараном *ovis pivicola pivicola* в условиях Камчатки: дис. ... докт. биол. наук: 03.00.13 / Шайдуллин Ильяс Нургалиевич, пос. Дубровицы Московской области, 1994.— С. 240–243.
12. *Громова В.* Краткий обзор млекопитающих Европы.— М., 1965.— С. 28.

Резюме

Приведена новая гипотеза о генетической взаимосвязи овец, регионах их возникновения, одомашнения и распространения.

New hypothesis about genetic interconnection of sheep species, regions of their origin, domestication and distribution has been presented in the article.

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

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

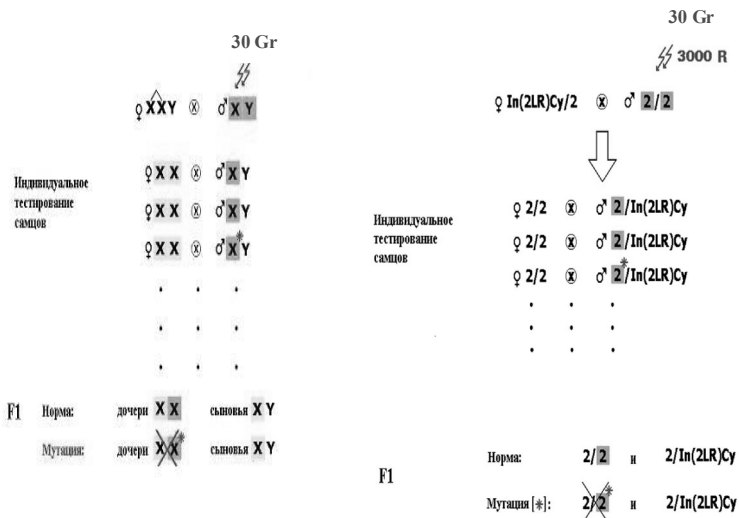
УСЛОВНЫЕ МУТАЦИИ: ПОЛУЧЕНИЕ МЕТОДОМ МОРФОЗОВ

Начиная с 2000 г., разработаны несколько методов получения нового класса мутаций у *Drosophila melanogaster*, названных *условными* [1]. В отличие от известных в генетике мутаций, проявление которых зависит от условий среды: температуры, стрессорных воздействий, составов корма и т.д., проявление условных мутаций происходит только при определенных *генетических* условиях. Например, если условная мутация является леталью,

то она оказывает летальное действие на особей одного генотипа, а на особей другого — не оказывает. Условные мутации могут быть как рецессивными, так и доминантными, могут иметь фенотипическое проявление, могут и не иметь.

Линии дрозофилы с условными мутациями получали тремя основными методами. Первые два основаны на предварительном γ -облучении самцов и последующем получении условных доминантных леталей (УДЛ) в X-хромосоме и второй хромосоме соответственно. Проявление мутаций при первом способе получения зависит от пола обладателя: у самки она является доминантной леталью, у самца не проявляется (рис. 1). При втором способе получения доминантному действию летали препятствует наличие в геноме обладателя инверсии *Curly* (рис. 2). Без *Curly* — аутосомы погибают и мутантные дочери, и сыновья. Третий способ получения состоял в выделении классических рецессивных леталей методом *Меллер-5*. Из них затем были выделены мутации, утрачивающие летальное действие при скрещивании с самцами других (не *Меллер-5*) линий. Таким образом, мутации, полученные третьим методом, являются рецессивными летальями, условными в отношении наличия инверсии *Меллер-5* в X-хромосоме [2].

Одним из примечательных свойств условных мутаций является образование в каждом их поколении особей с нарушениями развития — морфозами. Это свойство легло в основу получения серии мутаций методом морфозов. Основателями мутантных линий являются сыновья с морфологическими нарушениями, полученные в F₁ от скрещивания облученных самцов. Испол-



в X-хромосоме *Drosophila melanogaster*

2 хромосоме *Drosophila melanogaster*

зую тестерные линии (*yellow, Muller-5, Cy/Pm; D/Sb*), у самцов с морфозами были выделены и локализованы до группы сцепления рецессивные аутосомные летали. Некоторые из них имеют фенотипическое проявление условного характера. Мутации обладают рядом необычных генетических свойств. Методом делеционного картирования выявили точки локализации трех мутаций из этой серии.

Материалы и методы

Линии Drosophila melanogaster. Для получения мутаций была использована линия дикого типа — *Berlin wild*. Для ведения в культурах и выявления свойств мутаций использовали линии: 1) *yellow (y)*; 2) *C(1)DX, yw/fY*; 3) *Muller-5* и 4) *Cy/Pm; D/Sb*. Для делеционного картирования мутаций использовался набор из 109 делеционных линий, любезно предоставленных Блумингтон сток-центром университета шт. Индиана, США.

Получение мутаций. Для получения мутаций в X-хромосоме самцов дрозофилы *Berlin wild* облучали γ -лучами в дозе 30 Gr (рис. 1). Через три часа их скрещивали с самками *C(1)DX, y w/fY*, несущими сцепленные X-хромосомы, свободную Y-хромосому и цепочку маркеров. Среди потомства от этого скрещивания выбирали самцов с морфологическими нарушениями: уменьшенными размерами тела, нарушениями в строении тергитов или стернитов, крыльев, измененными щетинками, вырезкой на крыльях. Всего было отобрано 86 таких самцов. Всех отобранных самцов протестировали на наличие УДЛ в X-хромосоме путем скрещивания с самками *yellow*, а некоторую часть (25 самцов) дополнительно протестировали на наличие УДЛ в X-хромосоме с линией *Muller-5*. Ни в одном, ни в другом варианте у отобранных самцов УДЛ в X-хромосоме обнаружено не было. Провели поиск УДЛ в аутосомах 2 и 3, используя линию *Cy/Pm; D/Sb*. Рецессивные летали во второй или третьей паре аутосом были выявлены у всех взятых в опыт самцов.

Результаты и обсуждение

Одним из первых обнаруженных свойств условности выделенных мутаций оказалась их локализация в группе сцепления. Две полученные рецессивные летальные мутации (№34 и №36) детектировались необычно: как располагающиеся во второй, в третьей и в обеих хромосомах одновременно (“транслокация”). Проведенный в линии 36 генетический анализ показывает, что мутация в хромосомах 2 и 3 наследуется независимо, что свидетельствует, с одной стороны, о многоточковом характере повреждений. С другой стороны, возможность поддержания мутации как транслокации говорит о зависимости (сцепленности) повреждений во 2 и 3 хромосомах между собой. Поскольку цитологический анализ не выявил в линии 36 транслокации как таковой, данный феномен может быть охарактеризован как явление квазисцепления [3].

Условность была выявлена в отношении проявления мутаций: оно оказалось зависимым от пола родителя — донора мутации. В скрещиваниях четырех морфозных рецессивных летальных мутаций 3-ей хромосомы была выявлена разница в результатах прямых и обратных скрещиваний (табл. 1).

Таблица 1

Доля потомков, содержащих инверсию *Dichaete*, в реципрокных скрещиваниях четырех морфозных рецессивных летальных культур

Реципрокные скрещивания	Классы потомства						Всего потомства	Доля потомков <i>Dichaete</i> (%)
	Норма			<i>Dichaete</i>				
	самки	самцы	всего	самки	самцы	всего		
♀27 × ♂34	49	47	96	20	13	33	129	25,58
♀34 × ♂27	56	41	97	114	67	181	278	65,11
♀27 × ♂46	132	147	279	34	31	65	344	18,90
♀46 × ♂27	63	68	131	102	135	237	368	64,40
♀27 × ♂55	88	158	246	29	28	57	303	18,81
♀55 × ♂27	37	30	67	97	59	156	223	70,00
♀34 × ♂46	0	0	0	0	0	0	0	0
♀46 × ♂34	73	95	168	109	95	204	372	54,80
♀46 × ♂55	145	166	311	264	279	543	854	63,60
♀55 × ♂46	0	0	0	0	0	0	0	0
♀55 × ♂34	0	0	0	81	65	146	146	100
♀34 × ♂55	0	0	0	114	91	205	205	100

Если в прямом скрещивании ♀55 × ♂46 потомства вообще не возникает, то в реципрокном возникают все классы F₁ в ожидаемой пропорции. Разница в реципрокных скрещиваниях может быть существенной, но не настолько фатальной: при скрещивании 27 и 46 мутаций число потомков *Dichaete* в прямом направлении оказалось в 3,4 раза меньше (18,9%), чем в обратном скрещивании (64,4%). Поскольку и набор классов, и вероятности образования этих классов одни и те же, разница между прямым и обратным скрещиваниями не может быть обусловлена жизнеспособностью потомков. Соответственно, в данной ситуации мы имеем дело с материнским эффектом.

Одна из полученных мутаций, №14, обладает фенотипическим проявлением: самки и самцы имеют укороченное и слегка утолщенное тело (рис. 3). Мутация получила название “бочонок” (*Small barrel*, *Smba*). Укорочение тела мух линии *Cy/14* отображают замеры средних величин соотношения длины к ширине куколок (l/w). Если у куколок нормальных линий и линии *Pm/14* такое соотношение составляет $l/w=14,0/4,0=3,5$, то у *Cy/14* $l/w=6,7/3,1=2,2$.

При изучении наследования фенотипа *Smba* было установлено, что видимое проявление носит условный доминантный характер. Мутация является условной, поскольку фенотип “бочонок” возникает только при наличии доминантной инверсии *Curly*. Перевод на инвертированную хромосому *Plum* приводит к исчезновению фенотипа. Доминантный характер мутации выражается в том, что фенотип “бочонок” возникает у гетерозигот по мута-

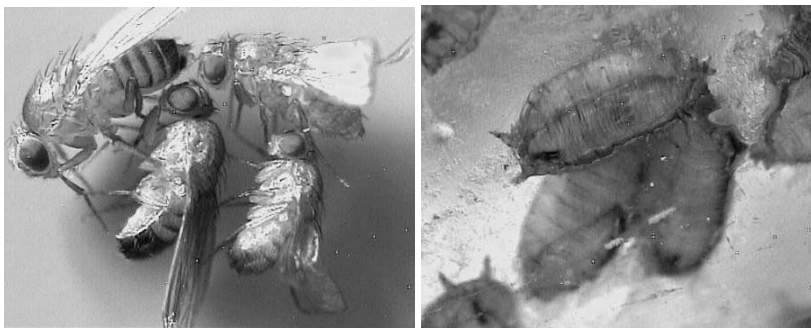


Рис. 3. Внешний вид имаго и куколок мутации 14:

а) разница в размерах и форме тела самок и самцов *Pm/14* (слева) и *Cy/14* (справа);
 б) бочонкообразные куколки *Cy/14*

Таблица 2

Районы летального взаимодействия мутаций 14 и 36 с делециями хромосомы 2

№ мутации	№ делеций	Точки разрыва делеций	Районы летального взаимодействия
<i>In(2LR) Cy/14</i>	<i>Df 3138</i>	34B12-C1; 35B10-C1	35B4-6; 35B10-C1
	<i>Df 3588</i>	35B4-6; 35F1-7	
	<i>Df 7445</i>	53D9-E1; 54B5-10	54B10-17
	<i>Df 7414</i>	54B1-2; 54B7-10	
	<i>Df 9596</i>	54B2; 54B17	
	<i>Df 5574</i>	54B16; 54B16	
	<i>Df 5680</i>	54B17-C4; 54C1-4	55A-55B5-7
	<i>Df 6780</i>	54E5-7; 55B5-7	
<i>Df 1547</i>	55A; 55F		
<i>In(2LR) Cy/36</i>	<i>Df 1007</i>	42A1-2; 42E6-F1	42B3-5; 42E6-F1
	<i>Df 1888</i>	42B3-5; 43E15-18	

ции. Проявление — не проявление *Smba* в зависимости от типа инверсий происходит не у самого обладателя мутации (особи *Smba/In(2LR)Cy* и *Smba/In(2LR)Pm*), а у его потомков, т.е. имеет место типичный генетический импринтинг [4]. В отличие от классического импринтинга, в данном случае импринтирующим фактором является структура гомолога, а не половая принадлежность особи.

При делеционном картировании 104 делециями мутаций 14 и 36 для мутации 36 было найдено 2, а для мутации 14 — 9 точек летального взаимодействия (табл. 2).

Девять точек летального взаимодействия мутации 14 образуют три района, а две точки мутации 36 — один общий район взаимодействия —

Таблица 3

Летальное взаимодействие мутантной хромосомы 14 с делециями хромосомы 2 (прямое и обратное скрещивания: $In(2LR)Pm/14 \times Df(2)/In(2LR)Cy$)

Делеции хромосомы 2		Фенотипы потомства прямого скрещивания (делеция у самца)		Фенотипы потомства обратного скрещивания (делеция у самки)	
		<i>Cy, Pm, Cy/Pm</i>	+, <i>(Df(2)/14)</i>	<i>Cy, Pm, Cy/Pm</i>	+, <i>(Df(2)/14)</i>
Df (2) 35D4- 6;35B10-C1	<i>Df 3138</i>	97	—	171	—
	<i>Df 3588</i>	121	—	162	—
Df (2) 54B2; 54B17-C4	<i>Df 5574</i>	81	37	216	28
	<i>Df 5680</i>	83	40	461	33
	<i>Df 7414</i>	82	21	104	35
	<i>Df 7445</i>	150	50	147	48
	<i>Df 9596</i>	77	49	114	93
Df (2) 55A; 55F	<i>Df 1547</i>	90	—	205	—
	<i>Df 6780</i>	153	—	116	—

42B3-5; 42E6-F1. Летальная реакция всех точек была получена и в прямых, и в обратных скрещиваниях. При тестировании мутации 14 в гетерозиготе с $In(2LR)Pm$ с 9 районами летального взаимодействия еще раз проявился условный характер этой рецессивной летали. В прямом и обратном скрещиваниях летальность наблюдалась только в 4 точках, сводящихся к районам 35 и 55. Летальность в районе 54 (5 точек) исчезла (табл. 3).

Литература

1. Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Копыл С.А., Федорова Н.Б. Новый класс мутаций у *Drosophila melanogaster* // Докл. РАН. 2000. Т.373. №5. С. 714–717.
2. Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Копыл С.А., Артемова Е.В., Хоцкина Е.А., Федорова Н.Б. От генетики внутривидовых отличий к генетике внутривидового сходства // Генетика. 2004. Т.40. №9. С. 1157–1172.
3. Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции М.: Наука, 1985. 400 с.
4. Lloyd V.K. Parental imprinting in *Drosophila* // Genetica. 2000. V.109. P. 35–44.

Резюме

Условные мутации — класс мутаций, проявляющихся только при определенных генетических условиях. Условная мутация проявляется в одном генотипе, но не проявляется — в других. Условные мутации обладают свойством давать потомков с уродствами (морфозами). На основе этой особенности разработан метод выделения условных мутаций. С его помощью получена серия “морфозных” мутаций. В статье описываются некоторые необычные свойства выделенных мутаций.

АНОХИНА Н.Л., МАРТЫНЕНКО Е.В., ВАСИНСКАЯ А.Н.,
АРХИПОВА Т.Н.

Учреждение РАН Институт биологии Уфимского НЦ РАН
Россия, 450054, Уфа, пр.Октября, 69, email: arkhipova@anrb.ru

ВЛИЯНИЕ ЦИТОКИНИНПРОДУЦИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ РОДА *BACILLUS* SOHN. НА РОСТ И УРОЖАЙНОСТЬ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ

В последнее время при возделывании различных сельскохозяйственных культур все большее внимание уделяется приемам, с помощью которых можно воздействовать непосредственно на растительный организм. К таким приемам относится обработка растений или их семян различными веществами, в частности регуляторами роста. Несмотря на то, что растение обладает способностью синтезировать гормоны, во многих случаях добавление их извне оказывает на растение положительное действие. Влияние экзогенных гормонов или их синтетических аналогов проявляется особенно эффективно тогда, когда уровень содержания их в растении невысок, что наблюдается при различных стрессах. В настоящее время арсенал используемых фитогормонов ограничен, так как природные фитогормоны, отличающиеся морфогенетическим эффектом, труднодоступны, дороги, а эффективность их синтетических аналогов невысока, и применение последних не окупает затрат на их производство. Наиболее выгодным в этом отношении являются микроорганизмы, способные их синтезировать. По мнению М. Аршад и В. Франкенбергера, инокулянты могли бы отбираться исключительно по их способности синтезировать рострегулирующие вещества [1].

В Институте биологии Уфимского НЦ РАН из коллекции почвенных микроорганизмов был отобран штамм *B. subtilis* ИБ-22 — продуцент цитокининов [2]. В проведенных нами ранее исследованиях введение суспензии штамма в прикорневую среду растений салата ускоряло их рост и повышало устойчивость к засухе [3]. Целью данной работы являлась оценка эффективности применения цитокининпродуцирующих бактерий для повышения урожайности растений пшеницы в лабораторных и полевых условиях.

Материалы и методы

Объектами исследований служили растения твердой яровой пшеницы (*Triticum durum* Desf., сорт Безенчукская 139). В лабораторных условиях семена пшеницы стерилизовали смесью 96% этанола и 3% раствора перекиси водорода в соотношении 1:1 в течение 5 минут. Vegetационные сосуды наполняли 0,7 кг стерильного песка и растения пшеницы (по 15 семян/сосуд) росли при освещенности 90 Вт/м² и 14-часовой продолжительности светового дня. Температура воздуха в течение светового периода была в пределах 22–25 °С. Растения ежедневно поливали 100% раствором Хогланда — Арнона и дистиллированной водой до достижения уровня 60% от полной

влажностности. Количество добавляемого питательного раствора соответствовало минимальному уровню ежедневной транспирации/сосуд, а индивидуальные различия между сосудами нивелировались добавлением дистиллированной воды. Инокуляцию трехсуточных растений пшеницы проводили путем внесения суспензии микроорганизмов в корнеобитаемую среду (1 мл/растение). Бактерии выращивали в среде, содержащей: крахмал — 10 г/л; кукурузный экстракт, пептон, дрожжевой экстракт и $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — по 3 г/л; $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ и KH_2PO_4 — по 2 г/л. Культивирование проводили в колбах объемом 250 мл со 100 мл питательной среды в аппарате УВТМ-12-250 при 37 °С, 160 мин⁻¹ в течение 72 ч. Титр бактериальной суспензии был 2,7–3,8·10⁷ КОЕ/мл. Содержание цитокининов в побегах и корнях растений пшеницы определяли на 2 и 3 сутки после инокуляции, для чего растительный материал гомогенизировали и экстрагировали 80% этанолом. Цитокинины, содержащиеся в водном остатке, концентрировали на картридже С18 и разделяли методом ТСХ в системе растворителей бутанол: аммиак: вода (6:1:2). Содержание гормонов определяли методом твердофазного иммуоферментного анализа с помощью специфических антител [4]. Для оценки роста растений измеряли длину корней, площадь листьев, определяли сырую и сухую массу.

Полевые эксперименты проводились на опытном участке в Иглинском районе Башкирии, пос. Балтика (почва серая лесная) по общепринятой методике [5]. Анализировались 4 варианта обработки семян в 4-х повторностях (всего 16 делянок). Учетная площадь делянки 1,8 м². Вегетационный период характеризовался высокой температурой и недостаточным уровнем осадков. Уборка урожая проводилась на стадии восковой спелости. Концентрацию препарата рассчитывали согласно рекомендациям по инокуляции семян пшеницы препаратом фитоспорин (а именно, для обработки 1 т семян необходимо 500 г препарата для получения титра 10⁶ КОЕ/семя) [6]. В качестве прилипателя применяли Na-КМЦ в дозе 0,2 кг/т с добавлением воды (20 л/т). Пропорции зерновок и бактерий брали с таким расчетом, чтобы получить титр 10⁵, 10⁶, 10⁷ КОЕ/семя. Бактерии выращивали, как описано ранее [2]. Эффективность предпосевной бактериализации семян определяли по влиянию на показатели элементов структуры урожая. Выборка для анализа структуры урожая составила 50 растений с каждой делянки. Определяли вес зерен с 50 растений главного колоса и вес семян подгона этих же растений после высушивания их при комнатной температуре в течение нескольких дней до постоянного веса.

Результаты и обсуждение

В процессе работы были использованы штаммы из коллекции микроорганизмов Института биологии УНЦ РАН, различающиеся по способности продуцировать цитокинины: *B. subtilis* ИБ-22 (ЦТК+) и *B. subtilis* ИБ-21 (ЦТК-) (600 и 6 нг-экв. зеатина/мл культуральной жидкости, соответственно) [2]. Внесение в ризосферу растений пшеницы суспензии бактерий с низкой продукцией цитокининов не приводило к существенным изменениям в со-

держании эндогенных цитокининов у этих растений по сравнению с контролем. В то же время внесение бактериальной суспензии ЦТК+ штамма вызвало значительные изменения в содержании цитокининов у инокулированных растений, как по общему их количеству, так и по отдельным формам.

Результаты измерений сырой массы растений показали быструю ростовую реакцию на внесение бактерий. Уже ко второму дню после инокуляции нами отмечалось увеличение сырой массы побегов, в особенности у растений, инокулированных ЦТК+ культурой бактерий. Однако сухая масса опытных растений в этот период не только не увеличилась, но и была несколько ниже, чем масса контрольных растений. К четвертому дню растения, инокулированные цитокининпродуцирующими бактериями, имели большую сухую биомассу по сравнению с контролем, в отличие от растений, инокулированных ЦТК- штаммом. Эти результаты подтверждают предположение о том, что именно цитокинины являются действующим веществом в рост-стимулирующем влиянии бактерий на растения.

Таким образом, присутствие цитокининпродуцирующих микроорганизмов в ризосфере растений пшеницы сопровождалось существенным увеличением суммарного содержания цитокининов в растениях. Подтверждением роли микроорганизмов в обеспечении растений цитокининами является то, что для данного штамма характерно накопление рибозида зеатина в питательной среде [2], и именно содержание рибозида зеатина наиболее существенным образом повышалось в растениях при инокуляции. На поступление цитокининов из ризосферы, инокулированной гормонпродуцирующими бактериями, указывает также то, что их содержание возрастало сначала в корнях и только затем — в побегах растений пшеницы. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что инокуляция растений пшеницы цитокининпродуцирующими микроорганизмами повышает уровень содержания в них цитокининов и стимулирует рост растений, в то время как в присутствии микроорганизмов, не способных синтезировать значительного количества цитокининов, общее содержание цитокининов не изменялось и стимуляция роста была выражена в значительно меньшей степени. Это указывает на роль микробных цитокининов как фактора, обеспечивающего рост-стимулирующее действие бактерий на растения.

Инокуляция прикорневой зоны растений, которая применялась в экспериментах, описанных выше, требует наработки большого количества суспензии. Более перспективным и экономичным является предпосевная обработка семян растений бактериальным препаратом. Поэтому мы проверили эффективность такого способа обработки семян ЦТК+ штаммом в полевых условиях.

Предпосевная обработка семян пшеницы положительно сказывалась на росте растений, о чем свидетельствует увеличение высоты обработанных растений по сравнению с контролем (в среднем на 9,3%). Инокуляция семян благоприятно отражалась на всех показателях, определяющих структуру урожая: увеличилась длина главного колоса (в среднем на 4,5% по сравнению с контрольными растениями), количество колосков в главном колосе

(на 4%), количество зерен главного колоса (на 15%). Количество неозерненных колосков в главном колосе под влиянием обработки снизилось в среднем на 34%. Наблюдалась прямая зависимость между дозой вносимого инокулянта и массой зерен с главного колоса. Значительная прибавка (в 2 раза) наблюдалась в массе зерен с дополнительных побегов растений пшеницы. Это было связано как с увеличением количества дополнительных побегов (подгон), так и качеством зерна в них. Кроме того, при инокуляции возростала густота стояния при уборке (при одинаковой норме высева). Все эти показатели вносили свой вклад в повышение общего урожая зерна, который в среднем увеличился на 70% по сравнению с контрольными необработанными растениями. В количественном отношении доля вклада отдельных показателей была неравноценной. Определяющую роль в прибавке урожая сыграло возрастание количества подгона (в среднем на 62%), количества и веса зерен в подгоне одного растения (на 93%).

Представляет интерес то, насколько полученные нами результаты соотносятся с данными литературы о влиянии цитокининов на показатели урожайности растений. Так было показано, что обработка растений синтетическими цитокининами повышает как количество колосьев на растении, так и вес зерна в них (так же и в наших опытах). Как известно, цитокинины подавляют апикальное доминирование [7], что проявляется в повышении как количества боковых побегов, так и колосков в колосе. Имеются также сообщения о положительном влиянии кинетина на урожай пшеницы, который увеличивался в результате опрыскивания листьев в фазу цветения и повторно через неделю на 13% за счет увеличения числа (но не размеров) зерен [8]. Вообще же в литературе имеются различные данные относительно влияния кинетина на урожай пшеницы [9, 10]. Это объясняется, очевидно, специфичностью сортов, условиями обработки и рядом факторов внешней среды. Н. Ниловская отмечает, что обработка кинетином пшеницы сорта Мироновская способствовала увеличению урожая только при неблагоприятных условиях выращивания [11, 12]. Это согласуется с мнением, что цитокинины способны смягчать последствия деструкционных процессов, вызванных различными стрессовыми факторами [13].

Использование фитогормонов микробного происхождения в растениеводстве перспективно ввиду того, что они являются природными соединениями, не чуждыми растительным организмам, быстро связываются и катаболизируются в клетке, где уже зачастую имеются рецепторы и специфические ферментные системы [14, 15]. В отличие от химических веществ они являются препаратами мягкого действия, способны в различных сочетаниях регулировать отдельные процессы онтогенеза. Необходимо отметить, что преимуществом технологии предпосевной обработки семян растений такого рода препаратами является экологическая чистота и безопасность, т.к. действующее вещество продуцируется микроорганизмами, выделенными из естественной природной среды (почвы) и в растениях имеются механизмы, исключающие накопление избытка фитогормонов. Такой подход является также потенциально более дешевым, поскольку не требует пред-

варительной наработки и очистки действующего вещества (цитокининов), а активные соединения могут продуцироваться микроорганизмами в почве в процессе вегетации.

Выводы

1. Сравнение ростовой реакции растений на инокуляцию штаммами, различающимися по способности синтезировать цитокинины, свидетельствует о том, что именно цитокинины являются действующим веществом в ростстимулирующем влиянии бактерий на растения;

2. Предпосевная обработка семян пшеницы препаратом цитокининпродуцирующих бактерий увеличивала урожай растений в полевых условиях в среднем на 70%.

Работа поддержана грантами РФФИ 10-04-97020-а, 08-04-00591-а, 09-04-00942-а.

Литература

1. *Arshad M., Frankenberger W.* Microbial production of plant hormones // *Plant and Soil.*— 1991.— Vol.133.— P. 1–8.

2. *Веселов С.Ю., Мелентьев А.И., Архипова Т.Н.* Исследование цитокининов, продуцируемых ризосферными микроорганизмами // *Прикл. биохим. и микробиология.*— 1998.— Т.34, №2.— С. 175–179.

3. *Arkhipova T.N., Prinsen E., Veselov S.Yu., Melentiev A.I., Kudoyarova G.* Cytokinin-producing bacteria modify resistance to water-deficiency stress in young lettuce plants // *Plant and Soil.*— 2007.— Vol.292.— P. 305–315.

4. *Веселов С.Ю.* Использование антител для количественного определения, очистки и локализации регуляторов роста растений и их метаболитов. Уфа. Изд-е Башкирск. ун-та, 1998. 138 с.

5. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований).— 5-е изд., доп. и перераб.— М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.

6. Методические указания по государственным испытаниям фунгицидов, антибиотиков и протравителей семян с.-хозяйственных культур / под ред. К.В. Новожилова М., 1985. 130 с.

7. *Mok D.W.S., Mok M.C.* Cytokinin metabolism and action // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*— 2001.— Vol.52.— P. 89–118.

8. *Тупицын И.В.* Влияние экзогенных фитогормонов на развитие озимой пшеницы // *Физиология и биохимия культ. растений.*— 1986.— Т.19, №4.— С. 402–403.

9. *Лихолат Т.В., Ниловская Н.Т., Помелов А.В., Морозова Э.В.* Влияние обработки кинетином на продуктивность и некоторые физиологические показатели пшеницы при различных условиях облученности // *Физиология растений.*— 1984.— Т.31, вып.1.— С. 20–27.

10. *Dua J.S., Bhardwaj S.* Influence of growth regulating substances on grain growth in aestivum wheats // *Ind. J. Plant Physiol.*— 1979.— Vol.22.— P. 1.

11. *Ниловская Н.Т., Помелов А.В., Морозова Э.В., Лихолат Т.В.* Влияние кинетина на продуктивность пшеницы, выращиваемой при неблагоприятном температурном режиме // *Докл. АН СССР.*— 1984.— Т.274, №1.— С. 254–256.

12. *Ниловская Н.Т., Лихолат Т.В., Помелов А.В., Морозова Э.В.* Условия эффективного применения кинетина для повышения урожая пшеницы // *С.-х. биология.*— 1985.— №5.— С. 119–121.

13. Hare, P.D., Cress, W.A., Van Staden, J. The involvement of cytokinins in plant responses to environmental stress // *Plant. Growth Regul.*— 1997.— Vol.23.— P. 79–103.

14. Романов Г.А., Таран В.Я. Зеатинсвязывающие белки злаков: возрастные, органические, тканевые и субклеточные аспекты // *Физиол. растений.*— 1991.— Т.38, вып.6.— С. 1117–1123.

Резюме

Показано, что стимуляция роста растений пшеницы в результате инокуляции цитокининпродуцирующими микроорганизмами связана с накоплением цитокининов в растениях. Динамика и распределение гормонов между побегом и корнем указывает на их поступление извне, что может быть обусловлено жизнедеятельностью интродуцированных бактерий в ризосфере. Предпосевная обработка семян пшеницы значительно увеличивает продуктивность растений в полевых условиях.

Stimulation of wheat plant growth resulting from inoculation with cytokininproducing bacteria was shown to be coupled to accumulation of cytokinins in plants. Dynamics and distribution of cytokinins between roots and shoots indicates their delivery from outside, which may be due to vital functions of bacteria introduced into rhizosphere. Pre-sowing treatment of wheat seeds significantly increased plant productivity under field conditions.

БАЖИНА Е.В.

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия,
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail: genetics@ksc.krasn.ru*

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ С РАЗНОЙ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ

Генетическая гетерогенность популяций обуславливает их стабильность и оптимальную приспособленность к условиям окружающей среды [1]. В тоже время, с точки зрения популяционно-генетической концепции отбора приспособленность вида обусловлена его репродуктивным успехом [2]. Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) характеризуется невысоким уровнем гетерогенности как по морфологическим [3], так и по генетическим [4] признакам. Вместе с тем, для пихты сибирской, как и для многих видов древесных растений, характерна высокая индивидуальная изменчивость показателей половой репродукции: у разных деревьев в шишке может формироваться от 54 до 309 семенных чешуй и от 74 до 336 семян [5]. Гетерогенность растений по семенной продуктивности определяется уровнем их гетерозиготности [6–9].

В настоящей работе проведен анализ генетической обусловленности семенной продуктивности пихты сибирской Средней Сибири.

Материалы и методы

Исследования проводились в 7 разновысотных ценопопуляциях пихты сибирской, произрастающих в разнотравных и крупнотравных (высокогорье Западного Саяна) группах типов леса (табл. 1).

Характеристика объектов исследования

№ п/п	Место произрастания	Широта	Долгота	Высота над уровнем моря, м	Состав древостоя
1	г. Енисейск	58°21' с.ш.	91°49' в.д.	100	6П2Е1Ос1Б
2	пос. Козулька	56°12' с.ш.	91°10' в.д.	300	7П1Ос1Б1К
3	хр. Восточный Саян	55°57' с.ш.	92°18' в.д.	200	5П3Е2С+Ос
4	хр. Восточный Саян	55°52' с.ш.	92°51' в.д.	640	7П2К1Е
5	хр. Западный Саян	53°08' с.ш.	92°56' в.д.	400	7П2Ос1Б
6	хр. Западный Саян	53°00' с.ш.	93°13' в.д.	1000	8П2К
7	хр. Западный Саян	52°50' с.ш.	93°15' в.д.	1450	8П2К

В каждой из ценопопуляций изучали семенную продуктивность макро-стробиллов 20–30 деревьев. Определялись следующие показатели: длина и ширина зрелой шишки, число семенных чешуй (общее, развитых), число семян (общее, развитых) [10]. Выход семян оценивался по числу семенных чешуй, давших семена. Качество семян определялось методом рентгенографии [11]. Поскольку наездник-семяед (*Megastigmus specularis* Walley) [12] определяет потенциальный выход полных семян в популяции (семена, имеющие зародыш + поврежденные конобионтами семена). Статистическая обработка проводилась при помощи пакета анализа Microsoft Excel 2000.

Результаты и обсуждение

Видовой особенностью пихты сибирской является высокая семенная продуктивность (табл. 2). В урожайные годы число шишек на дереве может превышать 150 шт. Выход морфологически развитых семян из шишки также чрезвычайно высок: от 179 до 318 шт. в различных ценопопуляциях. Внутрипопуляционная изменчивость отдельных показателей структуры урожая макростробиллов варьирует от очень низкого уровня ($CV = 1,5\%$) до очень высокого ($CV = 92,8\%$) [13]. Однако, выявлены тесные положительные связи между числом семян и семенных чешуй (в т.ч. развитых) и длиной макростробила ($r=0,71$ и $0,68, 0,88$ и $0,88$), слабые положительные — между шириной макростробила и выходом семян (общий — $0,08$, развитых — $0,10$), а также выходом семян из шишки и числом полных семян ($r=0,17$). Отрицательные связи наблюдались между длиной шишки и выходом семян (в т.ч. развитых) $r=-0,07$ и $-0,04$.

Высокий репродуктивный потенциал пихты сибирской остается нерезультативным: доля потенциально полнозернистых семян варьирует от 9,8 до 85,9% в разных ценопопуляциях. Стерильность семян у хвойных может быть вызвана генетической несовместимостью между зародышем и эндоспермом [14], а также гомозиготизацией полулетаей при самоопылении [15–17]. Количество рецессивных леталей определяется соотношением

Семенная продуктивность макрострелбов и число потенциально полных семян в ценопопуляциях пихты сибирской

№ пл/п	Размеры шишек, мм		Число семенных чешуй, шт.				Число семян, шт.				Выход семян, %		Доля потенциально полноразвитых семян, %
	длина	ширина	развитых	недоразвитых	общее	развитых	недоразвитых	общее	общий	в т.ч. развитых			
1	$76 \pm 1,4$ 6,0	$32 \pm 5,2$ 56,9	$106 \pm 10,9$ 37,1	$39 \pm 10,1$ 92,8	$127 \pm 13,0$ 36,9	$213 \pm 24,0$ 20,9	$38 \pm 11,5$ 44,8	$251 \pm 44,4$ 17,8	$89 \pm 1,8$ 7,6	$76 \pm 2,0$ 10,4	74,9		
2	$80 \pm 1,27$ 9,2	$26 \pm 0,49$ 11,1	$159 \pm 2,11$ 7,7	$29 \pm 0,57$ 11,8	$188 \pm 2,30$ 7,2	$274 \pm 4,43$ 9,4	$44 \pm 1,24$ 16,2	$318 \pm 4,76$ 8,6	$64 \pm 6,3$ 5,3	$51 \pm 5,69$ 9,2	82,5		
3	$79 \pm 6,0$ 7,1	$26 \pm 1,0$ 14,5	$157 \pm 15,5$ 14,5	$25 \pm 1,3$ 20,1	$182 \pm 17,0$ 15,2	$271 \pm 24,1$ 25,3	$44 \pm 1,19$ 14,9	$315 \pm 31,0$ 30,8	$86 \pm 0,5$ 1,5	$75 \pm 0,5$ 8,3	42,1		
4	$58 \pm 1,9$ 7,4	$20 \pm 1,4$ 13,6	$117 \pm 6,2$ 10,6	$26 \pm 0,5$ 3,7	$142 \pm 4,8$ 7,5	$186 \pm 4,8$ 5,2	$44 \pm 2,7$ 12,0	$231 \pm 6,5$ 5,7	$81 \pm 1,0$ 2,6	$63 \pm 0,03$ 7,2	83,0		
5	$78 \pm 1,8$ 11,1	$20 \pm 0,7$ 16,1	$150 \pm 6,3$ 15,6	$29 \pm 1,7$ 22,6	$179 \pm 6,5$ 13,6	$255 \pm 10,4$ 15,2	$40 \pm 3,5$ 32,4	$295 \pm 10,5$ 13,3	$83 \pm 2,8$ 12,7	$72 \pm 2,6$ 13,6	70,4		
6	$67 \pm 1,15$ 8,1	$24 \pm 0,43$ 8,5	$136 \pm 2,47$ 8,6	$28 \pm 0,98$ 16,4	$165 \pm 3,39$ 9,7	$228 \pm 4,01$ 8,3	$43 \pm 2,05$ 22,5	$272 \pm 5,09$ 8,8	$82 \pm 0,9$ 7,6	$69 \pm 1,1$ 5,4	60,5		
7	$47 \pm 0,9$ 20,3	$17 \pm 0,3$ 22,3	$94 \pm 2,0$ 24,8	$26 \pm 0,4$ 18,2	$119 \pm 2,0$ 20,2	$146 \pm 2,9$ 24,3	$33 \pm 0,8$ 28,1	$179 \pm 3,2$ 21,3	$77 \pm 1,1$ 17,2	$63 \pm 1,0$ 18,8	23,8		

инбридинга и перекрестного опыления [15]. Гетерозиготность пихты сибирской существенно ниже, чем у других бореальных видов хвойных, имеющих более широкий ареал [4, 18]. Ранее показано [4], что только у двух изученных популяций (В. Саян-200, З. Саян-1500) наблюдается слабый эксцесс гетерозиготных генотипов (значение индекса фиксации Райта $-0,0255$ и $-0,0223$), у остальных отмечен недостаток гетерозиготных генотипов, который варьирует от 1,19% (г. Енисейск) до 23,82% (В. Саян-640). Анализ семенной продуктивности выявил отрицательные связи между выходом семян, и уровнем инбридинга ($r=-0,28$ и $-0,39$). При этом в популяции ЗС-1500, имеющей слабый эксцесс гетерозигот формируется только 23,8% потенциально полнозернистых семян, в популяциях, испытывающих слабый дефицит гетерозигот ($F=0,01-0,08$) до 60,5–74,9%, а в популяции с максимальным уровнем инбридинга ($F=0,23$) — 42,1%. Очевидно, что жизнеспособность семян уменьшается как при снижении уровня гетерозиготности, ведущем, очевидно, к гомозиготации и проявлению инбредной депрессии, так и при значительном его увеличении. Аналогичные результаты получены при исследовании генетических особенностей популяций четырех видов сосен (*Pinus sylvestris* L., *P. Pallasiana* D. Don, *P. Sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. Ex Kom., *P. mugo* Turra), а также пихты белой (*Abies alba* Mill.) в Украинских Карпатах [19]. Выявленные связи подтверждают представление об адаптивном значении для успешного самовоспроизведения популяции оптимального уровня гетерозиготности [6–8].

Выводы

1. Одной из причин отличий по семенной продуктивности в популяциях пихты сибирской является их генотипическая неоднородность.
2. Максимальная семенная продуктивность характерна для популяций, испытывающих слабый дефицит гетерозигот.

Работа выполнена при финансовой поддержке Красноярского краевого фонда науки и РФФИ, грант № 09-04-98000-р_сибирь_a.

Литература

1. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. — М: Наука. — 1973. — 277 с.
2. Грант В. Эволюционный процесс. Краткий обзор эволюционной теории: Пер. с англ. — М: мир, 1991. — 488 с.
3. Кокорин Д.В., Милютин Л.И. Формовое разнообразие пихты сибирской в южных районах Средней Сибири. — Лесоведение. — 2003. — №4. — С. 32–35.
4. Экарт А.К. Эколого-генетический анализ популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) // Автореф. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 2006. — 17 с.
5. Бажина Е.В. Половая репродукция пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах озера Байкал. — Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 1997. — 24 с.
6. Животовский Л.А., Духарев В.А. “Сжатие” генотипической изменчивости при стабилизирующем отборе и ее проявление на ранних стадиях онтогенеза. — Журн. общ. биол., 1985. — Т.46, №1. — С. 32–40.
7. 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.

8. Духарев В.А., Романовский М.Г., Рябоконь С.М. Гетерозиготность и семенная продуктивность особой сосны обыкновенной.— Лесоведение.— 1987.— № 2.— С. 87–90.

9. 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.

10. Минина Е.Г., Третьякова И.Н. Геотропизм и пол у хвойных.— Новосибирск: Наука.— 1983.— 193 с.

11. Щербакова М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом.— Красноярск.— 1965.— 35 с.

12. Белова Н.В., Бажина Е.В. Жизнеспособность семян пихты сибирской в лесных экосистемах Восточного Саяна.— Хвойные бореальной зоны.— 2007.— №4.— С. 159–163.

13. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений.— М.: Наука.— 1972.— 283 с.

14. Кузнецова Н.Ф., Исаков Ю.Н. Ультраструктурные аспекты физиологической несовместимости у сосны обыкновенной // Лесоведение.— 1987.— №3.— С. 11–16.

15. Koski V. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*.— Commun. Inst. For. Fenn., 1971.— V.75, №3.— P. 1–10.

16. Fawler D. Effects of inbreeding in red pine, *Pinus resinosa* Ait. IV.— Sylvae Genet., 1965.— V.14.— P. 76.

17. Fawler D.P., Park Y.S. Population studies of white spruce. I. Effects of self-pollination. Canad. J. Forest Res., 1983.— V.13.— №6.— P. 1133.

18. Семерикова С.А., Семериков В.Л. Генетическая изменчивость и дифференциация популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) по аллозимным локусам // Генетика.— 2006.— Т.42, №6.— С. 783–792.

19. Коршиков И.И. Генетические особенности деревьев с высокой продуктивностью полных семян в популяциях видов семейства Pinaceae Lindl.— Факториї експериментальної еволюції організмів.— К.: Логос.— 2009.— Т.5.— С. 144–149.

Резюме

Проведен анализ семенной продуктивности в популяциях пихты сибирской с разным уровнем гетерозиготности. Установлено, что одной из причин различий по семенной продуктивности в популяциях пихты сибирской является их генотипическая неоднородность. Максимальная семенная продуктивность характерна для популяций, испытывающих слабый дефицит гетерозигот.

Проведено аналіз зрілого насіння з популяцій *Abies sibirica* Ledeb. з різним рівнем гетерозиготності. Встановлено, що одна з причин відмінностей зрілого насіння в популяціях пихти сибірської — їх генотипічна неоднорідність. Максимальною продуктивністю зрілого насіння характеризувались популяції з середнім рівнем гетерозиготності.

The analysis of seed productivity of *Abies sibirica* Ledeb. macrostrobiles in population with different level of heterozygosity have been carried out. One of the reasons for differences in seed production is genotype heterogeneity. The populations with maximum of seed production were characterized by weakly deficiency of heterozygote.

БАЗАЛІЙ В.В., БАБЕНКО С.М., ЛАВРИНЕНКО Ю.О., ПЛОТКІН С.Я., БОЙЧУК І.В.

*Вищий державний навчальний заклад “Херсонський аграрний університет”
Мінагрополітики України, 73006, Херсон вул. Рози Люксембург,
e-mail: office@ksau, Kherson, ua.*

СЕЛЕКЦІЙНА ЦІННІСТЬ НОВИХ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ СЕРБСЬКОЇ СЕЛЕКЦІЇ ЗА ПАРАМЕТРАМИ АДАПТИВНОСТІ ВРОЖАЙНОСТІ ЗЕРНА ПРИ РІЗНИХ УМОВАХ ВИРОЩУВАННЯ

Більше третини щорічного виробництва зерна в країні припадає на південний Степ України, основного регіону вирощування головної зернової культури — озимої м'якої пшениці. В сучасних соціально-економічних умовах селекція і насінництво виступають одним із найбільш доступних і ефективних засобів стабілізації виробництва зерна озимої пшениці [1–2].

Сучасний селекційний процес передбачає стратегічне завдання зі створення нових високоадаптивних сортів агроекологічної орієнтації з надійним генетичним захистом врожаю від біотичних і абіотичних чинників довкілля [3].

Приріст урожайності озимої пшениці, крім селекції і вдосконалення агротехніки вирощування, повинен відбуватись за рахунок відповідності генетичних особливостей сортів умовам їх вирощування. Тому контроль і використання взаємодії генотип-середовище є важливим аспектом підвищення урожайності озимої пшениці. На думку вчених [4] сучасна сортова політика, в основу якої покладений принцип “мозаїчного” розміщення сортів, спрямована на максимальне використання ефекту від взаємодії “генотип-середовище”.

У системі адаптивного рослинництва особливу увагу необхідно приділяти сортовій політиці, яка сприяє спрямованому конструюванню агроценозів і агроєкосистем [5]. Знання реакції різних сортів озимої пшениці на біотичні і абіотичні чинники довкілля, характер прояву і взаємозв'язок кількісних ознак є основою для спрямованого використання цих сортів у програмі адаптивної селекції

Виходячи з цього метою досліджень було визначення параметрів адаптивності за врожайністю зерна нових сортів озимої пшениці сербської селекції, занесених в державний Реєстр рослин сортів України, залежно від вологозабезпеченості, різних строків сівби і в різних пунктах випробувань.

Матеріали і методи

Вихідним матеріалом для вивчення було шість сортів озимої пшениці: Одеська 267, Дріада 1, NS40S, Russia, NS101/01, Renesansa. Вони вивчалися при зрошенні і без зрошення за різних строків сівби: 10.1X (ранній), 25.1X (оптимальний), 10.X (пізній). Дослідження проводились на дослідних полях ХДАУ і ДС “Асканійське”. Облікова площа ділянки 25 м², повторність чотирьохкратна. Параметри адаптивності визначались за методикою Еберхарта і Рассела [6], суттєвість якої заключається в регресивному аналізі залежності урожайності сортів від індексу середовища. Коефіцієнт регресії (b_1) вико-

ристовується для оцінки екологічної пластичності сорту, для визначення екологічної стабільності ($S_{\text{дт}}$) використовували середнє квадратичне відхилення від лінії регресії.

Результати та обговорення

Реальний врожай визначається цілим комплексом факторів, головними серед яких є забезпечення рослин вологою, теплом, ґрунтовою родючістю і рівнем агротехніки. Ці чинники мають значну мінливість в межах регіону і тому потребують ретельного обліку їх параметрів при оптимізації сортового складу озимої пшениці і побудови системи адаптивних агротехнічних заходів.

Під адаптивним потенціалом слід розуміти здатність рослин пристосовуватись до різних умов зовнішнього середовища за рахунок генотипової і модифікаційної мінливості. Він різний для існуючих високоврожайних сортів озимої пшениці. Так, найбільш розповсюджені в південному Степу України сорти Одеська 267, Ніконія, Знахідка одеська, Куяльник, Херсонська безоста, Дріада 1, Вікторія одеська та інші у сприятливі роки формують врожай за кращими попередниками в незрошуваних умовах 50–60 ц/га, а при зрошенні вище 85 ц/га [7]. У несприятливі роки, які відрізнялись високою температурою в весняно-літній періоді, низькою відносною вологістю повітря, більшість сортів озимої пшениці урожайність різко знижували. Це означає, що в несприятливих екологічних умовах високий урожайний потенціал сорту втрачає свою цінність. У таких випадках стійкість і адаптивний потенціал є найбільш важливими факторами реалізації тих ознак, які є характерними для високоврожайного сорту. Відомо, що через вплив на рослини несприятливих чинників довкілля виникає депресія урожайності, ступінь якої визначається наявністю або відсутністю механізмів гомеостазу. При цьому, чим більша невідповідність умов вирощування адаптивному потенціалу рослин, тим більшу частину продуктів асиміляції вони витрачають не на формування урожаю, а на захисні і компенсаторні реакції, в результаті цього знижується урожайність.

Під показником екологічної стійкості необхідно розуміти відношення урожайності в стресових умовах до урожайності в оптимальних умовах. У цьому аспекті визначення стійкості і були проведені розрахунки екологічної пластичності за урожайністю сортів озимої пшениці, які відрізнялись відносно нейтральною реакцією на фотоперіодизм і різною тривалістю стадії яровизації.

Реалізація потенційної продуктивності сортів озимої пшениці значною мірою залежить від погодних умов конкретного року вирощування. За нашими даними найбільший вклад в реалізацію урожайності вніс фактор зрошення (50,1%), суттєвий внесок також мали погодні умови року досліджень (25,7%) і строк сівби (10,7%). Характерно для досліджень, які проводились в різних агроекологічних пунктах, це одержання результатів практично з однаковими середніми екоградієнтами за урожайністю (4,5 т/га при зрошенні і 3,5–3,7 т/га без зрошення). Прояв урожайності сортів озимої пшениці вище середнього екологічного градієнта була в основному при зрошенні

і за оптимального строку сівби, але важливо те, що сорт озимої пшениці NS101/01 в різних екологічних зонах показав урожайність за пізнього строку сівби (10.X) на рівні раннього і оптимального строків сівби. У зв'язку з цим важливо вивчати зміни в поведінці одних і тих же генотипів не лише від погодних умов протягом вегетації культури, а й від різних умов вирощування (зрошення, без зрошення, строки сівби) (рис. 1 і 2).

Визначення параметрів пластичності і стабільності урожайності озимої пшениці за різних умов вирощування виявило, що сорти Херсонська безоста, NS40S, Russia, NS101/01 володіють більш інтенсивним типом ($b_1=1,019-1,071$) і високим рівнем стабільності урожайності. Сорти озимої пшениці Одеська 267 і Дріада 1 при рівній з ними врожайності були більш пластичними ($b_1=0,909-0,976$). Сорт озимої пшениці Renesansa децю поступався названим сортам за урожайністю при ранньому і оптимальному строках сівби, за пізнього строку був на рівні з ними, а в окремі роки перевищував їх за урожайністю і менше реагував на погіршення і покращення умов вирощування ($b_1=0,941$).

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%. 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 децю 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.

Висновки

Нами зроблена порівняльна оцінка нових сортів озимої пшениці (NS40S, Russia, NS101/01, Renesansa) і сортів (Одеська 267, Дріада 1), які достатньо довго знаходяться у виробництві посушливого Степу України. Вивчення їх в контрастних умовах довкілля і за різних умов вирощування, які перевищують за розмахом мінливості урожайності у виробничих умовах, дозволяє підвищити надійність розроблених в дослідженнях рекомендацій по їх вирощуванню.

Література

1. Шевелуха В.С. Биологические резервы повышения устойчивости и интенсификации агропромышленного производства // Сельскохозяйственная биология.— 1987.— №11.— С. 3–10.
2. Созінов О.О. Нові рубежі в селекції рослин // Вісник аграрної науки.— 2000.— №12.— С. 22–24.

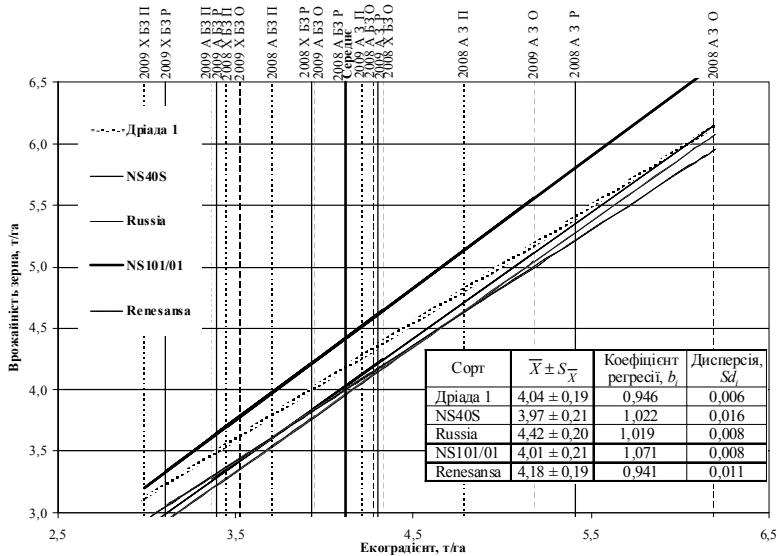


Рис. 1. Параметри адаптивності за урожайністю зерна у сортів озимої пшениці в контрастних умовах водозабезпечення (2008–2009 рр.)

- Примітки: 1. Дослідне поле: X — ХДАУ; А — ДС “Асканійське”.
 2. Умови: З — зрошення; БЗ — без зрошення.
 3. Строки сівби: Р — ранній; О — оптимальний; П — пізній.

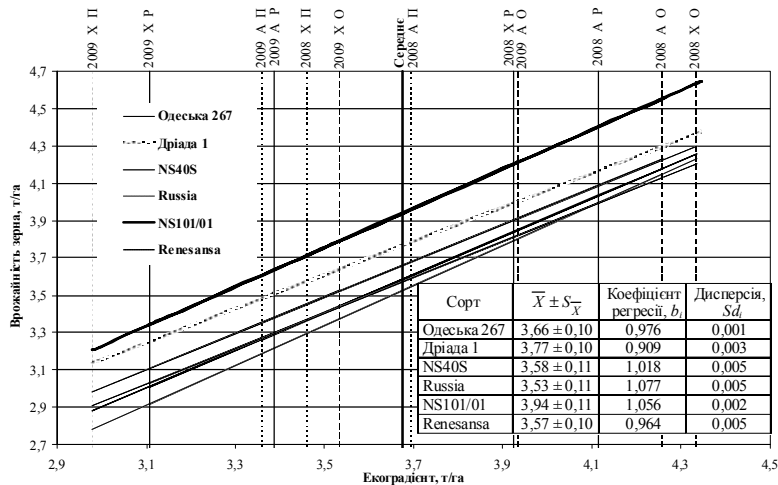


Рис. 2. Параметри адаптивності за урожайністю зерна у сортів озимої пшениці за умов без зрошення (2008–2009 рр.)

- Примітки: 1. Дослідне поле: X — ХДАУ; А — ДС “Асканійське”.
 2. Строки сівби: Р — ранній; О — оптимальний; П — пізній.

3. Зубець М.В. Невідкладні завдання вчених-селекціонерів // Вісник аграрної науки.— 2000.— №12.— С. 5–8.

4. Кудряшов И.Н. Посевная мозаика // Агробизнес.— 2003.— №5.— С. 15–16.

5. Романенко А.А. Новая сортовая политика и сортовая агротехника озимой пшеницы / А.А. Романенко, Л.А. Беспалова, И.Н. Кудряшов и др.— Краснодар, 2005.— 224 с.

6. Eberhart S.A. Stability parameters for comparing varieties / Eberhart S.A., Russell W.A. // Crop. Sci.— 1966.— Vol.6.— №1.— P. 36–40.

7. Базалій В.В. Оптимізація сортового складу озимої пшениці за параметрами екологічної стійкості в умовах південного Степу України / В.В. Базалій, О.В. Ларченко, Г.Г. Базалій // Міжвідомчий тематичний науковий вісник “Селекція і насінництво”, 2008.— Вип.96.— С. 361–369.

Резюме

Нині необхідна нова сортова політика, яка направлена на оптимізацію відповідності генетичних особливостей сортів 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.

Сейчас необходима новая сортовая политика, которая направлена на оптимизацию соответствия генетических особенностей сортов к условиям их возделывания. Использование положительного эффекта этого взаимодействия в производственных условиях путем проведения сортового состава к конкретным агротехнологическим условиям, не вызывает дополнительных затрат на интенсификацию технологий и сортосмены, но способное поднять урожайность в хозяйствах.

A new of high quality policy which is directed on optimization of accordance of genetic features of sorts to the terms of their growing is presently needed. Use of positive effect of this cooperation in production terms by the lead through of high quality composition to the concrete agrarian its terms, does not cause auxiliary charges on intensification of technologies and changing of sorts, but it is able to promote the productivity in agricultural enterprise.

БОРХЕРТ Е.В.¹, КУДРЯВЦЕВ А.М.¹, ОКУНЕВА И.Б.², КОНОВАЛОВ Ф.А.¹, РЕБРИКОВ Д.В.¹

¹ Учреждение Российской Академии Наук Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Россия, 119991, Москва, ул. Губкина, д.3, ГСП 1, e-mail: sasha1@inbox.ru

² Учреждение Российской академии наук Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Россия, 127276, Москва, Ботаническая ул., д.4.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОРТОВ СИРЕНИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*SYRINGA VULGARIS* L.) ПО САЙТАМ ИНТЕГРАЦИИ РЕТРОТРАНСПОЗОНОВ ГРУППЫ *TU1* *SORJA LIKE*

Сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.) является широко распространенной декоративной культурой, в мире насчитывается порядка 1700 сортов сирени обыкновенной. Несмотря на это сирень является генетически малоизученным растением.

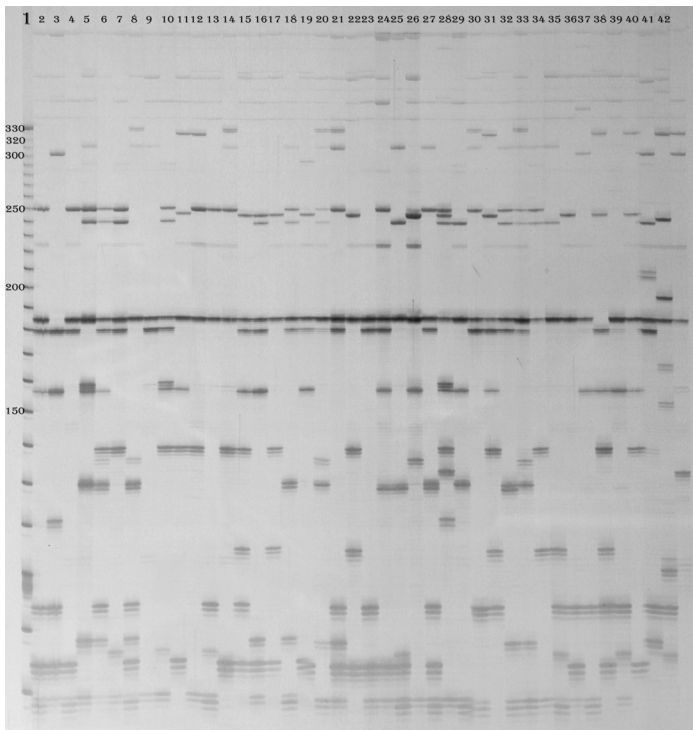


Рис.1. Профайлинг сортов сирени обыкновенной по методике транспозон-дисплея: 1 — маркер длин, 2–42 — различные сорта сирени

Ранее нами было установлено наличие транспозонов группы TУ-1 *coria like* у сирени обыкновенной (1). По результатам работы с 7 возможными комбинациями праймеров были получены фрагменты, которые соответствовали теоретически ожидаемым длинам. С использованием методики *genome walking* были получены последовательности фрагментов ретротранспозонов, а затем и полные последовательности ретроэлементов.

На фоне практически полного отсутствия генетических маркеров сирени обыкновенной, весьма сложно изучать биоразнообразие этого растения и имеющиеся родственные связи. С целью создания эффективной системы различения сортов сирени обыкновенной, на основе полученных нами последовательностей ретротранспозонов был реализован метод транспозон-дисплея (2).

Материалы и методы

В исследование взяли 138 сортов сирени обыкновенной из коллекции Главного Ботанического Сада Академии Наук. Сбор проводили в фазу цветения. ДНК экстрагировали по методике СТАВ-саркозил-бисульфат.

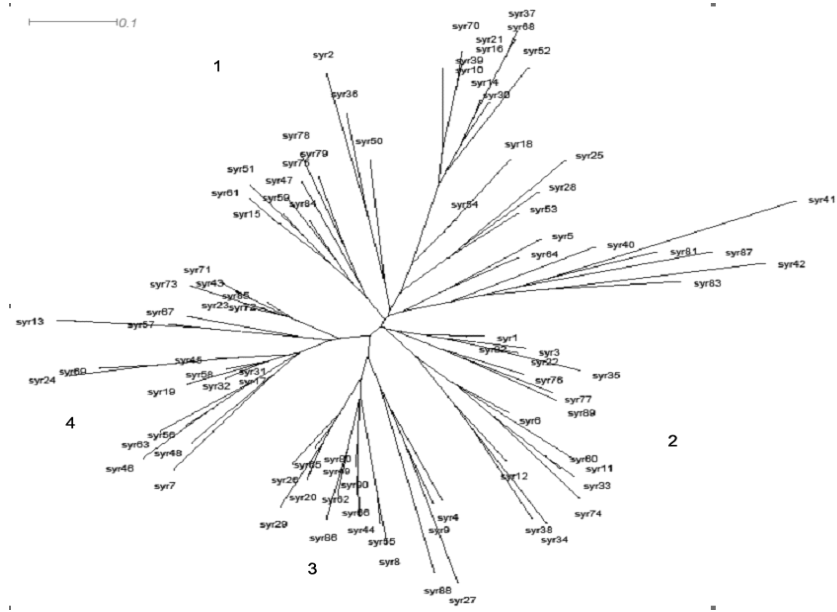


Рис. 2. Результаты кластеризации по методу транспозон-дисплея на 87 сортах сирени обыкновенной: syr 1–87 — различные сорта сирени обыкновенной

Транспозон-дисплей проводили, как было описано ранее (2). Анализ результатов транспозон-дисплея включал в себя составление таблицы, в которую были занесены имеющиеся у каждого сорта уникальные фрагменты, представленные полосами на электрофореграмме. Оценка проводилась по 32 специфичным фрагментам. На основе данных таблицы была построена дендрограмма. Для построения дендрограммы сортов использовали программу *spliatstree* 4.10.

Результаты и обсуждение

В ходе работы были впервые получены последовательности 2-х различных ретротранспозонов сирени (рис. 1). На основе полученных последовательностей были разработаны транспозон-специфичные праймеры и реализован метод транспозон-дисплея для оценки сортоспецифичных мест интеграции на 87 сортах сирени обыкновенной.

Полученные результаты показали существующие различия в сайтах интеграции ретротранспозона группы TY-1 *coria* like у данных сортов сирени. Было выделено 32 полиморфных фрагмента. По результатам анализа 32 фрагментов была составлена матрица, данные которой позволили провести кластеризацию по методу транспозон-дисплея (рис. 2)

Выводы

Получены последовательности 2-х ретротранспозонов сирени обыкновенной (включая концевые LTR). Последовательности ретротранспозонов

использованы для проведения транспозон-дисплея, обнаружены 32 предполагаемых полиморфных сайта интеграции ретротранспозонов в геном сирени обыкновенной.

Литература

1. Борхерт Е.В., Кудрявцев А.М., Окунева И.Б., Ребриков Д.В. Ретротранспозоны TY-1 *coria like* у сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.) // Алушта, 2009, том 7, с. 5–6.
2. Kononov F.A., Goncharov N.P., Goryunova S., Shaturova A., Proshlyakova T. and Kudryavtsev A. Molecular markers based on LTR retrotransposons BARE-1 and Jeli uncover different strata of evolutionary relationships in diploid wheats // *Molecular Genetics and Genomics*. 2010 in press.
3. Лунова З.С., Михайлов Е.А., Судакова Е.А. Сирень // Москва: Агропромиздат, 1989.— 256 с.
4. Мельникова Н.В., Борхерт Е.В., Мартынов С.П., Окунева И.Б., Молканова О.И., Уелниек В.П., Кудрявцев А.М. Использование молекулярно-генетических маркеров для верификации коллекций *in vitro* сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.) // Москва: Генетика, 2009, том 45, №1, с. 97–103.
5. Shagin D.A., Lukyanov K.A., Vagner L.L., Matz M.V. Regulation of average length of complex PCR product // *Nucleic Acids Research*, 1999, vol.27, №18.
6. Matz M., Shagin D., Bogdanova E., Britanova O., Lukyanov S., Diatchenko L., Chenchik A. Amplification of DNA ends based on template-switching effect and step-out PCR // *Nucleic Acids Research*, 1999, vol.27, №6, p. 1558–1560.
7. Schulman A. H., P. K. Gupta and R.K. Varshney. Organization of retrotransposons and microsatellites in cereal genomes. *Cereal Genomics*, 83–118. 2004 Kluwer Academic Publishers.

Резюме

Методика транспозон-дисплея была выполнена на сирени обыкновенной. На основе полученных данных показано наличие полиморфных фрагментов предположительно, полиморфных сайтов интеграции ретротранспозонов в геноме сирени для ряда сортов.

Була випробувана методика транспозон-дисплею на бузку звичайному. На основі отриманих даних показана різниця між рядом сортів. Побудована дендрограма дозволила розділити сорти бузку, які брали участь в експерименті на 4 групи.

The transposon display technique has been tested for lilacs ordinary. On the basis of the received data distinction between a number of grades is shown.

ВОЛКОВА Н.Е., ФИЛИПОНЕНКО Н.С., ГРИГОРЬЕВ Д.С., ВОРОБЬЁВА Л.И.

*Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина,
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы 4, e-mail: volkova_natalya@bk.ru*

ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ *DROSOPHILA MELANOGASTER* УКРАИНЫ ПО НЕКОТОРЫМ ПОВЕДЕНЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Существенное влияние на структуру популяции оказывают факторы внешней среды; их сочетанное действие и, особенно, резкие изменения (например, природные и техногенные катастрофы) могут приводить к неожиданным биологическим эффектам [1]. Следствием техногенного пресса,

является загрязнение атмосферы, поверхностных и грунтовых вод, почвы и прочих компонентов экосистем. В свою очередь это приводит к нарушениям равновесия в окружающей среде и вызывает разного рода изменения в генофондах популяций, населяющих те или иные территории [2]. То, каковы последствия (особенно отдаленные) такого влияния для генофонда популяций разных видов по-прежнему представляет интерес для науки. Основу исследований динамики генетической структуры, а также динамики других генетических процессов, которые происходят в природе, составляет мониторинг популяций по различным морфологическим, биохимическим и адаптивно значимым количественным признакам, в частности по поведенческим признакам, а также анализ аллельной структуры генов, от которых зависит проявление этих признаков. *Drosophila melanogaster*, как известно, представляет собой удобный модельный объект, биология которого, и, в частности, генетика, детально изучена. На этом объекте разработаны тест-системы для оценки мутагенности и генотоксических эффектов химических соединений различной природы [2, 3]. Кроме того, *D. melanogaster* является одним из естественных синантропных космополитических видов, что позволяет, в известной степени, объективно сравнивать популяции, населяющие те или иные территории. Таким образом, исходя из выше сказанного, была поставлена цель данной работы: в рамках долгосрочных мониторинговых исследований провести оценку ряда популяций *D. melanogaster*, обитающих на различных территориях Украины, по адаптивно значимым признакам поведения.

Материалы и методы

Материал для исследования — потомки F_1 особей из популяций (далее по тексту — “линии”) Магарач (г. Ялта), г. Одесса, г. Умань, г. Киев, г. Пирятин, г. Варва, г. Лубны, г. Чернобль (Яблочный сад) и водоем-охладитель ЧАЭС (Озеро) — сбор 2008 г. — получен от к.б.н., доц. Козерецкой И.А. (Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Украина). Линии содержали в культуральных сосудах (высота — 10 см, диаметр — 2,0 см, объем питательной среды в каждом сосуде — 5 мл) на стандартной дрожжевой среде в термостате ($t=23\pm 1$ °C). В эксперимент брали только виргинных половозрелых особей (возраст — 3 суток). До достижения необходимого возраста самок и самцов содержали отдельно. Половую активность самцов (ПА) определяли по количеству последних, вступивших в спаривание в течение 1 часа [4, 5]. Для этого особей помещали в тестерную камеру в соотношении $2n\text{♀} : n\text{♂}$, где n — количество особей (5 ± 2), и фиксировали процент особей мужского пола, совершивших спаривание в течение 1 часа. Анализ половой рецептивности самок (ПР) проводили аналогично, но особей брали в соотношении $n\text{♀} : 2n\text{♂}$ и фиксировали долю самок, осуществивших спаривание в течение 1 часа. Варианты, в которых ни одна из пар не вступила в копуляцию, учитывали как “0”. Общее время наблюдения — 60 мин. Длительность копуляции (ДК) измеряли от момента начала акта копуляции до момента его завершения. Использовали такие показатели: длительность копуляции — ДК — (для каждой пары отдельно); длительность

копуляции (1) — ДК1 — (для первой пары в группе); длительность копуляции (ср.) — ДК ср. — (среднее значение показателя по группе). Задержку копуляции определяли как время от момента помещения особей в тестерную камеру до вступления пары в копуляцию [6, 7]. Учитывали все пары. Аналогично, вычисляли такие показатели: задержка копуляции — ЗК — (для каждой пары отдельно); задержка копуляции (1) — ЗК1 — (для первой пары в группе); задержка копуляции (ср.) — ЗК ср. — (среднее значение показателя по группе). В вариантах, когда ни одна пара не вступила в копуляцию, длительность копуляции принимали за “0”, а задержку — за “60 мин”. Временные характеристики спаривания анализировали с учетом условий конкуренции (в зависимости от того избыток особей какого пола был в группе). Эксперименты повторяли трижды. Спонтанную двигательную активность имаго дрозофилы оценивали индивидуально по методике открытого поля [8]. Особь помещали в чашку Петри, дно которой расчерчено на квадраты со стороной 5 мм. Наблюдение вели в течение двух минут, определяя суммарную длину пробега каждой особи. Для каждой линии было проанализировано 54 особи каждого пола. Использовали методы статистического анализа: дисперсионный анализ количественных признаков (силу влияния — h_x^2 — оценивали методом Плохинского); для оценки связей между признаками использовали коэффициент корреляции Пирсона (r) и коэффициент корреляции рангов К. Спирмена (r_s) [9, 10]. При выполнении расчетов использовали программное обеспечение STATISTICA 6.0.

Результаты и обсуждение

Анализ полового поведения (табл. 1) показал, что наиболее активными являются самцы линии Магарац, а наименее активными — самцы линии Озеро и Одесса. При этом в условиях конкуренции за самку для самцов линии Магарац характерна наименьшая задержка спаривания (как для первого, так и среднее по группе) и довольно продолжительная копуляция. В то же время менее активные самцы линий Озеро и Одесса характеризуются продолжительными задержками копуляции и короткими самими актами копуляции.

Среди изученных линий наибольшей половой рецептивностью обладают самки линии Магарац. Наименее же восприимчивы к ухаживанию самцов самки линии Киев. Для остальных линий отмечены промежуточные значения данного показателя.

В ходе исследования установлено, что генотип линии, сформированный в определённых условиях, оказывает существенное влияние на половую активность самцов ($F=12,08$; $p<0,001$, h_x^2 — $13,76\pm 1,21\%$) и половую рецептивность самок ($F=3,86$; $p<0,001$, h_x^2 — $10,94\pm 2,01\%$).

Отметим, что с изменением условий конкуренции несколько изменяются временные характеристики спаривания практически для всех исследованных линий. Наиболее стабильной в этом отношении оказалась линия Яблочный сад. В то же время наиболее существенно эти характеристики изменяются в линии Киев.

Показатели полового поведения (m±ms) в зависимости от условий конкуренции

Генотип	ПА самок (%)	В условиях избытка самок			
		ЗК1	ЗКер.	ДК1	ДКер.
Магарац	100±0,00	4,45±1,01	12,07±2,07	17,40±0,88	20,20±1,36
Одесса	30,00±7,16	23,20±5,39	48,99±2,85	18,90±2,33	6,55±1,66
Умань	89,76±6,07	4,17±0,84	17,85±4,17	21,89±2,16	20,43±1,77
Клев	64,29±6,49	10,88±2,69	34,75±3,41	24,85±1,04	16,81±2,09
Пирятин	86,84±4,90	4,81±1,15	21,38±3,23	21,14±1,44	17,15±1,26
Варва	76,84±6,50	7,05±1,82	26,99±3,40	20,41±0,85	15,57±1,48
Лубны	82,38±9,53	7,25±3,66	20,16±5,42	20,50±0,67	18,15±2,37
Яблочный сад	43,33±15,46	15,00±8,59	43,77±6,36	20,80±0,66	9,15±3,27
Озеро	29,17±12,11	24,30±9,57	44,40±4,98	17,80±4,86	6,17±2,34
	ПР самок (%)	В условиях избытка самок			
Магарац	81,20±6,66	2,69±0,42	18,46±3,56	17,62±0,75	15,96±1,47
Одесса	39,00±9,55	26,80±7,65	41,82±5,64	14,15±3,16	8,83±2,17
Умань	72,38±9,55	5,75±1,99	24,86±5,34	17,35±1,85	14,48±1,94
Клев	28,57±9,73	18,69±9,06	45,34±4,99	18,81±4,1	6,84±2,14
Пирятин	63,49±8,94	9,22±3,49	31,33±4,77	18,50±0,74	11,36±1,42
Варва	42,69±9,62	15,05±6,50	39,79±5,22	18,65±2,43	9,02±1,94
Лубны	67,76±10,26	11,60±5,79	29,94±5,42	18,95±2,27	14,46±2,13
Яблочный сад	37,62±9,23	13,40±2,16	43,86±4,78	25,20±2,65	9,16±2,01
Озеро	66,07±11,11	12,06±3,68	29,71±7,31	25,87±3,06	18,11±2,11

Показано, что между показателями ЗК и ДК существует сильная линейная обратная зависимость ($r=-0,81$; $p<0,001$). То есть особям быстрее вступившим в спаривание свойственен более продолжительный акт копуляции. Аналогичная зависимость ранее [11] была показана для линий длительно содержащихся в культуре. В целом, эти результаты позволяют говорить о систематичности данной зависимости для исследуемого вида.

Анализ ЛА имаго исследуемых линий (табл. 2) показал, что наименьшие значения показателя характерны для линий Одесса (самки), Киев и Пирятин. Линии Магараж, Умань и Озеро характеризуются сходными значениями данного признака, как у самок, так и у самцов, но у самцов линий Магараж и Озеро они выше, а у самцов линии Умань — ниже, чем у самок соответствующих линий. Сходные данные получены и для самок линий Варва и Лубны. Для самцов этих линий характерны более низкие значения, причём, для самцов линии Варва они ниже, чем для самцов линии Лубны. Самыми высокими значениями признака ЛА характеризуется линия Яблочный сад. В целом, можно сказать, что для самцов почти всех изученных линий (кроме линий Варва и Лубны) средние значения по признаку ЛА выше, чем у самок этих же линий. Анализ ЛА так же показал, что в линиях Пирятин, Киев и Одесса наблюдается наибольшая частота особей с нулевой ЛА, а среди самок линий Яблочный сад и Озеро таких особей не наблюдалось совсем. Среди самцов наименьший процент особей с нулевой ЛА отмечен для линий Варва, Лубны и Яблочный сад. Анализ дисперсий данного признака показал, что во всех исследуемых линиях самки характеризуется большей однород-

Таблица 2

Локомоторная активность имаго и характеристики ее вариабельности

Генотип	m±ms		Дисперсия		Кол-во особей с ЛА=0 (%)	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Магараж	158,06±15,59	200,41±19,18	13132,69	19863,65	7,4	9,3
Одесса	86,85±10,48	131,67±10,81	5935,71	6315,208	11,1	5,6
Умань	154,20±13,26	121,17±16,03	9488,58	14408,07	5,6	13
Киев	62,64±6,91	95,12±10,26	2577,48	5688,61	14,1	14,1
Пирятин	83,30±12,52	112±15,69	8458,79	13290,83	18,5	22,2
Варва	172,70±10,93	141,98±16,30	6455,08	14339,64	3,7	3,7
Лубны	176,04±9,79	165,06±14,86	5179,36	11921,11	3,7	7,4
Яблочный сад	191,30±11,65	237,02±11,25	7326,67	6832,36	0	1,9
Озеро	148,15±10,99	220,43±16,32	6521,71	14387,15	0	3,7

ностью, тогда как для самцов характерна более высокая вариабельность внутри группы.

Дисперсионный анализ подтвердил зависимость локомоторной активности имаго дрозофилы от генотипа ($F=22,84$; $p<0,001$), пола особей ($F=11,52$; $p<0,001$) и сочетанного действия обоих этих факторов ($F=3,91$; $p<0,001$). При этом сила влияния генотипа составляет $8,0\pm 0,1\%$, пола — $0,5\pm 0,03\%$ и комбинации факторов — $1,4\pm 0,02\%$. Следует отметить, и дисперсионный анализ это подтверждает, что данный показатель в значительной мере зависит от средовых факторов ($ss_e=9122491$).

Для данных линий не выявлено достоверной линейной зависимости между ПА самцов, ПР самок и ЛА особей ($r_s=0,12-026$; $p>0,05$), что однако не исключает существования между этими признаками иных форм связи, ведь ЛА является неотъемлемой составляющей любых поведенческих актов.

Выводы

Популяции *Drosophila melanogaster*, обитающие на территории Украины охарактеризованы по адаптивно значимым поведенческим признакам (признаки полового поведения, локомоторная активность). Вычленен вклад генотипа в проявление межпопуляционных различий по этим признакам. Установлено, что на временные характеристики спаривания влияют условия конкуренции за полового партнёра. Не обнаружено линейной связи ПА самцов, ПР самок и ЛА особей в исследованных популяциях.

Литература

1. Голуб Н.Я., Черник Я.І. Мутації, індуковані рентгенівським опроміненням та деякими хімічними реагентами, що змінюють тривалість життя *Drosophila melanogaster* // Цитология и генетика.— 2008.— Т.42, №1.— С. 37–44.

2. Боднар І.В., Беляева В.В., Горбулінська С.М., Боднар Л.С. Використання тест-систем на *Drosophila melanogaster* для вивчення мутагенної активності рідких токсичних відходів ВАТ “Оріана” м. Калуша // Дрозофіла в експериментальній генетиці та біології: зб. наук. пр.— Х.: ХНУ, 2008.— С. 8–9.

3. Проценко О.В. Генетичні процеси в природних популяціях *Drosophila melanogaster* України.— Автореф. дис. ... к.б.н., 03.00.15.— Київ.— 2009.— 21 с.

4. Полз І.Р. Анализ генетической детерминации половой активности самцов *Drosophila melanogaster*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15.— ЛГУ.— Л., 1979.— 20 с.

5. Субочева Е.А., Романова Н.И., Карнова Н.Н. и др. Репродуктивное поведение самцов в линиях *Drosophila melanogaster*, отличающихся по аллелям гена *flamenco* // Генетика.— 2003.— Т.39, №5.— С. 675–681.

6. Moehring A.J., Mackay T.F.C. The Quantitative Genetic Basis of Male Mating Behavior in *Drosophila melanogaster* // Genetics.— 2004.— Vol.167.— P. 1249–1263.

7. Basso da Silva L., Valente V.L.S. A Temporal Analysis of Sexual Activity in a Natural Population of *Drosophila willistoni* // Hereditas.— 2000.— Vol.133.— P. 211–216.

8. Burnet B., Conolly K. The development of locomotor activity in *Dr. melanogaster* // Heredity.— 1984.— V.52, №1.— P. 63–75.

9. Плохинский Н.А. Математические методы в биологии: Учеб.-метод. пособие для студентов биол. фак. ун-тов.— М.: Изд-во МГУ, 1978.— 265 с.

10. Лакин Г.Ф. Биометрия.— Москва: “Высшая школа”, 1990.— 351 с.

11. Волкова Н.С. Генетичний аналіз компонентів статевої поведінки *Drosophila melanogaster*.— Автореф. дис. ... к.б.н., 03.00.15.— Київ.— 2009.— 21 с.

Резюме

Ряд популяцій *Drosophila melanogaster*, обитающих на территории Украины охарактеризованы по адаптивно значимым поведенческим признакам. Определена генетическая составляющая межпопуляционных различий по этим признакам. Для временных характеристик спаривания проанализировано влияние условий конкуренции за полового партнёра.

Низку природних популяцій *Drosophila melanogaster* України охарактеризовано за адаптивно значущими ознаками поведінки. Визначено генетичну складову міжпопуляційних розбіжностей за цими ознаками. Для часових характеристик парування проаналізовано вплив умов конкуренції за статевого партнера.

The number of *Drosophila melanogaster* populations, inhabiting the territory of Ukraine are characterized by significant adaptive behavioral traits. The genetic component of interpopulation differences in these traits determined. For the temporal characteristics of mating the effect of competition for sexual partner analyzed.

ГОНЧАРОВА Ю.К., ЛИТВИНОВА Е.В.

Всероссийский научно-исследовательский институт риса

Россия, 350921, Краснодар, Белозерный, e-mail: sergongtchar@mail.ru

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ БАЗИС ГЕТЕРОЗИСА У ГИБРИДОВ РИСА

Физиологический базис гетерозиса до сих пор дискутируется, но многие морфологические и физиологические признаки ответственные за его проявление известны. Гетерозис проявляется уже на ранних фазах развития в виде повышенной скорости мобилизации и превращения запасных веществ, как правило, метаболические процессы протекают у гетерозисных гибридов с более высокой интенсивностью. Так проявление гетерозиса у кукурузы отмечено уже на самых ранних этапах развития, более высокая экспрессия генов у гибридов кукурузы по сравнению с родительскими формами отмечена сразу после оплодотворения, на шестой день гибридный эмбрион уже превосходит по размерам не гибридные [1]. Сверхэкспрессия была характерна для 15,3% генов из 13 999 исследуемых, 8,7% генов в данном исследовании показывали уровень экспрессии более чем в два раза превышающий таковой у родительских форм [2]. Около 4% генов (экспрессирующихся в корнях, листьях и метелках) имели различный уровень экспрессии у гибридов риса по сравнению с родительскими формами. Анализ функций генов с повышенной экспрессией показал, что в основном это гены вовлеченные в регуляцию транскрипции, инициацию репликации, синтез белка и РНК, деление клеток [3]. Изучение размеров клеток гибридов

и родительских форм показало отсутствие достоверных различий, следовательно, больший размер гибридных эмбрионов связан с более высокой скоростью деления клеток [4]. У *Vicia faba* L из изученных 5500 локусов около 9% генов показывали изменение экспрессии у гетерозисных гибридов, среди них гены вовлеченные в C:N метаболизм, гормональную регуляцию, митохондриальную активность, устойчивость к стрессам, скорость деления клеток [5]. Отмечено, быстрое развитие корневой системы гибридов обеспечивающее преимущество перед сортами по интенсивности поглощения минеральных веществ, скорости формирования фотосинтетического аппарата. Гетерозисные гибриды кукурузы как правило имеют большее число, длину, разветвленность зародышевых корешков [6] Изучению наследования признаков определяющих гетерозис у риса посвящена наша работа.

Материал и методы

Нами проводились исследования скорости роста стебля и корня у пятидневных проростков риса выращенных в термостате при t 29 °С. Объектами исследования служили 6 сортов риса, (Хазар, Нарцисс, Фонтан, ВНИИР 7718, ВНИИР 7887, Лиман) и 30 гибридных комбинаций полученных при гибридизации данных сортов по полной диаллельной схеме. Продолжительность фотосинтетической активности листовой поверхности определяли в фазу цветения. Содержание пигментов (хлорофилла a, b и каротиноидов) изучали в фазах начало кущения, выметывание, цветение. Определяли после экстракции растворителями с помощью спектрофотометра (Genesys 8). Определение пигментов в листьях растений в этаноловой вытяжке проводили по формуле Лихтенталера на высечках пробочным сверлом диаметром 0,5 см из средней части верхних 2-х листьев (20 растений образца). Высечки помещали в стеклянные бюксы с притертыми крышками, заполненные 25 мл этанола. Бюксы инкубировали в термостате при +45 °С в течение 24 часов. Определяли оптическую плотность растворов на спектрофотометре при длинах волн: хлорофилл a — 665 нм; хлорофилл b — 649 нм; каротиноиды — 470 нм (в 3-х кратной повторности).

Общее содержание хлорофилла измеряли при помощи прибора Chlorophyll meter (SPAD-502 или N-тестер). Прибор обеспечивает точные измерения содержания хлорофилла без повреждения листа.

Результаты и обсуждение

Изучение генетики признаков скорость роста зародышевого корня и стебля показало полигенный характер наследования данных признаков, корреляция между средним значением родителей и суммой Vr (дисперсия) + Wr (коварианса) низкая, что говорит о ненаправленном доминировании, следовательно, в популяции есть как доминантные, так и рецессивные гены, увеличивающие признаки. Оценка среднего направления доминирования показала, что доминирование в популяции направлено в сторону увеличения признаков. По признаку скорость роста зародышевого корня показано неполное доминирование большего значения признака. Расположение линии регрессии на графике Хеймана (рис. 1) говорит о сверхдоминировании

большого значения по признаку скорость роста зародышевого стебля. Влияние межлокусного взаимодействия (комплементарный эпистаз) характерно для наследования обоих признаков, однако влияние это значительно слабее по признаку скорость роста зародышевого стебля. Генетическая дисперсия по данному признаку в популяции в основном обусловлена аддитивным действием генов. Высокие корреляции между признаками число зерен на метелке и скорость роста зародышевого корешка (0,98), а также между признаками число зерен на метелке и скорость роста зародышевого стебля (0,99), позволяют рекомендовать отбор гибридных комбинаций с высокой скоростью роста на ранних стадиях развития как метод селекции на урожайность. Высокая наследуемость (87–90%) признаков определяющих темпы роста проростка на начальных этапах развития, позволяет рекомендовать производить отбор по данным признакам при создании исходного материала.

Гетерозисные гибриды имеют повышенные показатели фотосинтеза во время налива зерна, в связи с этим важнейшее значение для селекции высокопродуктивных сортов и гибридов растений имеет изучение продолжительности фотосинтеза листовой поверхности. Изучение наследования признака продолжительности работы листовой поверхности показало: контроль изучаемого признака осуществляется полигенами. Доминирование в популяции при наследовании признака направленно в сторону увеличения показателя, корреляция между средним значением родителей и суммой (дисперсия) $Vr + Wr$ (коварианса) низкая $r(Wr + Vr) = 0,16$, что говорит о ненаправленном доминировании, следовательно, в популяции есть как доминантные, так и рецессивные гены, увеличивающие данный признак. Оценка среднего направления доминирования показала, что доминирование в популяции направлено в сторону увеличения признака. Расположение линии регрессии на графике Хеймана (рис. 2) говорит о неполном доминировании большего значения признака и значительном влиянии межлокусного взаимодействия (комплементарный эпистаз). Сорта Хазар, ВНИИР 7718 и Лиман несут больше доминантных генов по изучаемому признаку. Величина признака в сортах

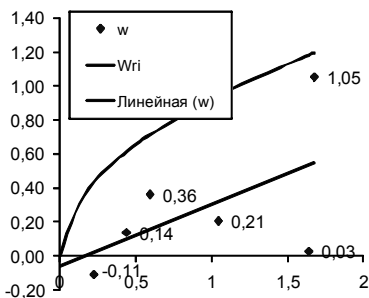


Рис. 1. Генетика признака скорость роста coleoptily

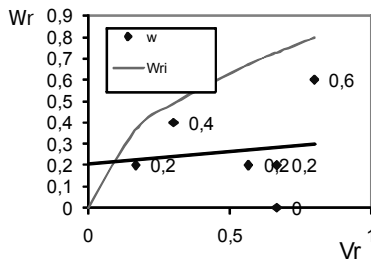


Рис. 2. Продолжительность фотосинтетической деятельности листьев

ВНИИР 7887, Фонтан, Нарцисс в основном определяется рецессивными генами. Общая комбинационная способность максимальна по данному признаку у сортов, Фонтан, ВНИИР 7887. Специфическая комбинационная способность максимальна по данному признаку в комбинациях ВНИИР 7718/Нарцисс, Нарцисс/Фонтан, Фонтан/Нарцисс. Сорта Фонтан, ВНИИР 7887, Нарцисс несут в основном рецессивные гены, увеличивающие значение данного признака и могут быть использованы в селекционных программах, направленных на улучшение признаков, характеризующих фотосинтетический потенциал.

Оценку образцов по продуктивности и отзывчивости на уровень минерального питания проводили на среднем и высоком фонах удобрений, так как на низком фоне, сортовые различия минимальны, поскольку недостаток азота является лимитирующим урожаем фактором. На повышенном и высоком фонах питания сорта четко различались по коэффициенту хозяйственной эффективности фотосинтеза (интегральному показателю донорно-акцепторных отношений у растений имеющему высокую корреляцию с их продуктивностью и отзывчивостью на азот). Для гибридов характерна большая отзывчивость на уровень минерального питания, поскольку все изученные нами гибридные комбинации показали повышение величины гетерозиса на высоком фоне минерального питания. Так на среднем фоне минерального питания гетерозис в гибридных комбинациях по количеству колосков на метелке составил: Серпантин/Белозерный — 43; Курчанка/Лиман — 32,3; ВНИИР 100999/ВНИИР 10132 — 21,7; Первоцвет/Регул — 21,8; Лидер/Белозерный — 17,7; Хазар/Краснодарский 424 — 14,8; Кубань/Нарцисс — 13,6%. На высоком фоне значения гетерозиса выше: Серпантин/Белозерный — 72,4; Курчанка/Лиман — 75,2; Первоцвет/Регул — 53,2; Лидер/Белозерный — 23,2; Хазар/Краснодарский 424 — 45,6; Кубань/Нарцисс — 64,3%. Максимальные преимущества гибридов над сортами по отзывчивости на уровень минерального питания отмечены на стадии созревания. Большинство гетерозисных гибридов показывают гетерозис над родительскими формами по продолжительности и величине потребления азота после цветения [8].

Изучение генетики признаков: содержание хлорофилла а, b, каротиноидов, также показало полигенный характер их наследования. В популяции есть как доминантные, так и рецессивные гены, увеличивающие признак. Доминирование в популяции направлено в сторону увеличения признаков. Отмечены внутрилукусные взаимодействия (неполное доминирование большего значения признака) и значительное влияние межлукусного взаимодействия (комплементарный эпистаз). Высокие корреляционные связи отмечены между признаками: содержание хлорофилла а и хлорофилла в (0,91); хлорофилла в и каротиноидов (0,81), содержание хлорофилла а и каротиноидов (0,95).

Высокая продуктивность или гетерозис проявляется у гибридов в результате интеграции в одном генотипе большого числа благоприятных генов

повышающих жизнеспособность, а также погашением действия леталей и полулеталей за счет их перехода в гетерозиготное состояние у гибридов первого поколения. Гетерозис не представляет собой особого, в генетическом отношении события, но является лишь высшей ступенью жизнеспособности [9]. Наиболее высокая жизнеспособность свойственна гибридам с мощным адаптивным гетерозисом, у которых благодаря достаточно полной реализации генотипа, уменьшается вариация индивидуумов по количественным признакам, и повышаются средние показатели в целом по каждому гибриду. Из всего выше перечисленного можно сделать заключение, что основным направлением работы в селекции и генетике должно стать создание методов позволяющих минимизировать количество летальных генов, а также объединить большое число положительных генов в одном генотипе. Доминирование большинства признаков повышающих адаптивность позволяет получать комплекс благоприятных генов уже в первом поколении.

Литература

1. *Stephanie Meyer and Stefan Scholten* Equivalent Parental Contribution to Early Plant Zygotic Development // *Current Biology*.— 2007.— Vol.17.— P. 1686–1691.
2. *Meyer S., Pospisil H., Scholten S., Aasland R., Gibson T.J., Stewart A.F.* Heterosis associated gene expression in maize embryos 6 days after fertilization exhibits additive, dominant and overdominant pattern // *Trends Biochem Sci*.— 2007.— Vol.20.— P. 56–59.
3. *Bao J., Lee S., Chen C., Zhang X., Zhang Y., Liu S., Clark T., Wang J., Cao M., Yang H., Wang S.M., Yu J.* Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its parental cultivars. *Plant Physiol*.— 2005.— Vol.138.— P. 1216–1231.
4. *Hoecker N., Keller B., Piepho H.P., Hochholdinger F.* Manifestation of heterosis during early maize (*Zea mays* L.) root development // *Theor Appl Genet*.— 2005.— Vol.12.— P. 421–429.
5. *Scholten S., Lorz H., Kranz E.* Paternal mRNA and protein synthesis coincides with male chromatin decondensation in maize zygotes // *Plant J*.— 2002.— Vol.32.— P. 221–231.
6. *Peng S.* Single-leaf and canopy photosynthesis of rice // *Redesigning rice photosynthesis to increase yield*.— Philippines.— 2000.— P. 213–228.
7. *Струнников В.А., Струнникова Л.В.* Природа гетерозиса, методы его повышения и закрепления в последующих поколениях без гибридизации // *Известия АН. Серия биологическая*.— 2000.— №6.— С. 679–687.

Резюме

В статье приведены данные по генетике признаков определяющих физиологический базис гетерозиса: скорость роста на ранних этапах развития, продолжительность фотосинтетической деятельности листьев, содержание хлорофилла а, b, каротиноидов, отзывчивость на уровень минерального питания. Доминирование большинства признаков повышающих адаптивность позволяет получать комплекс благоприятных генов уже в первом поколении.

In the article carrying out data on genetics of trait providing physiological basis heterosis in rice hybrid: speed of growth on early development stage, duration photosynthesis of leaf, contents of chlorophyll a,b and carotenoides, effectiveness of mineral nutrition. Dominance of majority traits that increased adaptability permit us receive complex of favourable gene in first generation.

ГОРЕНСКАЯ О.В., ¹ПОВАР М.В., ²ГАВРИЛОВ А.Б.

¹Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина,
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы, 4, e-mail: olgavg@bk.ru

²Метрологический центр военных эталонов ВС Украины, Харьков

АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЯ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ПРЕДИМАГИНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У ДРОЗОФИЛЫ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ МАЛЫХ ДОЗ СВЕРХВЫСОКОЧАСТОТНОГО ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ

В то время как живые организмы были окружены электромагнитными полями (ЭМ) естественных источников миллионы лет и в процессе эволюции успели к ним адаптироваться, искусственно созданные электромагнитные поля антропогенного происхождения являются новым фактором окружающей среды и множество различных аспектов действия их на биологические объекты остается не изученными [3, 8]. Дрозофила, как классический генетический объект, является наиболее удобной моделью для изучения многих аспектов действия данного физического фактора. В частности, в опытах на дрозофиле, показано изменение характера проявлений адаптивно важных признаков после воздействия электромагнитных полей, но полученные разными авторами результаты значительно различаются [9, 10]. Более того, не изученными остаются механизмы действия малых доз сверхвысокочастотного (СВЧ) излучения на клетку и геном, и зависимость полученных эффектов от генотипа особей. Одной из компонент адаптивной ценности у дрозофилы является скорость предимагинального онтогенеза. Этот признак непосредственно связан с активностью генов, что подтверждается показанной ранее тесной отрицательной корреляцией с показателем степени политемии гигантских хромосом [7]. Кроме того, длительность личиночного развития насекомых зависит от баланса в гемолимфе основных гормонов онтогенеза, которые являются и важнейшими звеньями эволюционно консервативной стресс-реакции [5]. Целью данной работы было изучение влияния малых доз СВЧ облучения на динамику предимагинального онтогенеза и зависимость эффекта от стадии развития зародыша и генотипа. Исследование этих вопросов является актуальным и в свете современных проблем экологической генетики.

Материалы и методы

В работе использовалась неселектированная линия дикого типа *Canton-S* (*C-S*) и линии с замещенным генотипом *white_{C-S}*, *white^{apricot}_{C-S}*, *white^{satsuma}_{C-S}* (мутации *white*, *white^{apricot}*, *white^{satsuma}* соответственно перенесены на генетический фон линии дикого типа *Canton-S* путем возвратных насыщающих скрещиваний [1]) *Drosophila melanogaster*. Данные плейотропные мутации фенотипически проявляются в изменении цвета глаз у имаго. Мух выращивали на стандартной сахарно-дрожжевой среде при температуре 24±0,5 °С. В качестве объекта воздействия использовали 2-х часовые синхронизиро-

ванные кладки яиц от четырехдневных имаго. Для получения синхронизированных кладок виргинных самок содержали в течение трех дней на стандартной среде, а затем скрещивали в течение суток с трехдневными самцами и помещали в пробирки на два часа. Воздействию подвергались кладки на разных стадиях морфогенеза, через 120, 240, 360 и 480 минут после начала откладки яиц (различные варианты опытов — 1, 2, 3 и 4 соответственно) [11].

Длительность предимагинального развития (в часах) учитывали от момента начала яйцекладки до выхода имаго. В качестве контроля использовали синхронизированные кладки, полученные от мух линий $C-S$, $white_{C-S}$, $white^{apricot}_{C-S}$, $white^{satsuma}_{C-S}$, которые развивались на стандартной среде, без внешнего воздействия.

Для получения электромагнитного излучения (ЭМИ) с заданными характеристиками (частота — 37,7 ГГц, плотность потока энергии в точке размещения объекта — 10 мкВт/см²) использовали генератор высокочастотных сигналов Г4-56 и измерительные антенны типа П6-10А и П6-11А. Плотность потока энергии в точке размещения объекта контролировалась ваттметром МЗ-22А [2, 6]. Время воздействия ЭМИ на объект в экспериментах составляло 60 секунд.

Статистическая обработка результатов. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента [4]. Статистическая обработка данных и математический анализ осуществлен с использованием программ Excel 2003, Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Изменения в длительности предимагинального развития у дрозофилы, вызванные действием малых доз СВЧ излучения, показаны в таблице.

Известно, что насекомые имеют поверхностный тип дробления яйца. При этом деление ядра зиготы происходит автономно, т.е. не сопровождается делением цитоплазмы. В результате синхронных кариокинетических явлений возникают многочисленные ядра, которые согласованно перемещаются из глубоких слоев яйца на его периферию. В наших экспериментах в опыте 1 (120 минут от момента откладывания яиц) воздействию подвергается как раз сформировавшаяся на тот момент синцитиальная бластодерма. При этом наблюдается снижение длительности предимагинального развития у самок ($p < 0,001$) всех изученных в работе линий дрозофилы и у самцов линий $white^{apricot}_{C-S}$, $white^{satsuma}_{C-S}$ ($p < 0,001$). Через 240 минут от момента откладывания яиц (опыт 2) появляются первичные половые или полярные клетки. В этом случае, как и в опыте 3 (360 минут от момента откладывания яиц; на этом этапе прошла целлюляризация бластодермы и происходит формирование половых зачатков) полученные результаты неоднозначны: отмечена зависимость эффекта от генотипа. Так, для линий $C-S$ и $white_{C-S}$ показано увеличение длительности предимагинального развития ($p < 0,05-0,001$) (для ♂ в опыте 2 для линии $C-S$; ♀ и ♂ в опыте 3 для линии $white_{C-S}$). Однако продолжительность предимагинального развития особей линий $white^{apricot}_{C-S}$,

Изменения в длительности предимагинального развития у дрозофилы, вызванные действием малых доз СВЧ излучения

Варианты опыта	Пол	Генотип			
		<i>Canton-S</i>	<i>white_{C-S}</i>	<i>white^{apricot}_{C-S}</i>	<i>white^{satsuma}_{C-S}</i>
Контроль	♀	217,52±0,8	216,04±0,7	235,55±2,9	216,61±0,4
	♂	217,3±2,1	217,44±0,8	262,4±3,9	225,97±1,4
Опыт 1	♀	213,28±0,7***	210,17±0,7***	213,38±1,4***	211,32±0,3***
	♂	214,9±0,6	214,88±3,3	216,68±1,4***	213,1±1,1***
Опыт 2	♀	219,05±1,1	214,64±1,1	233,11±1,5	212,8±0,4***
	♂	223,04±1,5*	216,32±1,1	234,4±1,7***	214,94±0,6***
Опыт 3	♀	218,23±1	222,81±1,3***	224,15±2,3**	216,89±0,4
	♂	220,39±1,5	221,95±1,5**	224,14±2,8***	221,26±1**
Опыт 4	♀	217,4±0,8	225,46±1,9***	259±2,7***	244,76±2,2***
	♂	223±1,3*	226,92±2,1***	270,35±3,1*	245,56±1,8***

Примечание: *Достоверность отличий от контроля $p < 0,05$; **Достоверность отличий от контроля $p < 0,01$; ***Достоверность отличий от контроля $p < 0,001$.

white^{satsuma}_{C-S} снизилась ($p < 0,01 - 0,001$), за исключением самок линии *white^{apricot}_{C-S}* (в опыте 2) и *white^{satsuma}_{C-S}* (в опыте 3). Что касается опыта 4 (480 минут от момента откладки яиц; на этом этапе идут процессы гастрюляции и формирование зародышевой полоски), то в данном случае во всех вариантах эксперимента отмечено увеличение длительности предимагинального развития ($p < 0,05 - 0,001$), за исключением самок дикого типа, где различия между опытом и контролем не достоверны.

Влияния электромагнитных полей на проявление различных адаптивно важных признаков у дрозофилы изучалось и ранее, однако данные, полученные разными авторами, значительно различаются. Очевидно, это связано с методическими особенностями постановки экспериментов, поскольку в большинстве случаев не указана стадия развития особи, на которой прошло воздействие. Кроме того, не менее важно и использование высокоточных приборов для достоверного формирования и контроля ЭМИ с заявленными параметрами [6]. Так, в экспериментах на дрозофиле отмечено увеличение продолжительности развития особей на стадии куколки после облучения личинок дикого типа *Dr. melanogaster* электромагнитным полем частотой 10 ГГц на протяжении 3, 4 и 5 часов с полчасовыми интервалами [10], негативный эффект на плодovitость и жизнеспособность имаго дрозофилы показан и в обзоре [9].

Известно, что длительность личиночного развития зависит от концентрации экдизона в гемолимфе насекомых. Полученные в работе изменения

продолжительности предимагинального онтогенеза можно объяснить изменениями гормонального баланса в гемолимфе насекомых, вызванного внешним стрессовым воздействием на ранних этапах развития. Известно, что важнейшими звеньями стресс-реакции насекомых являются биогенные амины (дофамин, октопамин), ювенильный гормон и экдистероиды; был выявлен механизм функционирования генной системы, контролирующей центральное звено неспецифической адаптивной гормональной реакции, аналогичной стрессу у млекопитающих [5]. Можно предположить, что воздействие малыми дозами СВЧ излучения неспецифически регулирует генетическую активность, вызывая изменение баланса основных гормонов развития в гемолимфе насекомых, а именно экдистерона и ювенильного гормона.

При анализе эффектов от действия СВЧ ЭМИ, показанных в данной работе, необходимо учитывать генотип объекта воздействия. Двухфакторный дисперсионный анализ показал зависимость длительности предимагинального развития как от генотипа $F_{\zeta}=138,9$, $F_{\xi}=167,1$ и от стадии, на которой прошло воздействие изучаемого физического фактора $F_{\zeta}=97,6$, $F_{\xi}=83,9$, так и от сочетанного действия обоих факторов $F_{\zeta}=14,3$, $F_{\xi}=10,9$ (для самок и самцов соответственно). При этом сила влияния на изучаемый показатель генотипа составила 20,42% и 24,8%, стадии морфогенеза насекомых — 17,9% и 15,5%, сочетанного действия обоих изучаемых факторов — 9,82% и 7,4% (для самок и самцов соответственно).

Выводы

Показаны изменения в длительности предимагинального развития у дрозофилы при воздействии малых доз сверхвысокочастотного электромагнитного излучения на разных этапах морфогенеза дрозофилы. Выявлена зависимость эффекта от генотипа и стадии развития особи. Впервые установлен стимулирующий эффект СВЧ излучения на показатель длительности предимагинального развития дрозофилы.

Литература

1. *Зимина Л.Н.* Межлинейный гетерозис у дрозофилы // Журнал общей биологии. — 1977. — Т.38. — №4. — С. 595–602.
2. *Коршунов В.А., Воронов В.Л., Голуб Д.Н.* Метод уменьшения погрешности измерений мощности СВЧ путем электрической подстройки КСВН измерительного преобразователя с помощью изменения сопротивления рабочего термистора // Информационно-измерительные и управляющие системы. — 2004. — №4. — С. 30–32.
3. *Кучин Л.Ф.* Биологические объекты во внешних и внутренних магнитных полях // Харьков: Уч-метод. центр в уч. завед. 3–4 укр. аккредит., 2004. — Т.1. — 242 с.
4. *Лакин Г.Ф.* Биометрия // М.: Высшая школа, 1990. — 352 с.
5. *Раушенбах И.Ю.* Нейроэндокринная регуляция развития насекомых в условиях стресса // Новосибирск: Наука, 1990. — 160 с.
6. *Середній В.П., Огар В.І., Голякова Т.М.* и др. Результати державних приймальних випробувань військового вторинного еталона одиниці потужності електромагнітних коливань у хвилеводних трактах у діапазоні частот від 37,5 ГГц до 78,33 ГГц // Український метрологічний журнал. — 2009. — №4. — С. 50–55.

7. Шаламов Ю.А. Температурные условия проявления эффекта гетерозиса у *Drosophila melanogaster* Meig.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Харьков, 1996.— 17 с.

8. Шеин А.Г., Никулин Р.Н. Электромагнитные поля СВЧ низкой интенсивности антропогенного происхождения как один из важнейших экологических факторов современного мира // Процессы и оборудование экологических производств: VI Традиционная науч.-техн. конф. стран СНГ, 2002: Тезисы докл.— Волгоград, 2002.— С. 145–149.

9. Шкорбатов Ю.Г., Шахбазов В.Г. Влияние микроволнового облучения на биологические объекты // Радиофизика и электроника.— 2000.— Т.5, №1.— С. 179–185.

10. Ati E., Unlu H. The effects of microwave frequency electromagnetic fields on the development of *Drosophila melanogaster* // Int. J. Radiat. Biol.— 2006.— V.82.— №6.— P. 435–441.

11. Foe V.E., Odell G.M., Edgar B.A. Mitosis and morphogenesis in the *Drosophila* embryo: Point and counterpoint // Bate, Martinez Arias, 1993.— P. 149–300.

Резюме

Изучено влияние малых доз сверхвысокочастотного электромагнитного излучения на показатель длительности предимагинального развития дрозофилы. Впервые установлен стимулирующий эффект при действии СВЧ излучения на стадии зиготы у дрозофилы. Выявлена зависимость эффекта от генотипа и стадии развития особи.

Вивчений вплив малих доз надвисокочастотного електромагнітного випромінювання на показник тривалості предімагінального розвитку дрозофіли. Вперше встановлений стимулюючий ефект при дії НВЧ випромінювання на стадії зиготи у дрозофіли. Виявлена залежність ефекту від генотипу й стадії розвитку особин.

It was learned that the duration parametr of predimaginal *Drosophila*'s development is influenced by small dozes of microwave electromagnetic radiation. It was revealed that effect is influenced by genotype and a stage of individual development. The stimulating effect was established for the first time with microwave action on *Drosophila*'s zygotes.

ГУДЗЕНКО В.М.

*Миронівський інститут пшениці імені В.М. Ремесла НААНУ,
Україна, 08853, Київська область, Миронівський район, с. Центральне,
e-mail: mwheats@ukr.net; mironovka@mail.ru; barleys@mail.ru*

ДЖЕРЕЛА СТІЙКОСТІ ЯЧМЕНЮ ЯРОГО ДО ЛИСТОВИХ ХВОРОБ В УМОВАХ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Загальні втрати зерна ячменю від хвороб в світовому масштабі становлять 7,8% [1], а в роки епіфітотії можуть сягати 50% [2]. В умовах потепління клімату частота останніх збільшилась, внаслідок чого значно зросло значення стійких сортів в інтегрованому захисті ячменю від хвороб [3]. Тому створення сортів з комплексною стійкістю проти найбільш поширених хвороб у поєднанні з іншими адаптивними ознаками і властивостями є одним з основ-

них напрямів селекції сільськогосподарських культур на даний час. Важливими в цьому контексті є пошук та оцінка зразків з ефективними генами стійкості до хвороб з метою використання їх, як батьківських компонентів при схрещуваннях, матеріалу для обробки мутагенами, тощо.

Матеріали і методи

Дослиди були закладені в селекційній сівозміні Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла (МІП) в 2007–2009 рр. Фенологічні спостереження виконувались у відповідності до Методики вивчення колекції ячменю та вівса [4], обліки ураження хворобами на природному інфекційному фоні — згідно Л.Т. Бабаянца [5]. Для структурного аналізу відбирали по 25 рослин кожного зразка. Статистичну обробку проводили у відповідності до Доспехова [6], за допомогою комп'ютерних програм Excel та Statistica 6.0. У таблицях наведено максимальний бал ураження, або мінімальний бал стійкості за період досліджень.

Результати та обговорення

Найбільш поширеним і шкодочинним листостебловим захворюванням ячменю в умовах правобережного Лісостепу, є борошниста роса (*Blumeria (Erisiphe) graminis* (DC)). Встановлено, що в залежності від ступеня ураження і стійкості сортів втраги від цієї хвороби становлять в межах 10–25% [7], а в окремі роки зростають до 30–40% [8].

Серед вивчених на природному інфекційному фоні 260 зразків різного еколого-географічного походження лише 15 шт. (5,8%) були повністю імунними до борошністої роси. Це виключно нові комерційні сорти та селекційні лінії з Західної Європи — LP 1426102, LP 1159303, Class, Bojos (Німеччина), Sebeco 0572, Sebeco 0554 (Нідерланди), Pewter, Ballini, Azalea, Josefín (Франція), Kangu, Henley (Чехія) та ін. Стійкістю на рівні 8 балів характеризувалися 36 зразків (13,8%) із Німеччини, Франції, Чехії, Великобританії, України. 71 зразок (27,3%) мав стійкість 7 балів — переважно з України та вище названих країн Європи. Найбільше зразків — 88 шт. (33,9%) мали бал 6, в основному з України, Росії, Канади та Білорусії. Сприйнятливостю та високою сприйнятливостю (5–3 балів), характеризувалися 50 зразків (19,2%), більшість з яких складні гібриди з Мексики, Сирії, а також сорти з Росії та Югославії. Для практичної селекції цінними є зразки перших трьох груп. Зразки, що характеризуються імунністю та високою сприйнятливостю можуть бути використані, як тестери при вивченні генетики стійкості до борошністої роси.

Щоб мати чітке уявлення про характер успадкування генів при схрещуваннях важливою є інформація про генетичну систему контролю джерел стійкості до того чи іншого патогена. На сьогодні відомо більше 150 генів стійкості до борошністої роси та встановлена їх хромосомна локалізація. Однак більшість з них втратили свою ефективність внаслідок зміни расового складу популяції збудника.

В результаті вивчення зразків з різними генами стійкості та їх комбінаціями в умовах правобережного Лісостепу встановлено ефективність проти

збудника *Blumeria graminis* (DC) генів mlo (табл. 1). Досліджено ефективність цих генів і для країн Західної Європи [9–12].

Серед плямистостей листя найбільш поширеними в Лісостепу України є: смугаста (*Drechslera graminea* Ito), темно-бура (*Bipolaris sorokiniana* Shoem.) та сітчаста (*Drechslera teres* Ito). В епіфітотійні роки недобір урожаю від сітчастої і темно-бурої плямистостей може сягати 30–40% [13–15]. Коефіцієнт шкідливості на природному фоні за максимального ураження темно-бурою плямистістю становить 0,38%, сітчастою — 0,52%, смугастою — 0,66%. Відбувається зменшення кількості зерен порівняно із здоровими рослинами на 5,1–6,1 штук, маса зерна з колоса знижується на 0,15–0,17 г., а маса 1000 зерен на 3,0–3,7 г [16].

Стійкістю до смугастої плямистості в умовах МПП (7–8 балів) характеризуються: Соборний, 15-А-153, Адапт, Вакула, Сонет, Європрестиж, Плутон,

Таблиця 1

Стійкість колекційних зразків до борошністої роси на природному інфекційному фоні в умовах МПП, 2007–2009 рр.

Назва зразка	Походження	Стійкість до борошністої роси, бал			Гени стійкості
		2007	2008	2009	
Nevada	Франція	8	6	6	Mla1
Scarlett	Німеччина	8	6	6	Ml(St)+Mlg
Barke	Німеччина	9	8	8	mlo ₉
Celinka	Франція	8	6	6	Mla13
Prestige	Великобританія	—	8	9	mlo+Mla1
Orthegea	Німеччина	—	9	8	Mla12+Mlg+MILa
Braemar	Великобританія	—	9	8	mlo+Mla13+MILa
Annabell	Німеччина	8	6	6	Ml(St)
Madeira	Німеччина	8	8	8	mlo+Mla12
Sebastian	Данія	8	7	7	Mla12+Ml(Ab)
Tabora	Франція	8	6	6	Mla13
Viva	Австрія	8	6	6	Mla9
Rejas	Чехія	8	6	6	Mla13+Mlat
Paх	Чехія	7	6	6	Mla13+MIL
Thuringia	Німеччина	8	6	6	Mla8
Auriga	Австрія	8	8	8	mlo ₉
Bojos	Німеччина	—	9	9	mlo ₁₁
Cristallia	Німеччина	—	8	9	mlo ₁₁
Eunova	Австрія	9	9	9	mlo
Josefin	Франція	9	9	9	mlo ₁₁
Class	Німеччина	—	9	9	mlo ₁₁
Adonis	Великобританія	8	8	8	mlo ₉

Лотос, Пролісок, Галатея, Л. 1027, Паллідум 107, Козак (Україна); Якуб, Задонський, Рубікон (Росія); Бурштан (Білорусія); Secura, Eunova (Австрія); Себастьян (Чехія); Madeira, Ria, Barke, Landora, Danuta, Hanka (Німеччина); Celinka (Франція); Dominique (Нідерланди); Nansy (Швеція) та ін.

Стійкими (7–8 балів) до темно-бурої плямистості є: Л. 1027, Пролісок, Галатея, Європрестиж, 15-А-153, Плутон (Україна); Якуб, Рубікон, Задонський (Росія); Бурштан (Білорусія); Celinka (Франція); Secura, Eunova (Австрія); Madeira, Landora, Adonis (Німеччина); Dominique (Нідерланди) та ін.

Найбільш шкодочинною серед іржастих хвороб ячменю є карликова іржа (*Puccinia hordei* Oth.). Ураження збудником відбувається лише в окремі роки, проте в сприятливих умовах у сприйнятливих сортів псути можуть вкривати до 70% площі листка [17]. При вивченні дії 6 років фітопатогенного навантаження карликової іржі на 3 сортах встановлено [18], що втрати врожаю при найвищому рівні становлять 31,5–61,5% у залежності від генотипу. В умовах МПП високий розвиток карликової іржі спостерігався у 2008 р., коли ураження сприйнятливих зразків (складні гібриди з Мексики) досягало 60%. Імунних зразків до даного патогена виділено не було. Доволі високою польовою стійкістю (8–7 балів) характеризувались: Миронівський 92, Персей, Сонцедар, Авгій, Триполь, Незабудка, Еней, Задум,

Таблиця 2

Характеристика зразків ячменю ярого з комплексною стійкістю до листових хвороб, на природному інфекційному фоні, 2008–2009 рр.

Зразок	Країна походження	Стійкість до хвороб, бал			Висота рослин, см*	Продуктивне кущення, стебел	Маса зерна з головного колоса, г
		борошнистої роси	карликової іржі	смугастого гельміноспор.			
Командор	Україна	7	7	8	63,2±1,00	2,1±0,07	1,2±0,05
Vojos	Німеччина	9	7	8	65,7±1,06	3,2±0,16	1,4±0,05
LP 1159303	Німеччина	9	7	8	59,3±0,93	2,6±0,15	1,5±0,07
Cristallia	Німеччина	8	8	7	63,5±0,99	2,6±0,13	1,3±0,04
Cebeco 0572	Нідерланди	9	7	8	62,6±1,02	2,6±0,16	1,4±0,05
Pewter	Франція	9	7	8	63,6±0,92	2,8±0,20	1,5±0,04
Josefin	Франція	9	7	8	76,6±1,49	3,1±0,19	1,4±0,06
Ebson	Чехія	9	7	8	63,7±0,90	2,5±0,13	1,2±0,04
Malz	Чехія	8	7	8	62,1±0,78	2,6±0,13	1,4±0,06
Незабудка	Україна	8	8	8	69,5±1,09	2,6±0,17	1,3±0,06

* Дані структурного аналізу за 2008 р.

Галатея, 15-А-153, Вакула, Аркадія (Україна), Зерноградський 770 (Росія), V 660/73 (Польща), Ursel, Cristallia, Hanka, Brenda, Madeira (Німеччина), Jarak (Югославія), Presto (Нідерланди) та ін.

Дані багаторічних досліджень розвитку і зміни у популяціях збудників хвороб переконливо свідчать про необхідність створення сортів з груповою стійкістю [19]. Стійкістю до трьох хвороб в умовах правобережного Лісостепу України характеризуються: Незабудка, Галатея, Європрестиж (Україна); Якуб, Задонський (Росія); Бурштан (Білорусія); Ebson, Malz (Чехія); Eunova, Secura (Австрія); Josefin, Pewter (Франція); LP 115303, Vojos, Cristallia, Madeira, Landora, Ria, (Німеччина); Nansu (Швеція); Sebeco 0572, Dominique (Нідерланди) та ін. (табл. 2).

Висновки

Встановлено, що кількісні і якісні втрати врожаю ячменю від хвороб є суттєвими, а тому стійкість до шкідливих організмів повинна постійно враховуватись в селекційних програмах по створенню нових сортів ячменю. Це свідчить про необхідність пошуку джерел та донорів стійкості до основних хвороб з світової колекції ячменю. В умовах МПП виділено ряд зразків різного еколого-географічного походження, що характеризуються стійкістю до основних листових хвороб. Включення даних зразків до селекційних програм сприятиме підвищенню адаптивного потенціалу створюваних сортів.

Література

1. Пономарев В.И., Касаева К.А., Хитров А.Н. Селекция на устойчивость к болезням // Основные тенденции производства зерна за рубежом.— М.— 1979.— С. 63–97.
2. Пересыпкин В.Ф., Тютерев С.А., Ботаев Т.С. Болезни зерновых культур при интенсивных технологиях их возделывания.— М.: Агропромиздат, 1991.— 272 с.
3. Кузнецова Т.Е. Селекция ячменя на устойчивость к болезням в условиях Северного Кавказа: автореф. дис. ... доктора с.-х. наук.— Краснодар.— 2006.— 36 с.
4. Методические указания по изучению мировой коллекции ячменя и овса.— М.: Колос, 1981.— 34 с.
5. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах-членах СЭВ // Л. Бабаянц, А. Мештерхази, Ф. Вехтер и др.— Прага.— 1988.— 321 с.
6. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта.— М.: Колос, 1985.— 315 с.
7. Carver T., Griffins E. Effects of barley mildew on green leaf area and grain yield in field and greenhouse experiments // Ann. Appl. Biol.— 1982.— Vol.101, №3.— P. 561–572.
8. Кузнецова Т.Е., Шевцов В.М., Васюков П.П. и др. Селекция ярового ячменя на устойчивость к болезням // Эволюция научных технологий в растениеводстве: Сб. науч. тр. в честь 90-летия со дня образования КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко: в 4-х т.— Краснодар, 2004.— Т.2: Тритикале, ячмень, кукуруза.— С. 144–152.
9. Lyngkjaer M.F., Newton A.C., Atzema J.L., Baker S.J. The barley mlo-gene: an important powdery mildew resistance source // Agronomie.— 2000.— №20.— P.745–756.

10. *Hovmoller M.S., Caffter V., Jalli M. et al.* The European barley powdery mildew virulence survey and disease nursery 1993–1999 // *Agronomie*.— 2000.— №20.— P. 729–743.
11. *Dreiseitl A.* Adaptation of *Blumeria graminis* f. sp. *hordey* to barley resistance genes in the Czech Republic in 1971–2000 // *Plant Soil Environ.*— 2003.— Vol.46, №6.— P. 241–248.
12. *Schwarzbach E.* Epidemiologicke aspekty genu mlo zpu-sobujiciho odolnost jechmene k padli travnirnu // *Genet. a. slecht.*— 1997.— Vol.33, №5.— P. 55.
13. *Афанасенко О.С., Мироненко Н.В., Анисимова А.В. и др.* Методологическое обеспечение селекции ячменя на устойчивость к пятнистостям листьев // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Состояние, проблемы, перспективы: II Вавиловская международная конференция, Санкт-Петербург, 26–30 ноября 2007 г.: Тезисы докладов.— СПб.— 2007.— С. 403–404.
14. *Поливняний Л.М.* Гельминтоспориозные пятнистости листьев ячменя и меры борьбы с ними на северо-востоке лесостепи Украинской ССЗ: автореф. дис. канд. с.-х. наук.— Л.— 1989.— 19 с.
15. *Филипова Г.Г., Кашемирова Л.А.* Диагностика клонов возбудителя темнобурой пятнистости листьев ячменя // Микология и фитопатология.— 1989.— Т.2.— №23.— С. 6–7.
16. *Біловус Г.Я.* Плямистості ячменю та заходи обмеження їх розвитку в умовах західного Лісостепу України: Автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук.— Київ.— 2006.— 19 с.
17. *Кірдогло Є.К.* Селекційно-генетичні дослідження стійкості до найбільш поширених в Україні хвороб // Зб. наук. праць СГП.— 2008.— Вип.12 (52).— С. 58–75.
18. *Ochoa J., Parlevliet J.E.* Effect of partial resistance to barley leaf rust, *Puccinia hordei*, on the yield of three barley cultivars // *Euphytica*.— 2007.— №3.— P. 309–312.
19. *Руденко М.И., Соломатин Д.А. Макарова И.Ю., Пухальский В.А.* Создание доноров с комплексной устойчивостью к грибным болезням у *Hordeum vulgare* L. // Всероссийский съезд по защите растений. Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность.— СПб.— 1995.— С. 241.

Резюме

Наведено результати вивчення колекційного матеріалу ячменю ярого різного еколого-географічного походження на стійкість проти основних листостеблових захворювань в умовах правобережного Лісостепу України за 2007–2009 рр. Виділено джерела стійкості, як до окремих так і комплексу хвороб. Їх рекомендовано для створення нового вихідного матеріалу з підвищеною стійкістю до біотичних факторів.

Приведено результати изучения коллекционного материала ячменя различного эколого-географического происхождения на устойчивость к основным листостебельным заболеваниям в условиях правобережной Лесостепи Украины за 2007–2009 гг. Выделены источники устойчивости, как к отдельным так и комплексу болезней. Их рекомендовано для создания нового исходного материала с повышенной устойчивостью к биотическим факторам.

The results of study of spring barley collection material of various ecological-geographical origin for leaf-stem disease resistance in right-bank Forest-steppe environments of Ukraine for 2007–2009 have been presented. A number of sources of resistance to individual and complex diseases have been identified. They are recommended for creation of new original material with improved resistance to biotic factors.

ЗИМНИЦКАЯ С. А.

Уральский государственный университет

Россия, 620083, Екатеринбург, пр. Ленина, 51, e-mail: zimm@list.ru

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СИСТЕМЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ТРЕХ ВИДОВ СОЛОДОК В ЗОНЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ НА УРАЛЕ

Виды рода *Glycyrrhiza* L.— ценнейшие ресурсные растения. Получаемое сырье — солодковый корень — одно из древнейших лекарственных средств. Большая ценность солодкового корня заключается в самом разнообразном его применении. Трудно найти объект среди лекарственно — технического сырья, который бы использовался так широко.

Произрастающие на Урале виды — это *Glycyrrhiza glabra* L.— солодка голая, *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. — солодка уральская и *Glycyrrhiza korshinskyi* G. Grig — солодка Коржинского. Все три вида имеют обширные ареалы.

Солодка голая — средиземноморский вид, восточная граница ареала которого доходит до Ирана и Афганистана. Ареал солодки охватывает почти все подходящие местообитания в бассейнах Дона, Волги, Урала, Кубани, Терека и Куры. В Средней Азии и Казахстане ареал вида приобретает сложные очертания, т.к. его участки узкими полосками тянутся вдоль долин крупных рек.

Солодка уральская — туранско — центральноазиатский вид с довольно компактным ареалом, занимающим территорию от р. Уила и верховьев р. Урала на западе до границы с Монголией и северо-западными районами Китая — на востоке и юго-востоке. Основная часть ареала солодки уральской занимает Казахский мелкосопочник, южные районы Западной Сибири, горные долины Памира, Тянь-Шаня, основные степи верхнего Енисея.

Солодка Коржинского является эндемом междуречья Волги, Урала, Тобола, Ишима, Сарысу. Ареал солодки Коржинского северо — туранский. Он почти полностью накладывается на северный участок ареала солодки голой и на северо-западный участок солодки уральской (Мусаев, 1976).

На Урале происходит наложение ареалов всех трех видов. В пределах региона создаются условия для контактов популяций, совместного произрастания, формирования гибридных форм и их длительного сохранения. Ранее высказывались предположения о существовании здесь зон интрогрессивной гибридной. Однако анализ генетической структуры популяций показал наличие на Урале не только смешанных популяций, но и популяций-клонов (Беляев, Вержбицкий, 2003; Беляев, Васфилова, 2004). Исследование репродуктивной системы трех видов показало возможность межвидовой гибридной. (Зимницкая, 2009), однако не был оценен уровень эффективности гибридной, также не был дан ответ на вопрос о механизмах самоподдержания популяций-клонов.

С целью выявления механизмов воспроизводства популяций солодки в условиях гибридной на Урале было предпринято данное исследование.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:
— проанализировать фенологию цветения трех видов солодки на Урале;
— дать количественную оценку эффективности межвидовой гибридизации;

— провести детальный микроскопический анализ системы опыления.
Исследование проводилось в 2003–2007 годах. Материал для исследования — растения и цветки трех видов солодки из коллекций Ботанического сада УрО РАН, Ботанического сада Уральского университета и из южно-уральских популяций. Исследование цветения проводилось по методике А.Н. Пономарёва (1960).

После наступления периода массового цветения проводилось переопыление по следующей схеме:

солодка Коржинского (донор пыльцы) × солодка уральская;
солодка уральская (донор пыльцы) × солодка Коржинского;
солодка Коржинского (донор пыльцы) × солодка голая;
солодка голая (донор пыльцы) × солодка Коржинского.

Анализ жизнеспособности гибридных семян и семян, полученных после свободного опыления, проводился по общепринятой методике, после скорификации.

Микроскопический анализ цветков проводился методами световой и люминесцентной микроскопии. Математическая обработка данных проведена с помощью пакета прикладных программ Excel и Statistica 6.0.

Возможность искусственной межвидовой гибридизации солодки была известна ранее, например, было показано, что успех гибридизации зависит от того, какой вид берется в качестве материнской формы. Для решения вопроса о возможности естественной межвидовой гибридизации в пределах Урала были проведены фенологические наблюдения. Было показано, что сроки вегетации трех видов не вполне совпадают, особенно явно различаются они в отношении солодки голой, которая отличается более поздним входжением в генеративную фазу и несколько более растянутым цветением. В таблице 1 приведены наиболее ранние и поздние сроки цветения трех видов в 2003–2004 гг. Очевидно, что во все годы наблюдений имело место наложение периодов цветения трех видов. Это обстоятельство подтверждает возможность свободного переопыления между видами солодки в зонах совместного произрастания (табл. 1).

Виды рода солодка являются облигатными перекрёстниками-энтомофилами. Тип опыления определяется механизмами спорофитной несовместимости. Микроскопическое исследование бутонов и нераскрывшихся цветков видов солодки показало отсутствие каких-либо признаков автогамии. Нет прорастания пыльцевых зёрен в пыльниках и прорастания пыльцевых трубок сквозь стенки пыльника, как у некоторых других энтомофильных видов бобовых. Взаимное расположение тычинок и пестика, пыльников и рыльца исключает случайное попадание пыльцы на воспринимающую поверхность рыльца. Обязательным условием опыления является триппинг цветка для

Таблица 1

Сроки наступления фаз цветения у трех видов солодки

Фазы цветения	Ранние сроки	Поздние сроки
	солодка Коржинского	
Начало цветения	05.07.2004	07.07.2003
Начало массового цветения	07.07.2004	10.07.2003
Окончание массового цветения	12.07.2004	13.07.2003
Окончание цветения	05.08.2004	11.08.2003
	солодка голая	
Начало цветения	08.07.2004	23.07.2003
Начало массового цветения	14.07.2004	25.07.2003
Окончание массового цветения	17.07.2004	28.07.2003
Окончание цветения	10.08.2004	13.08.2003
	солодка уральская	
Начало цветения	05.07.2004	07.07.2003
Начало массового цветения	07.07.2004	10.07.2003
Конец массового цветения	12.07.2004	12.07.2003
Окончание цветения	05.08.2004	05.08.2003

вскрытия поверхностной пелликулы рыльца и освобождения рыльцевого экссудата. При свободном опылении эту функцию выполняют насекомые, а в эксперименте при искусственном межвидовом опылении проводился механический триппинг цветков. В ходе эксперимента, кроме того, были проведены серии искусственного самоопыления в пределах цветка, соцветия, растения.

Реакция самонесовместимости проявляется в рыльце, столбике или в завязи. Она выражается в том, что не прорастают пыльцевые зерна, рост пыльцевых трубок блокируется с образованием каллозных пробок на рыльце, в столбике, в завязи, или же пыльцевая трубка многократно изменяет направление роста. Однако в единичных случаях происходит преодоление барьеров несовместимости и самоопыление завершается оплодотворением. В среднем, 3–3,5% случаев самоопыления заканчиваются завязыванием семян, из которых около 20% являются жизнеспособными.

Таким образом, несмотря на отсутствие возможности автогамии в пределах цветка, гейтеногамное переопыление, при котором происходит триппинг цветков, дает возможность для формирования небольшого количества жизнеспособных автогамных семян, и образования банка семян для поддержания клоновых популяций.

В результате межвидового переопыления видов также происходит завязывание семян, которые отличаются по качественным характеристикам: цвет, форма и размер.

Таблица 2

Характеристика разнокачественности семян трех видов солодки (2003 г.)

Тип опыления	Встречаемость разнокачественных семян, %			
	зеленые крупные	коричневые мелкие	зеленые мелкие	коричневые крупные
солодка Коржинского, свободное опыление	64,60	35,40	—	—
солодка уральская, свободное опыление	64,70	23,60	—	11,70
солодка голая, свободное опыление	—	9,30	90,70	—
с. голая х с. Коржинского (донор пыльцы)	—	100	—	—
с. голая (донор пыльцы) х с. Коржинского	—	12,50	87,50	—
с. Коржинского х с. уральская (донор пыльцы)	61	39	—	—
с. Коржинского (донор пыльцы) х с. уральская	25	75	—	—

При проверке было показано, что жизнеспособными являются крупные выполненные семена зеленого и, в меньшей степени, коричневого цвета. Самые высокие и самые низкие показатели жизнеспособности при свободном опылении в разные годы характерны для солодки Коржинского — 33% и 11% соответственно. В среднем, этот показатель солодки Коржинского составляет 22,5%, солодки голой — 15%, солодки уральской — 19,2%.

Жизнеспособность семян, полученных после межвидовых скрещиваний, изменяется в широком диапазоне (от 4 до 30%), в зависимости от типа скрещивания, но обращает на себя внимание крайне низкая энергия прорастания семян — на нулевом уровне во всех вариантах скрещивания. Это очевидное следствие гибридной природы семян, которая сказывается на их жизнеспособности. В данном случае межвидовая несовместимость носит факультативный характер, давая возможность для формирования жизнеспособного потомства. Самые высокие показатели жизнеспособности семян отмечены в тех комбинациях скрещивания, где солодка Коржинского выступала в качестве материнского растения.

Таким образом, по результатам проведенного исследования можно сделать вывод, о том, что интрогрессивная гибридизация в пределах уральского региона возможна. У исследованных видов существуют фенологические,

хорологические и биологические предпосылки для формирования гибридных форм, их длительного существования в пределах смешанных популяций и стабилизации вследствие формирования клонов и клоновых популяций.

Исследование частично финансируется грантами РФФИ 10-04-00989-а и РФФИ урал 10-04-96012-р_урал_a.

Литература

1. *Беляев А.Ю., Вержбицкий И.Б.* Аллозимный полиморфизм в популяциях солодки в районе среднего течения реки Урал // Природные и городские экосистемы: Проблемы изучения разнообразия. Екатеринбург.— 2003.— С. 18–23.

2. *Беляев А.Ю., Васфилова Е.С.* Популяционный подход к оценке и сохранению биоразнообразия солодки в Урало-Сибирском регионе // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Улан-Удэ.— 2004.— С. 24–25.

3. *Зимницкая С.А.* Состояние репродуктивной системы популяций видов рода *Glycyrrhiza* L.(Fabaceae)/ Сибирский экологический журнал.— №4.— 2009.— С. 629–634.

4. *Мусаев И.Ф.* Ареаграфическая характеристика видов солодки // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1976.— С. 85–111.

5. *Пономарев А. Н.* Экология цветения и опыления злаков / Биол. науки. 1960.— С. 80–86.

Резюме

Проведено исследование системы размножения видов рода *Glycyrrhiza* L., произрастающих на Урале. Выявлены особенности функционирования системы опыления, которые лежат в основе межвидовой гибридизации, гейтеногамии и формирования смешанных и клоновых популяций.

Проведено дослідження системи розмноження видів рід *Glycyrrhiza* L., які зростають на Уралі. Виявлено особливості функціонування системи запилення, які лежать в основі міжвидової гібридизації, гейтеногамії та формування змішаних, гібридних та клонових популяцій.

The reproductive systems of *Glycyrrhiza* species from Ural were investigated. It was shown that the notes of pollination system are base of geitonogamy and interspecies hybridization and formation of mixed, hybrid and clonal Ural populations.

КВИТКО О.В.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, e-mail: kvitko@ksc.krasn.ru

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Генетические ресурсы основных лесообразующих хвойных Сибири и Дальнего Востока изучены недостаточно (Ирошников, 1998; Милютин, 2006). Кариологические и цитогенетические исследования являются составной частью изучения генетических ресурсов и необходимы для использования генофонда мирового разнообразия хвойных. Оценка уровня хромосомных aberrаций и патологий митоза используется для цитогенетического

мониторинга состояния экосистем. Повышенная чувствительность пихты сибирской, как и других видов хвойных, к экстремальным факторам различной природы определяет перспективность ее использования в качестве объекта для анализа и прогноза состояния экосистем (Шафикова, Калашник, 1997; Калашник, 2008). Повышенный уровень хромосомных мутаций у пихты сибирской ранее отмечался в экстремальных районах произрастания — в горах, на экологически неблагоприятных и заболоченных территориях и на границе ареала вида (Муратова, Матвеева, 1996; Седельникова, Пименов, 2003; Калашник, 2008).

Материалы и методы

Материалом для исследований служили семена пихты сибирской, собранные в районах Средней Сибири с различными экологическими условиями. На территории заповедника “Столбы” сбор семян проводился на трех пробных площадях: долина р. Б. Сынжул (440–480 м над ур.м.), долина р. Каменка (520–550 м над ур.м.), Кайдынский хребет (800–830 м над ур.м.). Лесные насаждения в этих районах заповедника испытывают воздействие аэротехногенных выбросов г. Красноярска (Коловский, Бучельников, 2001). Высокой степенью нарушенности характеризуются пихтовые древостои в высокогорье Западного Саяна (окр. метеостанции “Оленья речка”, 1500 м над ур.м.), где наблюдается интенсивное усыхание пихты. Низкогорная популяция из Западного Саяна (окр. пос. Танзыбей, 400 м над ур.м.) произрастает в относительно благополучной экологической обстановке и может выступать в качестве контроля. Для характеристики естественного уровня мутагенеза, свойственного данному виду, в исследование также были включены равнинные популяции пихты сибирской из Енисейского (окр. д. Плотбище, 100 м над ур.м.) и Козульского (ст. Веселая, 300 м над ур.м.) районов Красноярского края.

Цитогенетические исследования проводились на меристематических тканях кончиков корешков проросших семян. Для анализа хромосомных перестроек на стадии метафазы проросшие семена обрабатывали 1% водным раствором колхицина в течение 6 ч. В качестве фиксатора использовали уксуснокислый этанол, проростки окрашивали ацетогематоксилином. Хромосомные аберрации в метафазных пластинках классифицировали по общепринятой методике (Бочков и др., 1972).

Для анализа митоза на стадиях метафазы и ана-телофазы и учета клеток с микроядрами дополнительно изучали по 30–50 проростков из каждого местопроизрастания без обработки колхицином. Учитывали размеры микроядер, а также среднее их количество в аберрантной клетке. Классификацию типов микроядер проводили согласно рекомендациям Л.Ю. Жулевой и Н.П. Дубинина (1994).

Результаты и обсуждение

В диплоидном наборе пихты сибирской содержится 24 хромосомы ($2n=2x=24$). Во всех изученных популяциях зарегистрированы геномные мутации типа миксоплоидии, такие проростки составляли 9,1–14,6% и со-

держали единичные клетки с измененным числом хромосом ($2n=12, 25, 27, 36, 40, 48$). Кариотипы изученных популяций характеризуются сходными морфометрическими параметрами хромосом и содержат 7 пар длинных метацентрических (I–VII) и 5 пар более коротких субметацентрических (VIII, X–XII) и интерцентрических (IX) хромосом (Квитко, Муратова, 2010).

Проведенные исследования показали, что в популяциях, произрастающих в относительно благополучной экологической обстановке (д. Плотбище, ст. Веселая, пос. Танзыбей) уровень хромосомных перестроек довольно низкий — 2,1–2,9%. В спектре нарушений преобладали хромосомные фрагменты, ацентрические кольца и кольцевые хромосомы, значительно реже наблюдались дицентрики (рис. 1). Кроме того, при проведении морфометрического хромосомного анализа были обнаружены метафазные пластинки, содержащие одну или две нетипичные для кариотипа данного вида хромосомы. Это может свидетельствовать о внутривнутрихромосомном обмене в результате перичентрической инверсии (при появлении одной нетипичной хромосомы) или о межхромосомном обмене в результате симметричной транслокации (в случае двух таких хромосом). Крайне редко наблюдались последствия нереципрочного межхромосомного обмена — укороченные и дицентрические хромосомы.

Появление большинства хромосомных мутаций, таких как фрагменты, кольцевые и полицентрические хромосомы, имеет негативные последствия — приводит к потере генетического материала и формированию анеуплоидных клеток, большинство из которых впоследствии погибает. Инверсионный полиморфизм, напротив, играет важную адаптивную роль, которая обусловлена изменением функционирования генетических систем (эффект положения).

Цитогенетические показатели семенного потомства пихты сибирской из заповедника “Столбы” практически не отличаются от нормальных. Так, хромосомные перестройки были отмечены в 1,9–4,2% клеток, частота встре-

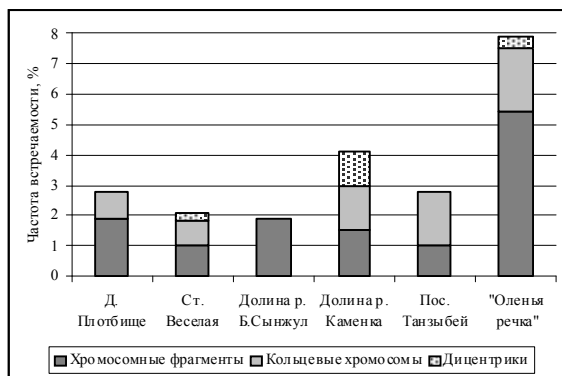


Рис. 1. Частота встречаемости хромосомных мутаций у пихты сибирской

чаемости патологий митоза варьировала от 0,8 до 1,5% на стадии метафазы и от 2,3 до 4,1% на стадии ана-телофазы. Полученные данные согласуются с результатами исследований естественного мутагенеза пихты сибирской на Южном Урале (Лихонос, Калашник, 2003; Калашник, 2008), однако ниже показателей, установленных в заболоченных и суходольных насаждениях Томской области (Седельникова, Пименов, 2003). Достоверно ($p < 0,05$) повышенная частота нарушений отмечена только у семенного потомства усыхающих деревьев из окр. метеостанции “Оленья речка” — 7,5% клеток с хромосомными перестройками, 3,1% (метафаза) и 5,7% (ана-телофаза) патологических митозов.

Микроядерный тест использовался для исследования пихты сибирской впервые. У большинства проростков была выявлена низкая встречаемость клеток с микроядрами на стадии интерфазы: 0,03–0,10% от общего числа изученных клеток. В большинстве клеток наблюдалось не более одного микроядра, диаметр которого, как правило, составлял 14,7–23,5% диаметра основного ядра клетки.

В единичных случаях наблюдались очень крупные микроядра (60,9–69,4% диаметра основного ядра). Наиболее часто (0,20%) клетки с микроядрами наблюдались в семенном потомстве усыхающих деревьев пихты из

Таблица

Цитогенетические показатели семенного потомства пихты сибирской

Цитогенетические показатели	Плотбище	Веселая	Заповедник “Столбы”			Западный Саян	
			Сынжур	Каменка	Кайдый-ский	Танзыйбай	Оленья речка
Анализ митоза							
Кол-во метафаз, шт.	321	963	599	943	748	1278	554
Кол-во aberrantных метафаз, шт./%	5/1,56	12/1,25	11/1,84	8/0,85	6/0,80	8/0,63	16/2,89
Кол-во ана-телофаз, шт.	494	1830	1150	1779	1132	2077	947
Кол-во aberrantных ана-телофаз, шт./%	19/3,83	48/2,62	36/3,13	35/1,97	26/2,30	67/3,23	46/4,86
Средняя частота встречаемости патологических митозов, %	2,9±1,2	2,1±0,5	2,7±0,8	1,6±0,5	1,7±0,6	2,2±0,5	4,1±1,0
Микроядерный тест (интерфаза)							
Изучено клеток, шт.	20 000	25 000	31 000	42 000	20 000	44 000	50 000
Кол-во клеток с микроядрами, шт./%	2/0,01	26/0,10	12/0,04	13/0,03	12/0,06	12/0,03	99/0,20

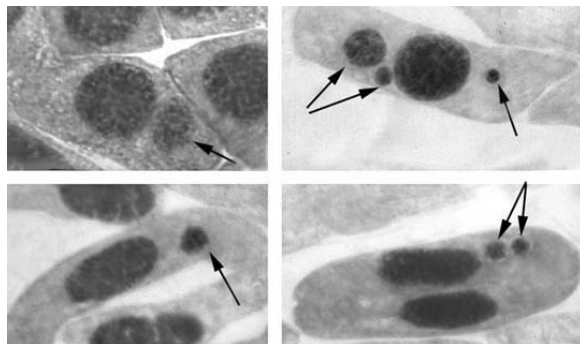


Рис. 2. Микроядра в интерфазных клетках пихты сибирской

окрестностей метеостанции “Оленья речка”. Проростки из данного местопроизрастания содержали от 1 до 65 таких клеток из 1000 просмотренных. В некоторых клетках наблюдалось до 3 микроядер, часто различных по размеру (рис. 2).

Считается, что механизм постмитотической микронуклеации обеспечивает перевод накопившихся в течение некоторого времени латентных повреждений генома в морфологически идентифицируемые клеточные формы (Ильинских и др., 1986). Наличие в клетках микроядер является результатом длительного воздействия на организм генотоксических факторов различной природы и отражает степень нарушенности экосистем в районе его обитания.

Таким образом, пихта сибирская характеризуется низким уровнем изменчивости цитогенетических показателей в большинстве исследованных местопроизрастаний, однако присутствие микроядер в интерфазных клетках, вероятно, следует рассматривать как сигнал о накоплении латентных повреждений генома и начале патологических процессов в пихтовых насаждениях.

Литература

1. Бочков Н.П., Демин Ю.С., Лучник Н.В. Классификация и методы учета хромосомных aberrаций в соматических клетках // Генетика.— 1972.— Т.8, №5.— С. 133–141.
2. Жулева Л.Ю., Дубинин Н.П. Использование микроядерного теста для оценки экологической обстановки в районах Астраханской области // Генетика.— 1994.— Т.30, №7.— С. 999–1004.
3. Ильинских Н.Н., Ильинских И.Н., Бочаров Е.Ф. Патогенетический гомеостаз и иммунитет.— Новосибирск: Наука, 1986.— 256 с.
4. Ирошников А.И. Состояние и проблемы сохранения генетического фонда древесных пород в лесах России // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в новых независимых государствах бывшего СССР: М-лы сов. Беловежа, Беларусь. Зволен: Арбора Публицерс и Межд. Ин-т раст. генет. ресурсов.— Рим, 1998.— С. 37–41.
5. Калашиник Н.А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения // Экология.— 2008.— №4.— С. 276–286.

6. Квитко О.В., Муратова Е.Н. Кариологическая характеристика пихты сибирской в Средней Сибири // Цитология.— 2010.— Т.52, №2.— С. 161–167.

7. Коловский Р.А., Бучельников М.А. Биоиндикация в заповеднике “Столбы”: оценка и прогноз // Тр. Гос. заповедника “Столбы”.— Красноярск, 2001.— Вып.17.— С. 226–244.

8. Лихонос Т.А., Калашиник Н.А. Характеристика естественного мутагенеза хвойных видов на Южном Урале // Актуальные проблемы генетики: Матер. 2-й конф. МОГиС им. Н.И. Вавилова, 20–21 февр. 2003.— Москва, 2003.— С. 318.

9. Милютин Л.И. Лесные генетические ресурсы Северо-Восточной Азии // Лесные экосистемы северо-восточной Азии и их динамика: Матер. межд. конф.— Владивосток: Дальнаука, 2006.— С. 208–210.

10. Муратова Е.Н., Матвеева М.В. Кариологические особенности пихты сибирской в различных условиях произрастания // Экология.— 1996.— №2.— С. 96–102.

11. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология.— 2003.— Т.45, №5.— С. 515–520.

12. Шафикова Л.М., Калашиник Н.А. Хромосомная индикация загрязнения окружающей среды // Тр. межд. конф. по анатомии и морфологии растений, посв. 150-летию со дня рождения И.П. Бородина.— Санкт-Петербург, 1997.— С. 328.

Резюме

Проведено цитогенетическое исследование семенного потомства пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в различных экологических условиях. Установлены значения цитогенетических показателей, характерные для естественного уровня мутагенеза данного вида. Выявлено, что у потомства усыхающих деревьев пихты из высокогорья Западного Саяна частота хромосомных мутаций, патологических митозов и микроядер выше в 1,5–2,0 раза, что может являться результатом длительного воздействия экстремальных факторов, и отражает высокую степень нарушенности экосистем в данном регионе.

The cytogenetic study of *Abies sibirica* seed progeny in different ecological conditions was carried out. The cytogenetical characteristics of *Abies sibirica* at natural mutagenesis were determined. The chromosome and genome mutations, pathologies of mitotic cycle and cells with micronuclei were recorded with high frequency in decline fir stands of West Sayan High Mountains. The revealed irregularities might be result of long-term exposure of extreme environmental factors and they probably reflect of high level of forest ecosystems decline.

КИРИЛЛОВА И.М., КАШИН А.С.

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

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *ANTENNARIA DIOICA* (L.) GAERTN. НА ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

В роде *Antennaria* (Asteraceae), в том числе, и у *A. dioica* (L.) Gaertn., широко распространен автономный гаметофитный апомиксис в регулярной форме (Хохлов и др., 1978; Bayer, Stebbins, 1983; Bierzychudek, 1985; Carman,

1995, 1997). Данный вид широко распространен на территории европейской части России. В средней полосе во всех областях довольно обычен, хотя к югу и юго-востоку встречается реже (Маевский, 2006). По Саратовской области проходит юго-восточная граница его ареала. Исследовали особенности семенного размножения данного вида на юго-восточной границе ареала.

Материалы и методы

Исследования проводили в вегетационный период 2007–2009 гг. в Татищевском (окрестности с. Б.Ивановка), Базарно-Карабулакском (окрестности с. Алексеевка), Хвалынском (окрестности с. Апалиха) районах Саратовской области и в Кузнецком (окрестности с. Дворики) районе Пензенской области. Районы исследования указаны в последовательности, соответствующей их пространственному расположению в направлении с юга на север. Исследовали семенную продуктивность растений в популяциях при двух режимах цветения: свободном цветении и беспыльцевом режиме цветения. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения соцветия с женскими цветками помещали под пергаментные изоляторы до полного созревания семян. Гаметофитный апомиксис диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме.

Исследуемый материал подвергали дополнительному цитоэмбриологическому контролю. Структуру мегагаметофита и семязачатка исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков (Негг, 1971).

Результаты и обсуждение

Как видно из табл. 1, в 2007–2008 гг. при свободном цветении реальная семенная продуктивность растений в популяциях *A. dioica* Татищевского, Б.-Карабулакского районов достоверно не различалась и была достаточно высокой (40,3–48,5%). В популяции из Хвалынского района в 2008 г. реальная семенная продуктивность при свободном цветении достоверно не отличалась от таковой в двух вышеперечисленных районов, однако в 2007 г. была в 1,5 раза выше, чем в остальных исследованных в этот год популяциях (67,6±6,5%).

В 2009 г. в популяциях семенная продуктивность при свободном цветении была значительно ниже, чем в предыдущие годы. Так в популяции Татищевского района она была на уровне 18,4±0,7%, а в популяции Кузнецкого района Пензенской области – 4,1±0,5%. Вероятно низкая реальная семенная продуктивность *A. dioica* в 2009 г. связана с чрезвычайной аридностью климатических условий в июне — июле. Так для г. Саратова среднемесячная температура в этот год наблюдения в июне — июле была более чем на 2,5 °С выше среднепогодной, а количество выпавших осадков составило лишь 3/5 от нормы. При этом в предыдущие годы наблюдений в эти месяцы либо среднемесячная температура и количество выпавших осадков были близки к среднепогодным (2007 г.), либо при относительной близости среднеме-

Таблица 1

Семенная продуктивность в популяциях *Antennaria dioica* в 2007–2009 гг.

Область	Район исследования	Завязываемость семян (%) при	
		свободном цветении	беспыльцевом режиме цветения
Саратовская	2007 г.		
	Хвалынский	67,6±6,5	0
	Татищевский	47,4±6,3	0
	Б.-Карабулакский	48,5±6,4	0
	2008 г.		
	Хвалынский	42,7±6,9	0
	Татищевский	43,2±4,5	0
	Б.-Карабулакский	40,3±6,9	0
	2009 г.		
	Хвалынский*	—	0
	Татищевский	18,4±0,7	0
Б.-Карабулакский*	—	0	
Пензенская	Кузнецкий	4,1±0,5	0,7±0,1

Примечание: *исследована семенная продуктивность только при беспыльцевом режиме цветения.

сячной температуры к среднегодовой количеству осадков превышало норму более чем в 1,5–2,0 раза (2008 г.). На то, что именно климатические условия, а не какие-то локальные по проявлению факторы внешней среды, сказывались, прежде всего, на семенной продуктивности *A. dioica*, указывает тот факт, что в конкретный год наблюдений тенденция снижения или повышения реальной семенной продуктивности была во всех популяциях одинаковой, несмотря на значительные расстояния между исследуемыми популяциями. В пользу того, что климатические условия именно этих месяцев сказывались на семенной продуктивности растений вида, говорит тот факт, что на территории области и в прилегающих регионах растения *A. dioica* именно в июне — июле проходят фенофазы цветения, завязываемости и созревания семян.

Интересно, что ни в один из трех лет исследований ни в одной популяции *A. dioica* на территории Саратовской области не имела место завязываемость семян при беспыльцевом режиме цветения (табл. 1). Это указывает на то, что растения данного вида во всех без исключения исследованных ценопопуляциях, произрастающих на территории Саратовской области, не воспроизводятся путем гаметофитного апомиксиса.

Отличные от этих данных результаты получены при исследовании популяции *A. dioica*, произрастающей в Кузнецком районе Пензенской области на расстоянии 100 и более километров на север и северо-запад от исследованных популяций Саратовской области. В этой популяции семенная продуктивность при беспыльцевом режиме была относительно мала ($0,7 \pm 0,1\%$). Однако, учитывая низкую семенную продуктивность в данной популяции в этот год наблюдения при свободном режиме цветения ($4,1 \pm 0,5\%$), обоснованно говорить о том, что реальная частота завязываемости семян путем апомиксиса в ней значительно выше, чем семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения. Она равна процентному отношению завязываемости семян при цветении в условиях беспыльцевого режима к завязываемости семян при свободном режиме цветения, т.е. $17,1 \pm 0,5\%$.

Таким образом, исследование семенной продуктивности в популяциях *A. dioica* при различных режимах цветения показало, что растения данного вида в популяциях Саратовской области, т.е. на юго-восточной границе ареала вида, воспроизводятся семенным путем исключительно через амфимиксис, в то время как севернее, т.е. ближе к центральной части ареала, — через факультативный апомиксис.

Цитоэмбриологическое исследование женской генеративной сферы растений *A. dioica*, проведенное в 2009 г. в тех же популяциях вида, подтвердило результаты исследования семенной продуктивности при различных режимах цветения. А именно, у растений популяций из различных районов Саратовской области, семенная продуктивность которых при беспыльцевом режиме цветения равнялась нулю (популяции Хвалынского, Татищевского, Базарно-Карабулакского районов), цитоэмбриологических признаков апомиксиса обнаружено не было (табл. 2).

В то же время у растений популяции, произрастающей в Пензенской области, в которой по семенной продуктивности выявлена частота апомиксиса около 17%, были обнаружены цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса, к числу которых относятся преждевременная эмбриония

Таблица 2

Результаты цитоэмбриологических исследований женской генеративной сферы растений популяций *Antennaria dioica* в 2009 г.

Район исследований	Доля семязачатков без признаков апомиксиса	Частота апомиксиса, %		
		всего	в том числе	
			преждевременная эмбриония	апоспория
Хвалынский	100	0	0	0
Татищевский	100	0	0	0
Б.-Карабулакский	100	0	0	0
Кузнецкий	$73,9 \pm 7,7$	$26,1 \pm 4,7$	$9,6 \pm 2,4$	$16,5 \pm 4,5$

(развитие зародыша без оплодотворения) и присутствие в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или эуспорическими зародышевыми мешками разных стадий формирования клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам. Частота апомиксиса, выявленная по цитоэмбриологическим признакам, у растений данной популяции была на уровне $26,1 \pm 4,7\%$ (табл. 2).

Клетки, подобные апоспорическим инициалам, формировались чаще всего ближе к антиподальной части эуспорического зародышевого мешка. Они в десятки раз превосходили размерами другие соматические клетки семязачатки, были близкими к сферической форме, имели крупное ядро, как правило, с одним крупным ядрышком. У части таких клеток, также как у одноядерных апоспоровых мешков, имелись две крупные вакуоли по полюсам и ядро — в центре. Среди соматических клеток семязачатки были зарегистрированы также клетки, морфология которых соответствовала двуядерным зародышевым мешкам. Они имели вытянутую форму, большие размеры и крупные ядра с большими ядрышками.

Известно, что начиная со стадии недифференцированного четырехядерного зародышевого мешка, апоспорические мешки, как правило, морфологически не отличаются от эуспорических. Остатки тетрады к этому времени чаще всего исчезают, а эуспорические зародышевые мешки элиминируют (Кашин, Шишкинская, 1999; Наумова, 2000). Поэтому установление апоспорической или эуспорической природы присутствующего в семязачатке зародышевого мешка на этих стадиях становится затруднительным. Исходя из этого, обоснованно полагать, что действительная частота апоспории у растений данной популяции выше обнаруженной по цитоэмбриологическим признакам, т.е. выше $9,6 \pm 2,4\%$, а значит и действительная частота апомиксиса в целом в популяции должна быть выше $26,1 \pm 4,7\%$.

Из литературы известно, что в роде *Antennaria*, в том числе, и у *A. dioica* широко распространен автономный гаметофитный апомиксис. Однако, как следует из полученных нами результатов, на территории Саратовской области растения вида размножаются только амфимиктично и/или вегетативно. Так как севернее Саратовской области, т.е. ближе к центру ареала, у растений *A. dioica* обнаружена способность к апомиксису, а в пределах области частота апомиксиса во всех популяциях равнялась нулю, указывает на то, что на юго-восточной границе ареала по причине аридности условий существования растения вида, в целом по ареалу характеризующаяся выраженностью апомиктичного пути воспроизводства, переходят на облигатно амфимиктичный путь формирования семян.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (Грант №08-04-00319).

Литература

1. *Абрамова Л.И.* Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений. Л.: Наука, 1988.— 61 с.
2. *Кашин А.С., Шишкинская Н.А.* Апомиксис: Учебное пособие. Саратов, 1999.— 102 с.

3. *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006.— 600 с.
4. *Наумова Т.Н.* Апоспория // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000.— С. 146–151.
5. *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.
6. Хромосомные числа цветковых растений. 1969.— 926 с.
7. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Asteraceae — *Menyanthes* — Л., 1990.— 509 с.
8. *Bayer R.J., Stebbins G.L.* Distribution of sexual and apomictic populations of *Antennaria parlinii* // *Evolution*. 1983. Vol. 37. P. 305–319.
9. *Bierzychudek P.* Patterns in plant parthenogenesis // *Experientia*. 1985. Vol. 41. P. 1255–1264.
10. *Carman J.G.* Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyploidy and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter*. 1995. №8.— P. 39–53.
11. *Carman J.G.* Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.*— 1997. Vol. 61. P. 51–94.
12. *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.

Резюме

Показано, что растения *Antennaria dioica* на юго-восточной границе ареала вида, воспроизводятся семенным путем исключительно через амфимиксис, в то время как севернее, т.е. ближе к центральной части ареала,— через факультативный апомиксис.

It is shown, that *Antennaria dioica* plants from the south-east border of an aerial are reproduce by seeds through amphimixis while to the north, on territory, that lays closer to the central part of an aerial,— through facultative apomixes.

Було встановлено, що рослини *Antennaria dioica* північно-східної мережі видового ареалу розмножуються насіннєвим шляхом завдяки амфиміксісу, в той час як далі на північ, тобто ближче до центральної частини ареалу,— завдяки факультативному апоміксісу.

КИРПИЧЁВА И.В.

Луганский национальный аграрный университет,
Украина, 91008, г. Луганск, ЛНАУ,
e-mail: kirinopsis@rambler.ru

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛИСТЬЕВ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

У растений дикого типа *Arabidopsis thaliana* розеточные и стеблевые листья простые. Имеется ряд генов (*ANGUSTIFOLIA1 (AN1)*, *ANGUSTIFOLIA3 (AN3)*, *ASYMMETRIC LEAVES1 (AS1)*, *ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2)*, *КОМПАКТА3 (CP3)* и др.) [1, 6, 7, 8, 10, 11, 12], изменяющих отношение

длины листовой пластинки к её ширине и поэтому в той или иной степени влияющих на форму листовой пластинки. С целью изучения совместного действия аллелей-уменьшителей и аллелей-увеличителей на форму листьев у арабидопсиса нами созданы двойные рецессивы, носители таких аллелей. Поскольку димутантные линии с новой формой листовых пластинок не укладываются в рамки существующих классификаций, предлагаем нашу классификацию формы простых листьев.

Материалы и методы

В работе использованы семена гомозиготных мутантных линий *an3-1*, *cp3-1* и *asl-1* полученные из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (NASC) [9]. Линия *an1* была выделена сотрудниками кафедры биологии растений Луганского НАУ из димутантной линии *an1-1*, *dis1-1* (N2, NASC) [3]. При создании димутантов *asl-1*, *cp3-1* и *an1-1*, *an3-1* использовали гибридизацию с последующим отбором интересующих нас рекомбинантов в расщепляющихся поколениях. Растения выращивали по известной методике в лаборатории светокультуры ЛНАУ [3]. Сравнимые линии выращивали одновременно при соблюдении принципа полной рендомизации. Объём выборки по каждой из линий составлял не менее 40 шт.

Результаты и обсуждение

Учитывая достоинства и недостатки известных классификаций [2, 4, 5], предлагаем нашу классификацию (рис. 1). В случае, когда длина листовой пластинки составляет менее 0,7 её ширины, то есть ширина листа в >1,4 раза превышает длину, лист называется широким.

Если отношение длины листовой пластинки к её ширине варьирует от 0,7 до 1,4 раз, лист называется округлым; если длина листовой пластинки

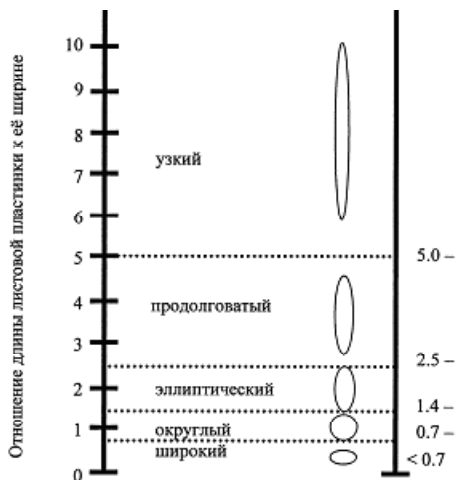


Рис. 1. Классификация формы простых листьев по признаку “отношение длины листовой пластинки к её ширине”

превышает ширину в 1,4–2,5 раза лист называется эллиптическим; если длина листовой пластинки превышает ширину в 2,5–5 раз, лист называется продолговатым; если длина листовой пластинки превышает ширину более чем в 5 раз, лист называется узким. В результате проведенных исследований у растений арабидопсиса обнаружены практически все возможные формы листовых пластинок (кроме узкого листа). В частности, у растений димутантной линии *as1, cp3* ширина листовой пластинки больше длины, лист широкий. Такой лист у арабидопсиса раньше не был известен.

Все листья мутантов *an1* и *an3*, как и димутанта *an3, an1* более узкие, чем у WT. Из всех изученных листьев по соотношению длины листовой пластинки и её ширины самые большие значения получены у мутантной линии *an3, an1*. Все розеточные листья этой линии являются более узкими по сравнению с диким типом и родительскими линиями. У исходной базовой линии *Ler*, а также мутантных линий (кроме линий *as1* и *as1, cp3*) каждый последующий из изученных листьев более вытянутый.

Самый узкий первый, третий и последний розеточный лист у мутантной линии *an3, an1*. Влияние мутации *an3* на третий розеточный лист не наблюдалось. На последний розеточный лист *an3* действует примерно в равной степени с аллелем *an1-1*. В целом, аллели *an1-1* и *an3-1* увеличивают отношение длины листовой пластинки к её ширине. Однако первый, третий и последний листья, как и у дикого типа, всё же относятся к эллиптическим. При совместном действии аллелей *an1-1* и *an3-1* отношение длины листовой пластинки к её ширине оказывается ещё больше. В результате наиболее развитый лист у димутанта продолговатой формы (рис. 2).

У линий *as1* и *cp3* первый розеточный лист округлой формы, также как и у дикого типа. Меньше на отношение длины листовой пластинки к её

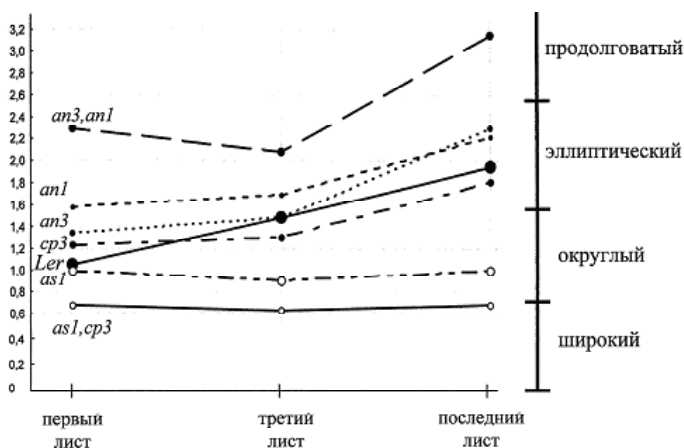


Рис. 2. Отношение длины листовой пластинки к её ширине у розеточных листьев растений разных генотипов

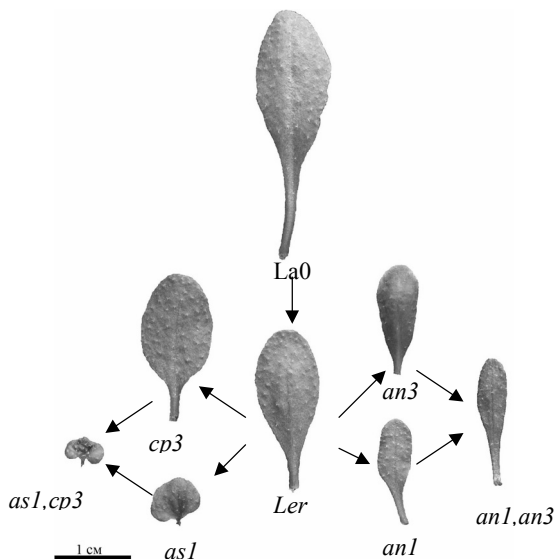


Рис. 3. Изменения наиболее развитых (последних) розеточных листьев под влиянием мутантных аллелей *er*, *an1*, *an3*, *as1* и *cp3*

ширине первого листа влияет мутация *as1*. Мутации *as1-1* и *cp3-1* уменьшают отношение длины листовой пластинки к её ширине третьего и последнего листа. В результате розеточные листья (за исключением наиболее развитых последних листьев у линии *cp3-1*) округлые. При взаимодействии этих мутаций соотношение длины и ширины уменьшается и приводит к формированию широких по форме листьев, как первого, так и третьего и последнего наиболее развитого розеточного листа (рис. 3). На рис. 3. представлены фото листьев, размеры которых близки к средним соответствующих линий.

Хорошо видно, как изменяются линейные размеры, площадь листовых пластинок и отношения длины листовой пластинки к её ширине. У исходного экотипа *La0* и *Ler* листья эллиптические. Совместное действие двух аллелей уменьшителей *as1-1* и *cp3-1* сильнее уменьшает отношение длины листовой пластинки к её ширине, чем каждый из этих аллелей порознь, в результате у двойного мутанта *as1, cp3* наиболее развитый розеточный лист широкий (рис. 3). Два плюс-аллеля *an1-1* и *an3-1* сильнее, каждая одиночная мутация, увеличивают отношение длины листовой пластинки к её ширине, в результате у двойного мутанта *an1-1, an3-1* листья продолговатые.

Выводы

1. В онтогенезе у всех исследованных линий, за исключением *as1-1* и *as1-1, cp3-1*, форма каждого последующего настоящего листа обычно более вытянутая.

2. Аллели *an1-1* и *an3-1* увеличивают отношение длины листовой пластинки к её ширине. Однако первый, третий и последний листья, как и у дикого типа, всё же относятся к эллиптическим.

3. При совместном действии аллелей *an1-1* и *an3-1* отношение длины листовой пластинки к её ширине оказывается еще больше. В результате наиболее развитый лист у димутанта продолговатой формы.

4. Рецессивные мутации *as1-1* и *cp3-1* уменьшают отношение длины листовой пластинки к её ширине. В результате розеточные листья (за исключением наиболее развитых последних листьев у линии *cp3-1*) округлые.

5. При совместном действии аллелей *as1-1* и *cp3-1* отношение длины листовой пластинки к её ширине оказывается менее 1, так что лист можно считать не округлым, а широким.

Литература

1. Бу Х.Ч., Ондар У.Н., Солдатова О.П. Особенности проявления новых аллелей генов *AS1* и *AS2* контролирующих морфогенез листа *Arabidopsis thaliana* // Онтогенез.— 2008.— Т. 39, №1.— С. 8–14.

2. Практикум по анатомии и морфологии растений: Учеб. пособие / Бавтуто Г.А., Ерей Л.М.— Минск.: Новое знание, 2002.— 464 с.

3. Соколов И.Д., Сигидиненко Л.И., Соколова Е.И. и др. Lugansk Arabidopsis seed stock center. Каталог генетической коллекции.— Элтон-2.— 2009.— С. 60.

4. Жуковский П. М. Ботаника.— М.: Колос, 1982.— 623 с.

5. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1956.— 302 с.

6. Byrne M., Barley R., Curtis M. et al. *Asymmetric leaves1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis* // Nature.— 2000.— V. 408.— P. 967–971.

7. Iwakawa H., Ueno Y., Semiarti E. et al. The *ASYMMETRIC LEAVES2* gene of *Arabidopsis thaliana*, required for formation of a symmetric flat leaf lamina, encodes a member of a novel family of proteins characterized by cysteine repeats and a leucine zipper // Plant Cell Physiol.— 2002.— V. 43.— P. 467–478.

8. Mary E., Byrne, Joseph Simorowski and Robert A. Martienssen *ASYMMETRIC LEAVES1* reveals *knox* gene redundancy in *Arabidopsis thaliana* // Development.— 2002.— V. 129.— P. 1957–1965.

9. Seed List. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre.— Nottingham: The University of Nottingham, 1994.— 147 p.

10. Semiarti E., Ueno Y., Tsukaya H. et al. The *ASYMMETRIC LEAVES2* gene of *Arabidopsis thaliana* regulates formation of a symmetric lamina, establishment of venation and repression of meristem-related homeobox genes in leaves // Development.— 2001.— V. 128.— P. 1771–1783.

11. Tsuge T., Tsukaya H. and Uchimiya H. Two independent and polarized processes of cell elongation regulate leaf blade expansion in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Development.— 1996.— Vol. 122.— P. 1589–1600.

12. Xu L., Xu Y., Dong A. et al. Novel *as1* and *as2* defects in leaf adaxial — abaxial polarity reveal the requirement for *ASYMMETRIC LEAVES1* and 2 and *ERECTA* functions in specifying leaf adaxial identity // Development.— 2003.— V. 130.— P. 4097–4107.

Резюме

При сумісній дії в димутанта *an1,an3* формується розеткове листя довгастої форми. Рецесивні мутації *as1-1* і *cp3-1* зменшують відношення довжини листової

пластинки до її ширини. При їх спільній дії відношення довжини листової пластинки до її ширини виявляється менше 1, так що лист можна вважати не округлим, а широким.

При совместном действии у димутанта *an1,an3* формуються розеточні листя продолговатої форми. Рецесивні мутації *as1-1* і *cp3-1* зменшують відношення довжини листової пластинки до її ширини. При їх совместном действии відношення довжини листової пластинки до її ширини зменшується менше 1, так що лист можна вважати не округлим, а широким.

It was stated that mutant alleles of *an1-1* and *an3-1* is increased by attitude of length of sheet plate toward its width. Interaction of genes *AN1* and *AN3* results in forming of rosette-like leaves of oblong form *an1,an3*. The recession mutations of *as1-1* and *cp3-1* diminish attitude of length of sheet plate toward its width. At united their action attitude of length of sheet plate toward its width appears less than 1, so that a sheet can be considered not rounded, but wide.

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

¹Институт защиты растений УААН, Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 33, e-mail: sia1@abc.com.ua

²ГУ “Институт пищевой биотехнологии и геномики НАНУ”, Украина, 04123, г. Киев, Осиповского 2а

ВЛИЯНИЕ ПРИСУТСТВИЯ РЖАНОЙ 1BL/1RS ТРАНСЛОКАЦИИ НА ПРИЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТИ У РАСТЕНИЙ F₂ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ОТ СКРЕЩИВАНИЯ ПОЧТИ ИЗОГЕННЫХ ЛИНИЙ ПО ГЛИАДИНОВЫМ ЛОКУСАМ

Ржаная 1BL/1RS транслокация (транслокация короткого плеча хромосомы 1R ржи на длинное плечо хромосомы 1B пшеницы) является наиболее распространенной интрогрессией среди коммерческих сортов мягкой пшеницы [1]. Источником 1BL/1RS транслокации у подавляющего большинства современных сортов мягкой пшеницы является линия Riebesel 47–51, созданная Г. Рибезелем (Riebesel), с транслокацией от ржи Petkus (2x) [1]. Среди сортов украинской селекции зоны Лесостепи, созданных в последние 15 лет, ее частота достигла 40% [2]. В то же время, известно, что присутствие в геноме мягкой пшеницы 1BL/1RS транслокации оказывает отрицательный эффект на хлебопекарные качества [3]. На 1BL/1RS транслокации находится ряд генов устойчивости к болезням и вредителям: *Pm8* — ген устойчивости к мучнистой росе (возбудитель — *Erysiphe graminis*), *Sr31* — ген устойчивости к стеблевой ржавчине (возбудитель — *Puccinia graminis*), *Lr26* — ген устойчивости к бурой ржавчине (возбудитель — *Puccinia recondita*) и *Yr9* — ген устойчивости к желтой ржавчине (возбудитель — *Puccinia striiformis*) [4]. Во многих работах показано, что присутствие 1BL/1RS транслокации в геноме пшеницы повышает урожайность и экологическую ста-

бильность [5–7]. Одной из причин этого может быть ее положительное влияние на биомассу корней [7]. Однако, в некоторых работах обнаружен отрицательный эффект 1BL/1RS транслокации на урожайность. Так, при выращивании популяций рекомбинантно-инбредных линий яровой пшеницы в условиях засухи была выявлена связь присутствия транслокации со снижением урожая зерна [8].

Задачей нашей работы являлось изучение проявления QTL признаков продуктивности на хромосомных плечах 1BS и 1RS у популяций растений F_2 , выращенных в разных условиях.

Материалы и методы

Материалом исследования служили растения F_2 от реципрокного скрещивания почти изогенных линий по глиадиновым локусам GLI-D1-4 × GLI-B1-3. Линии созданы М.М. Копусем на основе сорта озимой мягкой пшеницы Безостая 1 [9]. Популяции растений (пять популяций) выращены широкорядным посевом на опытных участках в г. Киеве (урожай 2004 и 2006 г., Институт агроэкологии и биотехнологии УААН; 1,2-м ряды, 30 см между рядами, 5 см между растениями), г. Одессе (2004 г., 2006 г., Селекционно-генетический институт УААН; 2-м ряды, расстояние между рядами 26 см, 5 см между растениями) и Мироновского института пшеницы им. В.М. Ремесла (2005 г.). Количество проанализированных растений каждой популяции приведено в табл. 1. Каждое растение F_2 охарактеризовано по признакам “число продуктивных стеблей с растения”³ и “масса зерна с растения” и по аллельным состояниям проламиновых локусов.

Электрофорез проламинов 7–15 зерновок каждого растения F_2 проводили в кислой среде в 10% полиакриламидном геле [10]. Аллели по маркерным локусам *Gli-B1* и *Gli-D1* обозначали по каталогу Metakovsky (1991) [11]. Родительские формы имеют следующие формулы по исследуемым маркерным локусам Линия GLI-B1-3: *Gli-B-1l Gli-D1b*. Линия GLI-D1-4: *Gli-B-1b Gli-D1j*. Аллель *Gli-B1l* — маркер ржаной 1BL/1RS транслокации [3, 11].

Растения группировали в классы в зависимости от аллельных состояний по маркерным локусам. Достоверность разницы между средними значениями признака у классов с разными генотипами определяли с помощью *t* критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Для изучения признаков урожайности с помощью генетических маркеров были использованы популяции растений F_2 , расщепляющиеся только по двум локусам *Gli-B1* и *Gli-D1*. Поскольку линия GLI-B1-3 несет ржаную транслокацию 1BL/1RS (аллель *Gli-B1l*), то соответственно, исходные формы различаются по короткому плечу хромосомы 1B. Следует отметить, что аллели *Gli-B1b* и *Gli-B1l* — это доминирующие аллели по локусу и *Gli-B1* среди современных сортов селекции Лесостепи Украины [2]. Популяции растений F_2 выращивали в двух агроэкологических зонах — Лесостепь (г. Киев, г. Мироновка) и Степь (г. Одесса) в разные годы.

Таблица 1

Различия по признаку число продуктивных стеблей с растения между группами растений F_2 с разным генотипом по *Gli-B1* при выращивании в разных условиях, среднее значение признака в популяции (\bar{x}) и стандартная ошибка (SE)

Место и год выращивания	Число растений F_2	Число продуктивных стеблей с растения, шт			
		$\bar{x} \pm SE$	Разница между классами по <i>Gli-B1</i>		
			<i>b.l-l.l</i>	<i>b.b-l.l</i>	<i>b.l-b.b</i>
Одесса 2004	414	5,77 \pm 0,11	0,85** (14%) ^a	+0,47	+0,38
Киев 2004	305	7,54 \pm 0,26	1,43* (19%)	1,54* (20%)	-0,11
Мироновка 2005	393	3,62 \pm 0,10	0,50* (14%)	1,0* (28%) <i>Gli-D1b.j</i>	-0,28
Киев 2006	709	8,22 \pm 0,15	1,66* (20%) <i>Gli-D1b.b</i> ^b	1,40*** (17%)	-0,72* (9%)
Одесса 2006	785	4,04 \pm 0,07	0,63** (14%)	+0,52	+0,12

Здесь и в табл. 2 * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

^a В скобках приведено отношение разницы между классами по *Gli-B1* к среднему значению в данном варианте выращивания в %.

^b Достоверные различия наблюдаются только на указанном генетическом фоне по локусу *Gli-D1*.

Достоверные различия по признаку “число продуктивных стеблей с растения” в зависимости от аллельного состояния по локусу *Gli-B1* наблюдались во всех вариантах выращивания (табл. 1). Во всех проанализированных вариантах гетерозигота по присутствию ржаной транслокации имела преимущество над гомозиготой по этой транслокации. Разница между этими классами растений оставалась стабильной в разных средовых условиях и составляла в большинстве случаев 14% от среднего числа продуктивных стеблей с растения в популяции. В популяции Киев 2006 достоверные различия между этими классами растений наблюдались только на генетическом фоне *Gli-D1b.b* и составляли 20% от среднепопуляционного значения. Достоверные различия между классами гомозигот по *Gli-B1* наблюдались при выращивании популяций в условиях Лесостепи (Киев, Мироновка), где растения, гомозиготные по присутствию 1B1/1RS транслокации формировали меньшее число продуктивных стеблей, и отсутствовали в условиях г. Одессы. Различия между классом гетерозигот по присутствию транслокации и гомозигот по плечу 1BS (*Gli-B1b.b*) были недостоверны, за исключением одного варианта (Киев 2006).

Признак “масса зерна с растения” является интегральным признаком — он зависит как от количества продуктивных стеблей, так и от озерненности колоса и массы зерновки. В большинстве вариантов выращивания, кроме варианта Одесса 2004, гомозиготы по присутствию ржаной транслокации имели достоверно меньшую массу зерна с растения, чем гетерозиготы и

Таблица 2

Различия по признаку масса зерна с растения между группами растений F_2 с разным генотипом по *Gli-B1* при выращивании в разных условиях, среднее значение признака в популяции (\bar{x}) и стандартная ошибка (SE)

Место и год выращивания	Масса зерна с растения			
	$\bar{x} \pm SE$	Разница между классами по <i>Gli-B1</i>		
		<i>b.l-l.l</i>	<i>b.b-l.l</i>	<i>b.l-b.b</i>
Одесса 2004	8,18±0,22	+0,9	+0,27	+0,59
Киев 2004	14,41±0,61	3,03* (21%)	3,84* (27%)	-0,8
Мироновка 2005	4,74±0,18	1,28** (27%) <i>Gli-D1b.j</i>	2** (42%) <i>Gli-D1b.j</i>	1,47* (31%) <i>Gli-D1j.j</i>
Киев 2006	12,26±0,31	4,52*** (37%) <i>Gli-D1b.b</i>	2,46** (20%)	-2,37
Одесса 2006	5,92±0,11	1,05*** (17%)	0,59* (10%)	+0,46

гомозиготы по плечу 1BS (табл. 2), однако величина различий варьировала в зависимости от среды выращивания. На определенных генетических фонах по локусу *Gli-D1* различия достигали почти 40% от среднепопуляционного значения массы зерна с растения (Киев 2006, Мироновка 2005).

Таким образом, при исследовании популяций, выращенных в пяти разных почвенно-климатических условиях, нами обнаружено преимущественно отрицательное влияние присутствия транслокации в двух дозах (гомозиготы) как на урожай зерна (масса зерна с растения), так и его компонент (число продуктивных стеблей) по сравнению с гомозиготами с пшеничным аллелем *Gli-B1b*. Присутствие транслокации в гетерозиготном состоянии не снижало показателей продуктивности. Эффект присутствия ржаной транслокации зависит от взаимодействия с другими локусами (в нашем случае с локусом *Gli-D1*).

Высокая частота сортов с 1BL/1RS транслокацией среди современных сортов селекции Лесостепи Украины, предполагает ее адаптивное значение [3]. Возможно, отрицательный эффект транслокации на урожайность, полученный в наших исследованиях, связан с изменившимися климатическими условиями 2004–2006 гг., по сравнению с предыдущими годами. Это указывает на необходимость анализа связи показателей продуктивности разных генотипов с метеорологическими условиями года и анализа популяций в более разнообразных условиях внешней среды.

Литература

1. Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. // Euphytica.— 1998.— 100.— P. 323–340.
2. Kozub N.A., Sozinov I.A., Sobko T.A., Kolyuchii V.T., Kuptsov S.V., Sozinov A.A. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine // Цитология и генетика.— 2009.— 43, №1.— С. 69–77.

3. Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции.— М.: Наука.— 1985.— 272 с.
4. 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.
5. Moreno-Sevilla B., Baenzinger P.S., Peterson C.J., Graybosch R.A., McVey D.V. The 1BL/1RS translocation: agronomic performance of F₃ derived line from a winter wheat cross // Crop. Sci.— 1995.— 35, №4.— P. 1051–1055.
6. Villareal R.L., Rajaram S., Mujeeb-Kazi A., Del-Toro E. The effect of chromosome 1B/1R translocation on the yield potential of certain spring wheats (*Triticum aestivum* L.) // Plant Breed.— 1991.— 106.— P. 77–81.
7. Ehdale B., Whitkus R.W., Waines J.G. Root biomass, water-use efficiency, and performance of wheat rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat 'Pavon' // Crop Science.— 2003.— 43.— P. 710–717.
8. Mathews K.L., Malosetti M., Chapman S., McIntyre L., Reynolds M., Shorter R., Eeuwijk F. van Multi-environmental QTL mixed models for drought stress adaptation in wheat // Theor. Appl. Genet.— 2008.— 117.— P. 1077–1091.
9. Колуць М.М. О естественной геногеографии глиадиновых аллелей у озимой мягкой пшеницы // Селекция и семеноводство.— 1994.— №5.— С. 9–14.
10. Козуб Н.А., Созинов И.А. Особенность расщепления по аллелям глиадин-кодирующего локуса *Gli-B1* у гибридов озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика.— 2000.— 34, №2.— С. 69–76.
11. Metakovsky E.V. Gliadin allele identification in common wheat. II Catalogue of gliadin alleles in common wheat // J. Genet. Breed.— 1991.— 45.— P. 325–344.

Резюме

Проведен анализ по признакам продуктивности популяций растений F₂ озимой мягкой пшеницы от скрещивания почти изогенных линий, различающихся по наличию ржаной 1BL/1RS транслокации и по глиадиновому локусу *Gli-D1*. Популяции выращены в пяти разных почвенно-климатических условиях. Обнаружен преимущественно отрицательный эффект гомозиготности по транслокации на урожайность по сравнению с гомозиготами с плечом 1BS сорта Безостая 1. Величина эффекта зависела от условий выращивания.

Проведено аналіз за ознаками продуктивності популяцій рослин F₂ озимой м'якої пшениці від схрещення майже ізогенних ліній, що відрізняються за присутністю житньої 1BL/1RS транслокації та за гліадиновим локусом *Gli-D1*. Популяції вирощено в п'яти різних ґрунтово-кліматичних умовах. Виявлено переважно негативний ефект гомозиготності за транслокацією на урожайність порівняно з гомозиготами за плечем 1BS сорту Безоста 1. Величина ефекту залежала від умов вирощування.

Populations of winter common wheat F₂ plants from crossing near-isogenic lines differing in the presence of the rye 1BL/1RS translocation and in alleles at the *Gli-D1* locus were analyzed in five environments. The negative effect of homozygosity for the translocation on yield traits in comparison with homozygotes for chromosome arm 1BS of Bezostaya 1 was revealed in most cases and its magnitude depended on the environment.

КОРОБОВА А.В., ВЫСОЦКАЯ Л.Б.

Учреждение РАН Институт биологии Уфимского научного центра РАН,
Россия, 450054, Уфа, пр. Октября, 69
e-mail: muksin@mail.ru

РОСТ И СОДЕРЖАНИЕ ГОРМОНОВ У РАСТЕНИЙ АРАБИДОПСИСА ДИКОГО ТИПА И ЭТИЛЕННЕЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ МУТАНТОВ В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Относительная активация роста корней — важная адаптивная реакция растений, обеспечивающая их приспособление к дефициту элементов минерального питания и воды. Известно, что дефицит ионов в почве изменяет концентрацию ряда гормонов в растении [1, 2 и др.], роль каждого из которых в снижении соотношения побег/корень в настоящее время до конца не определена. В изучении регуляции роста растений большое внимание исследователи уделяют этилену [3, 4, 5]. Долгое время считалось, что этилен является ингибитором роста растений [6]. Однако в последнее время появились данные о том, что в некоторых условиях этилен может оказывать стимулирующее влияние на рост растений [5], и роль этого гормона в росте ответе растений на недостаток минеральных веществ в среде требует дальнейшего изучения. В наших экспериментах мы сделали попытку комплексно изучить гормональную регуляцию ростовой реакции корней растений на дефицит питания: в побегах и корнях одних и тех же растений мы определили содержание абсцизовой кислоты (АБК), индолилуксусной кислоты (ИУК) и цитокининов, при этом параллельное измерение концентрации гормонов в побегах и корнях этиленнечувствительных мутантных растений позволило нам обсуждать роль этилена в регуляции относительной активации роста корней.

Материалы и методы

Объектом исследования служили растения арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) дикого типа (col) и этиленнечувствительные мутанты (etr). Для синхронизации прорастания семена инкубировали 3-е суток при +4 °С, затем проращивали в сосудах с песком, насыщенным 100%-ным питательным раствором Хогланда-Арнона, в климокамере при температуре 23 °С, освещенности 120 $\mu\text{моль фотонов}/(\text{м}^2\cdot\text{с})$ и относительной влажности воздуха 60%.

Через 3 недели для создания дефицита минерального питания половину сосудов с песком с дикими и мутантными растениями промыли дистиллированной водой, в оставшиеся сосуды добавили дистиллированную воду до полного насыщения песка (“контроль”).

Через неделю после создания дефицита веществ измеряли массу побегов и корней, вычисляли соотношение массы побег/корень. В это же время побеги и корни гомогенизировали и помещали в 80%-ный этанол для экстракции гормонов. Содержание гормонов (АБК, ИУК, цитокининов)

определяли с помощью иммуноферментного анализа после предварительной очистки и концентрирования.

Результаты и обсуждение

Мы обнаружили, что через неделю после отмывания ионов из песка в контроле соотношение массы побега и корня было в 2,5 раза выше у мутантных растений по сравнению с чувствительными к этилену растениями арабидопсиса за счет уменьшения массы их корня. Возникает предположение, что этиленовый сигналинг необходим для поддержания аттрагирующей способности корней. Резкое снижение уровня минерального питания вызывало типичную ростовую реакцию у чувствительных к этилену растений: рост корней снижался в меньшей степени, чем рост побега и, соответственно, соотношение массы побега и корня уменьшалось, свидетельствуя об относительной активации роста корней (соотношение побег/корень $1,3 \pm 0,3$ у растений оптимального питания и $0,81 \pm 0,1$ соответственно с дефицитной питательной среды). У мутантных растений дефицит ионов вызывал еще более резкое снижение соотношения массы побега и корня, чем у чувствительных к этилену растений. Это происходило за счет резкого возрастания массы корней. Создается впечатление, что этилен тормозил накопление биомассы корней на фоне дефицита питания у чувствительных к нему растений. Данное предположение не противоречит литературным данным, так как показано, что этилен может по-разному влиять на растения разного возраста [5].

Под влиянием дефицита минеральных веществ изменение содержания цитокининов, АБК и ИУК в побегах и корнях мутантных растений происходило сходным образом с гормональной реакцией растений дикого типа. Отмывание ионов из песчаной почвы приводило к увеличению концентрации цитокининов в побегах и уменьшению — в корнях растений, испытывающих дефицит питания, по сравнению с контролем. Содержание АБК в корнях растений обоих генотипов в условиях дефицита веществ также снижалось, в побегах растений дикого типа концентрация этого гормона была на уровне контроля, у мутантных же растений в условиях нехватки веществ происходило некоторое накопление АБК. Содержание ИУК в побегах растений обоих генотипов под влиянием недостатка ионов увеличивалось, а в корнях происходило небольшое снижение концентрации этих гормонов. Сходство гормональной реакции растений обоих генотипов на дефицит питания свидетельствует о ее независимости от чувствительности растений к этилену. По-видимому, этилен напрямую может регулировать рост побегов и корней растений в условиях дефицита минерального питания, так как степень относительной активации роста корней была разной в зависимости от наличия чувствительности к этилену.

Выводы

1. Растения арабидопсиса как дикого типа, так и этиленнечувствительные мутанты в условиях недостатка минерального питания проявляют важную адаптационную ростовую реакцию — относительную активацию роста корней. У мутантных растений данная реакция более выраженная, главным образом, за счет резкого возрастания массы корней.

2. Изменения в содержании цитокининов, АБК и ИУК в тканях растений обоих генотипов носили сходный характер, и разная степень активации роста корней растений дикого типа и этиленнечувствительных мутантов связана, по-видимому, с действием самого этилена.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 09-04-00942-а.

Литература

1. *Dodd I.C., Tan L.P., He J.* Do increases in xylem sap pH and/or ABA concentration mediate stomatal closure following nitrate deprivation? // *J. Exp. Bot.*— 2003.— Vol. 54.— P. 1281–1288.

2. *Rahayu Y.S., Walch-Liu P., Neumann G., Romheld V., von Wiren N., Bangerth F.* Root-derived cytokinins as long-distance signals for NO₃⁻ induced stimulation of leaf growth // *J. Exp. Bot.*— 2005.— Vol. 56.— P. 1143–1152.

3. *Kieber J.J.* The ethylene signal transduction pathway in *Arabidopsis* // *J. Exp. Bot.*— 1997.— Vol. 48.— P. 211–218.

4. *Zhang Y.-J., Lynch J.P., Brown K.M.* Ethylene and phosphorus availability have interacting yet distinct effects on root hair development // *J. Exp. Bot.*— 2003.— Vol. 54.— P. 2351–2361.

5. *Pierik R., Tholen D., Poorter H., Visser E.J.W. and Voesenek A.S.J.* The Janus Face of Ethylene: Growth Inhibition and Stimulation // *Plant Sci.*— 2006.— Vol. 11.— P. 176–183.

6. *Abeles F.B., Morgan P.W., Saltveit M.E.* Ethylene in Plant Biology.— San Diego, CA, USA.— 1992.— 398 p.

Резюме

Обнаружена более выраженная относительная активация роста корней в условиях дефицита питания у этиленнечувствительных мутантных растений арабидопсиса по сравнению с растениями дикого типа. Независимость изменений в содержании цитокининов, АБК и ИУК в тканях растений от чувствительности к этилену говорит в пользу непосредственного участия этилена в регуляции роста при дефиците питания.

Relative root growth activation of *Arabidopsis* ethylene insensitive mutants under mineral deficiency was found to be more marked than that of wild-type plants. Cytokinin, ABA and IAA content was independent of plant ethylene sensitivity indicating that ethylene itself can regulate plant growth under starvation.

КОСТЕНКО С.О., КОНОВАЛ О.М., СИДОРЕНКО О.В., СПИРИДОНОВ В.Г.

Національний університет біоресурсів і природокористування України,

вул. Генерала Радімцева, 19, Київ, Україна, 03041

e-mail: swetakostenko@mail.ru, oxanakonoval@mail.ru

ГЕНЕТИЧНИЙ МОНІТОРИНГ СВИНЕЙ ВЕЛИКОЇ БІЛОЇ ПОРОДИ ЗА ГЕНАМИ *ESR* ТА *MC4R*

В сучасних умовах пошуку методів інтенсифікації тваринництва роль свинарства є особливо актуальною, тому пошук та реалізація будь-яких невикористаних резервів для збільшення виробництва товарної свинини і зниження її собівартості набуває державного значення.

Дослідження зарубіжних та вітчизняних вчених, зокрема Метлицької (2001), Сулімової П.Н., (2008); Шейко І.П., Лобан Н.А., Валюк О.Я. Саєнко А.М., Балацького В.М. (2009), Епішко О.А., Епішко Т.І., Калашнікової Л.А. (2009) та багатьох інших свідчать про необхідність базування селекційного процесу сільськогосподарських тварин і, свиней, зокрема, на принципі насичення популяції генетичними маркерами бажаного спадкового матеріалу. На сучасному етапі, найбільш інформативними маркерами є молекулярно-генетичні системи, що базуються на визначенні поліморфних послідовностей ДНК. Розвиток методів аналізу поліморфізму ДНК з використанням полімеразної ланцюгової реакції відкрив перед дослідниками великі можливості не тільки щодо встановлення фундаментальних закономірностей формування генофонду в процесі спрямованого відбору, а також для вирішення прикладних задач селекції [13].

Фертильність та швидкість приросту живої маси вважаються двома із найважливіших ознак продуктивності свиней.

Серед генів, що асоційовані з показниками відтворних функцій свиней, на сьогодні ген естроген-рецептору (*ESR*) вважається найкращим маркером для селекції [4, 6] та є найбільш вивченим. Типування *A*- і *B*-алелів гену *ESR*, має практичний інтерес, оскільки *B*-алель корелює з вищими показниками багатоплідності [5, 7, 8, 9, 15]. Через даний ген реалізується дія статевих гормонів естрогенів. В організмі самок естрогени регулюють ріст та розвиток яєчників, дозрівання овоцитів, морфологічну та функціональну будову матки, приживлюваність ембріонів, посилюють розвиток молочної залози, стимулюють біосинтез білків, жирів та глікогену [2, 5].

Рецептор меленокортину-4 асоційований з регулюванням травлення [1], засвоєнням поживних речовин, збільшенням приросту живої маси [3]. Місенс мутація Asp298Asn в амінокислотній послідовності цього рецептору у свавців сприяє ожирінню [12], носії генотипу *PP* мають переваги над тваринами з генотипом *MM* за відгодівельними та м'ясними якостями [1].

Відтворення тварин, які несуть бажаний генотип, дозволяє пришвидшити селекційний процес і покращити продуктивні якості племінних тварин. Тому виникає необхідність вивчення племінного ядра свиней. Щоб уникнути небажаної генетичної мінливості тварин необхідним стає контроль її в популяції по частотам генів поліморфних локусів. Таким чином, стає актуальним дослідження стану популяцій, їх динаміки на генетичному рівні, на рівні послідовностей ДНК, які впливають на такі показники продуктивності, як плідність та швидкість приросту живої маси.

Мета нашого дослідження полягала у вивченні поліморфізму та встановленні частот за генами *ESR* та *MC4R* у свиней на прикладі англійської селекції великої білої породи господарства СТОВ ПЗ "Калитянський бекон".

Матеріали і методи

Дослідження проводили у відділі молекулярної діагностики Української лабораторії якості і безпеки продукції АПК Національного університету біоресурсів і природокористування України (УЛЯБП АПК НУБіПУ) та у

відділі генетики Інституту розведення і генетики тварин НААНУ. Досліджували племінних свиней, що утримуються у СТОВ ПЗ “Калитянський бекон” (ВАТ “агрокомбінат “Калита”) Київської області Броварського району. Для дослідження використовували кров та волосяні фолікули. Генетичний аналіз свиней проводили методом ПЛР-ПДРФ (полімеразна ланцюгова реакція, поліморфізм довжин рестрикційних фрагментів) за методикою, розробленою Українською лабораторією якості і безпеки продукції агропромислового комплексу НУБіПУ [10].

Після ампліфікації за генами *ESR* та *MC4R*, в отриманий продукт вносили рестриктази *Pvu II* та *Taq I*, інкубували при 37 °С впродовж 12–16 год. Рестрикційні фрагменти розділяли в 4%-вому агарозному гелі. Візуалізацію електрофореграм проводили на транслюмінаторі в УФ-світлі. Після дії рестриктази *PvuII* генотип *AA* характеризується фрагментом розміром 120 п.н., *BB* — 65 та 55 п.н., а генотип *AB* — 120, 65, та 55 п.н., відповідно. Після дії рестриктази *TaqI* генотип *MM* характеризується наявністю продуктів розміром 156 п.н. та 70 п.н., *PM* — 226, 156 та 70, *PP* — 226 п.н., відповідно. Біометричну обробку результатів досліджень виконували загальноприйнятими методами (Н.А. Плехинский, 1969; Л.А. Животовский, 1999).

Результати та обговорення

В результаті дослідження особливостей генетичної структури племінного ядра свиней породи велика біла у СТОВ ПЗ “Калитянський бекон” протягом 2006–2007 рр. та 2008–2009 рр. За локусами господарсько корисних ознак *ESR* та *MC4R*, виявлено високий рівень поліморфізму. Було виявлено відмінності структури досліджуваної популяції протягом 2006–2007 рр. та 2008–2009 рр. Частоти генотипів і алелів генів *ESR* і *MC4R* наведено на рис. 1–4. Частота господарсько корисного алелю *B* гену рецептору естрогену коливалась від 0,32 (у свиноматок 2006–2007 рр.) до 0,59 (у свиноматок 2008–2009 рр.).

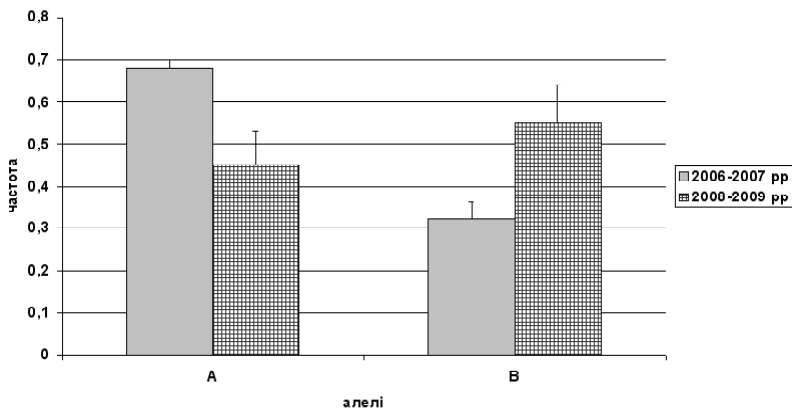


Рис. 1. Частоти алелів гену *ESR* у свиней великої білої породи

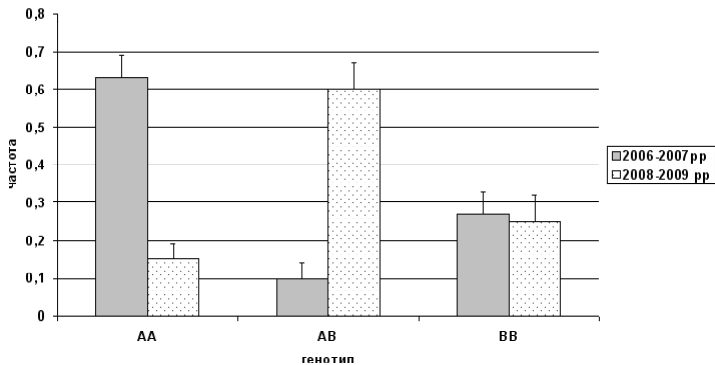


Рис. 2. Частоти генотипів гену *ESR* у свиней великої білої породи

За даними досліджень племінного ядра тварин за геном рецептору естрогену, які були проведені протягом 2006–2007 рр. ($n=62$), частота господарсько корисної алеломорфи *B* становила $0,32 \pm 0,04$ (рис. 1). Частота гетерозиготних тварин *AB* становила $0,10 \pm 0,04$, гомозиготних *BB* — $0,32 \pm 0,04$ (рис. 2).

За даними досліджень, що були проведені протягом 2008–2009 рр. ($n=47$) частота господарсько цінного алелю *B* гену рецептору естрогену становила $0,55 \pm 0,04$, генотипи *AB* і *BB*, в середньому, зустрічались з частотою $0,60 \pm 0,07$ і $0,25 \pm 0,07$, відповідно. Виявлено, що частоти генотипів свиноматок і кнурів достовірно відрізнялась ($P > 0,01$). Так, у досліджених кнурів ($n=19$) частота гетерозиготних носіїв *AB* складає $0,79 \pm 0,09$, у досліджених свиноматок ($n=28$) — $0,46 \pm 0,09$, гомозиготних носіїв *BB* у кнурів — $0,10 \pm 0,05$, у свиноматок — $0,36 \pm 0,08$.

Порівняння отриманих показників частот за геном рецептору естрогену досліджуваної популяції протягом 2006–2009 рр. показують, що підвищилась ($P > 0,01$) частота носіїв гетерозиготних тварин та зросла частота у популяції бажаного алелю *B* ($P > 0,01$).

Результати генотипування свиней породи велика біла, що утримуються в різних країнах (Росії, Бразилії, Чехії та Польщі) підтверджують наявність у тварин поліморфізму за геном естроген-рецептору. Так, за даними різних дослідників, частота бажаного генотипу *BB* коливається в популяціях свиней великої білої породи від 0,09 до 0,27 [2, 4, 5, 6, 7, 8]. Отримані нами дані свідчать про те, що досліджені тварини мають високий генетичний потенціал в порівнянні із зарубіжними аналогами.

Частота господарсько корисного алелю *P* гену рецептору меланокортину коливалась від 0,50 (у свиноматок 2008–2009 рр.) до 0,70 (у свиноматок 2006–2007 рр.).

В результаті досліджень структури популяції великої білої породи за геном *MC4R*, які були проведені протягом 2006–2007 рр. ($n=49$) частота

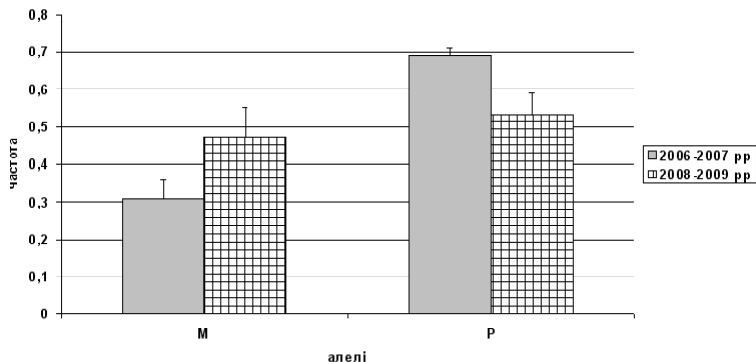


Рис. 3. Частоти алелів гену *MC4R* у свиней великої білої породи

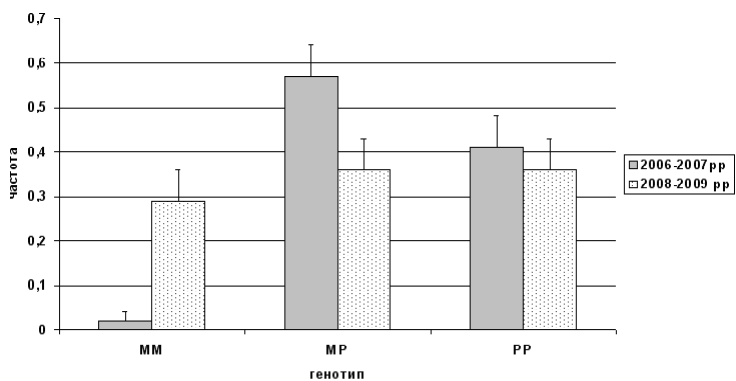


Рис. 4. Частоти генотипів гену *MC4R* у свиней великої білої породи

господарсько корисної алеломорфи *P* склала $0,70 \pm 0,02$ (рис. 3). Частота тварин з генотипами *MP* та *PP* склала $0,58 \pm 0,07$ та $0,41 \pm 0,07$ відповідно (рис. 4).

За даними досліджень, що були проведені протягом 2008–2009 рр. ($n=45$) частота господарсько цінного алелю *P* гену *MC4R* становила $0,53 \pm 0,06$ (рис. 3), частота генотипів *MP* та *PP* склала $0,47 \pm 0,03$ і $0,53 \pm 0,04$ відповідно. У досліджених свиноматок частота гетерозиготного генотипу була вищою ($P > 0,001$), а гомозиготного (*PP*), нижчою ($P > 0,01$) ніж у кнурів і становила $0,6 \pm 0,17$ та $0,2 \pm 0,08$ відповідно. У кнурів частота носіїв гетерозиготного генотипу *MP* становила $0,05 \pm 0,01$, а гомозиготного *PP* — $0,55 \pm 0,11$.

Висновки

Володіння генетичною інформацією про тварину за допомогою генетичних маркерів дозволяє вести селекцію для покращання конкретних економічно-важливих якостей.

Проаналізовано генетичну структуру племінного ядра стада свиней великої білої породи СТОВ ПЗ “Калитянський бекон” Київської області за генами *ESR* і *MC4R* протягом 2006–2009 рр. У досліджених тварин за геном *ESR* спостерігається високий рівень господарсько корисного алелю *B*, частота якого коливається від 0,32 до 0,59. У досліджених тварин господарсько корисний алель *P* гену *MC4R* коливався від 0,50 до 0,70.

В результаті досліджень можна зробити висновок про зростання рівня гетерозиготності досліджуваної популяції за геном *ESR* (рис. 2), та про підвищення частоти господарсько корисного алелю даного гену (рис. 1). Моніторинг генетичної структури по гену *MC4R*, навпаки показав тенденцію зниження рівня гетерозиготності (рис. 4) та зменшення частоти господарсько корисного алелю.

Отримані дані свідчать про те, що бажано зосередити увагу племінних підприємств на генотипуванні плідників.

На основі проведених ДНК-досліджень, можна зробити висновок, що велика біла порода в Україні характеризується високим рівнем поліморфності і гетерозиготності досліджених локусів і, відповідно, має великий резерв генетичної мінливості, а також хороший генетичний потенціал.

Література

1. Different allele frequencies of MC4R gene variants in Chinese pig Breeds / M. Chen [et al.] // Arch. Tierz., Dummerstorf.— 2004.— Vol. 47, №5.— P. 463–468.
2. Goliassova E., Wolf J. Impact of the *ESR* gene on litter size and production traits in Czech Large White pigs / E. Goliassova // Anim. Gen.— 2004.— Vol. 4.— P. 293–297.
3. Houston R.D. A melanocortin — 4 receptor (*MC4R*) polymorphism is associated with performance traits in divergently selected large white pig populations / R.D. Houston, N.D. Cameron, K.A. Rance // Animal Genetics.— 2004.— №35.— P. 386–390.
4. Humpolicek P. Effect of estrogen receptor, follicle stimulating hormone and myogenin genes on the performance of Large White sows / P. Humpolicek [et al.] // Czech J. Anim. Sci.— 2007.— Vol. 52, №10.— P. 334–340
5. Rothschild M. The estrogen receptor locus is associated with a major gene influencing litter size in pigs / M. Rothschild, C. Jacobson, D. Vaske [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA.— 1996.— №93.— P. 201–205.
6. Santana B.A. Association of the estrogen receptor gene Pvu II restriction polymorphism with expected progeny differences for reproductive and performance traits in swine herds in Brazil / B.A. Santana, F.H. Biase, R.C. Antunes [et al.] // Genetics and Molecular Biology.— 2006.— Vol. 29, №2.— P. 273–277.
7. Епишко О.А. Гены, детерминирующие воспроизводительную функцию свиноматок / О.А. Епишко // Весці нацыянальнай акадэміі навук Беларусі.— 2008.— №2.— С. 81–85.
8. Епишко О.А. Полигенный характер детерминации репродуктивных признаков свиней мясной породы / О.А. Епишко, Т.И. Епишко, Л.А. Калашникова // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук.— 2009.— №2.— С. 42–44.
9. Калайчакова О. Популяционно-генетический анализ гена *ESR* свиней / О. Калайчакова // Животноводство России [спецвыпуск свиноводство].— 2008.— С. 19.
10. Коновал О. Ідентифікація алельних варіантів генів *ESR* та *MC4R*, які впливають на господарсько-корисні ознаки свині свійської *Sus scrofa L.* / О.М. Коновал,

С.О. Костенко, В.Г. Спиридонов, С.Д. Мельничук // К.: Видавничий центр НУБіП України.— 2008.— 24 с.

11. Коновал О.М. Ген MC4R як генетичний маркер приросту живої маси у свиней / О.М. Коновал, С.О. Костенко, В.Г. Спиридонов, С.Д. Мельничук, І.П. Григорюк // Наук. Вісник Ужгород. Ун-ту. (Сер. Біол.).— 2008.— Вип. 22.— С. 110–113.

12. Метлицька О.І. Застосування молекулярно-генетичних маркерів різних класів при визначенні внутрішньо- та міжпородної мінливості свиней: Автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук / О.І. Метлицька.— 2001.— с. Чубинське (Київська обл.).— 20 с.

13. Почерняєв К.Ф. Реконструкція походження сучасних порід свиней за поліморфізмом мітохондріальних геномів / К.Ф. Почерняєв // Цитология и генетика.— 2004.— Т. 38, №6.— Р. 19–22.

14. Саєнко А.М. Поліморфізм QTL-генів в породах свиней різного напрямку продуктивності / А.М. Саєнко, В.М. Балацький // Науковий вісник НУБіП України [Редкол.: Д.О. Мельничук (відп. ред. Та ін.)].— К., 2009.— С. 272–279.

Резюме

Проаналізовано генетичну структуру племінного ядра стада свиней великої білої породи СТОВ ПЗ “Калитянський бекон” Київської області за генами *ESR* і *MC4R* протягом 2006–2009 рр. У досліджених тварин за геном *ESR* спостерігається високий рівень господарсько корисного алелю *B*, частота якого якого коливається від 0,32 до 0,59. У досліджених господарсько корисний алель *P* гену *MC4R* коливався від 0,50 до 0,70.

Проанализирована генетическая структура племенного ядра стада свиней крупной белой породы хозяйства “Калитянский бекон” Киевской обл. по генам *ESR* и *MC4R* в период 2006–2009 гг. У исследованных животных по гену *ESR* наблюдается высокий уровень частоты хозяйственно полезного аллеля *B*, частота которого которого колеблется от 0,32 до 0,59. У исследованных животных хозяйственно полезный аллель *P* гена *MC4R* колебался от 0,50 до 0,70.

The genetic structure of Large White pigs breed of farm “Kalityansky Bacon” from Kiev region was analyzed by genes *ESR* and *MC4R* during 2006–2009 years. The frequency of economically beneficial allele by *ESR* gene, was fluctuated from 0,32 to 0,59. The frequency of economically useful allele of the gene *MC4R* was fluctuated from 0,50 to 0,70.

**КОЧМАРСЬКИЙ В.С., КИРИЛЕНКО В.В., БАСАНЕЦЬ Г.С.,
ХОМЕНКО С.О., ГУМЕНЮК О.В., МАРИНКА С.М., ХАРЧЕНКО А.В.**

*Миронівський інститут пшениці імені В.М. Ремесла НААН України
Україна, 08853, Київська область, Миронівський район, с. Центральне
e-mail: mwheats@ukr.net mironovka@mail.ru*

ЗМІНА КЛІМАТИЧНИХ УМОВ ТА АДАПТИВНІ ВЛАСТИВОСТІ СУЧАСНИХ СОРТІВ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ В ЗОНІ ДІЯЛЬНОСТІ МИРОНІВСЬКОГО ІНСТИТУТУ ПШЕНИЦІ

Клімат останніх років характеризується стрімкими змінами погодних умов із значними коливаннями кількості опадів та температури. У зоні розташування Миронівського інституту пшениці (МІП) ці зміни є одним із лімі-

туючих факторів у структурі адаптивного потенціалу сортів озимої пшениці, що визначає напрям селекції на сучасному рівні.

Пшениця — найважливіша продовольча культура. Не випадково вона є основним продуктом харчування у 43 країнах світу з населенням понад 1 млрд чоловік [1]. Перевищення споживання зерна над його виробництвом обумовило значне зменшення перехідних запасів зерна в світі [2]. Рівень продуктивності пшениці визначається відповідністю умов вирощування її біологічним особливостям, а основним фактором, який лімітує потенційну продуктивність, є клімат [3]. Ступінь і характер зміни клімату і погодних умов може суттєво впливати на продуктивність озимої пшениці, адже, за оцінками експертів [4], мінливість погоди зумовлює значні (до 40–60%) коливання урожайності цієї культури.

Матеріали і методи

Дослідження проводили у 2000–2009 рр. на сортах лабораторії селекції інтенсивних сортів озимої пшениці. Умови перезимівлі 2002–2003 рр. озимої пшениці були незадовільні, тому дослідження за даний рік не наводимо.

Достовірність отриманих даних урожайності оцінювали за Доспеховим Б.О. [5], розрахунки показників гомеостатичності (Ном) та селекційної цінності (Sc) визначали за В.В. Хангільдіним і М.А. Литвиненком [6], для статистичних характеристик проводили ранжування результатів (Z) за Дж.У. Снедекором [7].

Результати та обговорення

Аналіз фактичних даних температури і опадів за останнє десятиріччя, за даними Миронівської агрометеостанції показує, що погодні умови супроводжуються деяким зменшенням кількості опадів (рис. 1) та підвищенням температури (рис. 2). Такі зміни здатні привести до значного посилення посушливих явищ і спаду урожайності зернових культур [8]. Дата пониження температури на протязі 5 днів до 0 °С дає підстави стверджувати про припинення вегетації озимої пшениці, але підвищення температури у листопаді і грудні сприяло відновленню вегетаційних процесів. Практично не було стабільного переходу через мінус 5 °С. Підвищення температури повітря весною від 0 °С став більш раннім на 2–12 днів (рис. 3), хоча дати активної вегетації змінювались менш значимо. Вищезгадані зміни основних агрокліматичних характеристик ставлять задачу перед селекціонерами щодо створення сортів, які б відповідали новим екологічним вимогам.

Відомо, що для зменшення втрат урожаю внаслідок несприятливих погодно-кліматичних умов у господарствах рекомендується вирощувати різні за стиглістю сорти сільськогосподарських культур [9]. Тривалість вегетаційного періоду — один із важливих господарських і біологічних ознак сорту. За роки дослідження тривалість вегетаційного періоду (сходи-колосьіння) озимої пшениці подовжувалась у залежності від кліматичних умов років в усіх групах стиглості. Винятком є 2009 р., коли у результаті зміщення строків посіву на більш оптимально пізні (25.09–05.10) скоротився період сходи — колосіння (табл. 1).

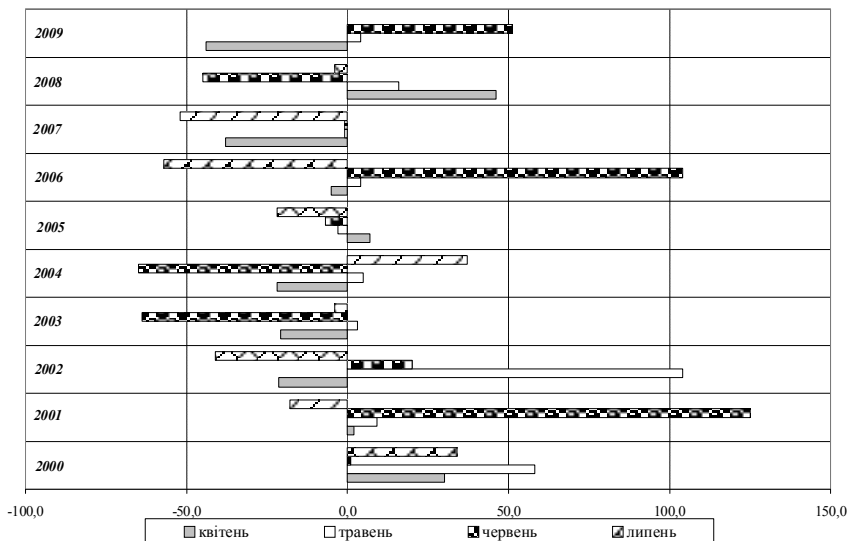


Рис. 1. Відхилення кількості опадів від середньобогаторічної, мм

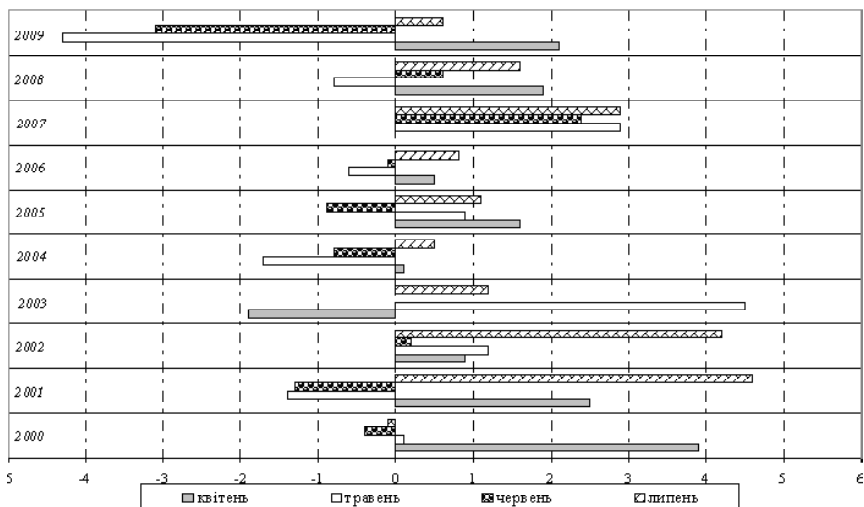
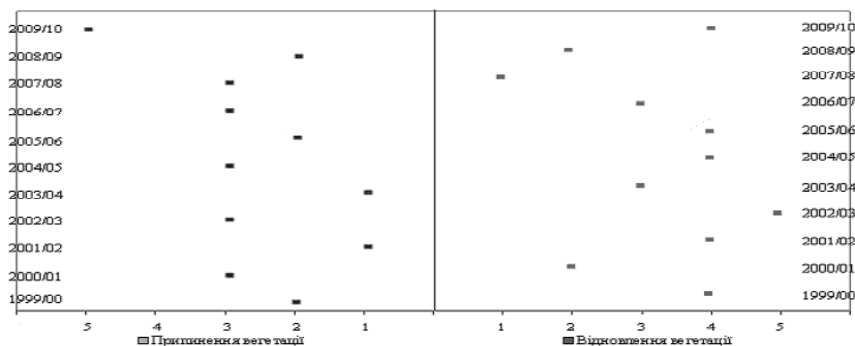


Рис. 2. Відхилення температури від середньобогаторічної, °C

Дослідження дають можливість стверджувати, що зміна середньої річної температури повітря приводить до подовження вегетаційного періоду по роках. У порівнянні з 2000 р. вегетаційний період ранньостиглої групи сортів збільшився на 5–15 днів, середньостиглої — на 3–14 днів, пізньо-



Примітка:

1 — III декада жовтня; 2, 3, 4 — I, II, III декади листопада; 5 — I декада грудня

Примітка:

1 — III декада лютого; 2, 3, 4 — I, II, III декади березня; 5 — I декада квітня

Рис. 3. Дата припинення та відновлення вегетації озимої пшениці, 2000–2009 рр.

Таблиця 1

Вегетаційний період сортів пшениці різних груп стиглості, днів (2000–2009 рр.)

2000	2001	2002	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Середнє за роки
Ранньостиглі									
228	236	239	238	235	242	232	233	222	233
Середньостиглі									
234	240	244	246	238	247	236	238	227	238
Пізньюстиглі									
237	244	248	249	241	249	240	241	231	242

стиглої — на 3–12 днів. Максимальна різниця за даною ознакою між ранньостиглою і пізньюстиглою групами — 11 днів була в 2004 р., найменша — 6 днів у 2005 р.

Сприятливими за температурним режимом та вологозабезпеченістю для формування та наливу зерна для ранньостиглої групи сортів озимої пшениці були 2001, 2002, 2004, 2005, 2007–2009 рр., що дало змогу отримати вищу масу 1000 насінин в порівнянні з середньостиглою та пізньюстиглою групами сортів (табл. 2). У середньому за роки дослідження маса 1000 насінин ранньостиглої групи сортів становила 41,1 г (в т.ч. за сортами: Миронівська ранньостигла — 43,4 г, Вдячна 41,9 г), середньостиглих — 39,5 г (Волошка 41,5 г, Крижинка 40,9 г), пізньюстиглих — 36,3 г. Зниження маси 1000 насінин у пізньюстиглої групи відбулося внаслідок того, що процес наливу зерна проходив у менш сприятливих метеорологічних умовах.

Таблиця 2

Маса 1000 насінин сортів пшениці різних груп стиглості, г (2000–2009 рр.)

2000	2001	2002	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Середнє за роки
Ранньостиглі									
35,8	36,3	39,6	43,7	43,4	37,1	42,6	44,6	46,7	41,1
Середньостиглі									
36,6	35,7	37,1	41,4	40,8	37,2	39,0	42,1	45,5	39,5
Пізньостиглі									
32,3	33,2	35,6	37,5	38,9	33,1	36,5	38,7	40,7	36,3

Таблиця 3

Урожайність та продуктивна кущистість сортів пшениці за різними групами стиглості (ц/га/шт.)

2000	2001	2002	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Середнє за роки	
									урожайність	продуктивна кущистість
Ранньостиглі										
43,4	36,0	51,8	70,9	67,3	30,5	61,8	54,8	80,7	52,2	1,6
Середньостиглі										
51,8	47,7	64,3	74,1	76,7	42,1	71,5	65,4	88,8	64,7	1,9
Пізньостиглі										
34,2	31,0	50,0	63,3	66,8	17,3	52,6	48,3	63,0	47,4	1,7
НІР _{0,05}	2,4	2,5	2,1	1,6	1,9	2,7	2,0	2,3	3,1	2,3

У залежності від зміни кліматичних умов у МПП продуктивність сортів озимої пшениці змінювалась по роках в усіх групах стиглості. Вважаємо що середньостигла група сортів сформувала найвищу урожайність за рахунок продуктивної кущистості (табл. 3). Слід зазначити, що прослідковується тенденція до зростання врожайності по роках за винятком 2006 р. Сучасні сорти пшениці здатні продукувати за сприятливих умов вирощування високі врожаї. Проте, врожайність формується у складній взаємодії генотипу і мінливих факторів довкілля, яка володіє великою амплітудою коливань. Тому селекціонери нашої лабораторії працюють над проблемою стабільності урожайності, як основним складовим елементом загальної адаптивної здатності. Останніми досягненням науковців є занесення нових сортів у Державний реєстр сортів рослин придатних для поширення в Україні, вони володіють підвищеною стійкістю до біотичних і абіотичних факторів. Так, сорт Калинова за усіма параметрами адаптивності зайняв перше місце в ранговому ряду (табл. 4).

Таблиця 4

Середня урожайність і стабільність сортів озимої пшениці (2000–2009 рр.)

Сорт	Середня, ц/га-Z	σ-Z		V, %-Z		R-Z		Hom-Z		Sc-Z		Сума Z	Z
Миронівська ранньостигла ¹	55,2	7	14,76	2	26,7	5	44,6	4	4,6	5	23,5	5	28
Колумбія ¹	60,7	6	19,91	10	32,8	10	64,6	12	2,9	10	19,3	9	57
Вдячна ¹	53,6	8	18,26	9	34,1	11	47,7	6	3,3	7	21,5	7	48
Альбатрос одеський ¹	51,4	9	15,88	7	30,9	6	43,7	3	3,8	6	19,6	8	39
Крижинка ²	61,0	4	15,51	6	25,4	4	38,4	2	6,3	2	30,6	3	21
Ремеслівна ²	60,8	5	19,08	10	31,4	7	59,1	9	3,3	8	22,8	6	45
Колос Миронівщини ²	66,9	3	15,48	4	23,2	2	48,2	7	6,0	3	32,8	2	21
Калинова ²	67,8	1	12,18	1	18,0	1	36,3	1	10,4	1	38,6	1	6
Волошка ²	67,0	2	16,12	8	24,1	3	53,0	11	5,3	4	29,2	4	32
Мирхад ³	46,3	12	15,70	5	33,9	9	50,8	8	2,7	11	10,6	11	56
Цганка ³	48,7	10	20,37	12	41,8	12	58,0	10	2,0	12	10,0	12	68
Миронівська 33 ³	47,1	11	15,02	3	31,9	8	47,0	5	3,1	9	15,0	10	46

Примітка: 1 — ранньостиглі; 2 — середньостиглі; 3 — пізньостиглі.

Високими показниками адаптивності характеризуються сорти Крижинка та Колос Миронівщини, які за сумою рангів посідають друге місце, Миронівська ранньостигла, Волошкова — третє та четверте.

Висновки

Таким чином, на сьогоднішньому етапі необхідно вести селекцію за створенням сортів, які поєднують в одному генотипі високий рівень урожайності зі стійкістю до несприятливих умов довкілля, пристосованих до конкретних агроecологічних умов.

Література

1. *Лихочвор В.В.* Озима пшениця / В.В. Лихочвор, Р.Р. Проць.— Львів: НВФ “Українські технології”, 2002.— 88 с.
2. *Кузнецова І.* Яка ж роль відведена Україні в світовому виробництві та експорті зерна? // Зерно і хліб.— К., 2008.— №2.— С. 3–6.
3. *Бурденюк-Тарасевич Л.А.* Результати та перспективи селекції озимої м’якої пшениці на підвищену адаптивність для умов Лісостепу і Полісся України / Л.А. Бурденюк-Тарасевич // Наук.-техн. бюл. Миронівського ін-ту пшениці.— К.: Аграрна наука, 2007.— Вип. 6–7.— С. 48–56.
4. *Адаменко Т.* Перспективи виробництва зерна озимої пшениці в умовах потепління клімату / Т. Адаменко // Агронаом.— К.: ТОВ “АгроМедіа”, 2008.— №3.— С. 12–14.
5. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. / Б.А. Доспехов.— М.: Агропромиздат, 1985.— 351 с.
6. *Хангильдин В.В.* Гомеостатичність і адаптивність сортів озимої пшениці / В.В. Хангильдин, Н.А. Литвиненко // Науч.-техн. бюл. ВСГИ.— Одеса, 1981.— Вип. 39.— С. 8–14.
7. *Снедекор Дж.У.* Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии: Пер. с англ. В.Н. Перегудова / Дж.У. Снедекор.— М.: Сельхозиздат, 1961.— 503 с.
8. *Кокшаров А.* Дорогостоящая стихия / А. Кокшаров // Хранение и переработка зерна.— 2004.— №10 (64).— С. 19–20.
9. *Абакуменко Л.В.* Реалізація програми селекції озимої пшениці на комплексну стійкість проти фітозахворювань / Л.В. Абакуменко, М.А. Литвиненко // Наук.-техн. бюл. СГІ.— Одеса, 1997.— Вип. 1 (87).— С. 11–18.

Резюме

При аналізі кліматичних умов у зоні діяльності Миронівського інституту пшениці за останні 10 років, виявлено незначні зміни континентальності. Подовжився вегетаційний період озимої пшениці. Найбільшу масу 1000 насінин формувала ранньостигла група, а продуктивність — середньостигла. Подано характеристику урожайності сучасних сортів різних груп стиглості за показниками адаптивності. Нові сорти: Калинова, Колос Миронівщини, Волошкова посідають високі рангові місця.

В результате анализа климатических условий в зоне деятельности Миронивского института пшеницы за последние 10 лет, обнаружено незначительное изменение континентальности. Продлился вегетационный период озимой пшеницы. Самую большую массу 1000 семян сформировала раннеспелая группа, а продуктивность — среднеспелая. Подана характеристика урожая современных сортов разных групп

спелости, которые отметились лучшими показателями адаптивности. Новые сорта: Калынова, Колос Мыронивщины, Волошкава занимают высокие ранговые места.

When analyzing climatic conditions around the V.M. Remeslo Myronivka Institute of Wheat for the last 10 years, sling changes of continentalness were revealed. Growing season for winter wheat has prolonger. Early-ripening varieties produced the most mass of 1000 seeds, but middle-ripening ones were the most productive. Characteristic of yield for modern varieties with various duration of grooving by adaptability indices is given. New varieties Kalynova, Kolos Myronivschyny, Voloshkova heard the list of ranks.

КРАВЕЦ Е.А., МИХЕЕВ А.Н., ОВСЯННИКОВА Л.Г., ЗАБАРА Е.П.

*Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАНУ,
ул. акад. Заболотного, 148, Киев-14,
e-mail: elkrav@online.ua*

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗАВИСИМОСТИ ВЫЖИВАЕМОСТИ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ КОРНЯ ОТ ЧАСТОТЫ ХРОМОСОМНЫХ АБЕРРАЦИЙ, ИНДУЦИРОВАННЫХ ОСТРЫМ ОБЛУЧЕНИЕМ, У ПРОРОСТКОВ ГОРОХА

Пролиферативная гибель меристематических клеток, как одна из составляющих радиационного поражения, в значительной степени определяется повреждением их хромосомного аппарата [1–3]. В основе гибели клеток обычно лежат несбалансированные перестройки — асимметричные обмены и ацентрические фрагменты [2–3]. Для количественной характеристики радиобиологического эффекта очень важен такой интегральный показатель как выживаемость. Однако, при оценке причинной связи между частотой хромосомных aberrаций и гибелью организма возникает много дополнительных обстоятельств, усложняющих результаты такого сопоставления [4, 5]. В связи с этим, данные о пороговых значениях цитогенетического повреждения меристемы, совместимых с выживанием меристемы, а также структур более высокого порядка, практически отсутствуют. Целью данной работы был анализ количественных зависимостей между числом aberrаций, индуцированных острым облучением, и выживаемостью меристемы корня проростков.

Материал и методы

Объект исследования — горох посевной (*Pisum sativum* L., сорт Комет). Трехсуточные проростки облучали в дозах 2, 4, 6 и 8 Гр на рентгеновской установке РУМ-17 ($I = 10$ А; $U = 200$ keV) и в дозах 8, 10, 13, 16 и 20 Гр на гамма-установке РОКУС при мощности облучения 1,42 cГр/с. Цитогенетический анализ меристемы корня проводили через 48 час после облучения, оценивая ЧАА (частота aberrантных анафаз), ЧНА (частота нормальных анафаз), поклеточное распределение aberrаций (соотношения числа клеток с 1, 2, 3 и множественными aberrациями в процентах к числу аномальных

анафаз). Классификацию aberrаций в анафазе проводили по следующим видам: фрагменты одинарные и парные, мосты одинарные (хроматидные) и парные (хромосомные), мосты с одинарными и парными фрагментами [2, 6]. Мультиабберрантные перестройки идентифицировались при учете более трех aberrаций на анафазу. Объем выборки составлял 9–11 корней. На 8 сутки определяли выживаемость меристемы, фиксировали апексы корней и изготавливали постоянные цитологические препараты для анализа регенерационных процессов. Давленные препараты окрашивали ацетоорсеином, постоянные — по Фельгену, согласно общепринятой цитологической методике [7]. Определяли динамику прироста фитомассы надземной и подземной частей проростков. Для статистической обработки материала использовали функции программы Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

С увеличением дозы облучения от 2 до 20 Гр частота хромосомных aberrаций в апикальной меристеме корня возрастает с 27 до 80–94% (рис. 1, а). В диапазоне доз от 4 до 8 Гр выделяется участок стабилизации повреждений на уровне 44–48%, в котором линейный характер дозовой зависимости резко изменяется (рис. 1, а).

Кривые поклеточного распределения aberrаций носят волнообразный, нелинейный характер (рис. 1, б). В диапазоне доз от 4 до 8 Гр характер поклеточного распределения aberrаций характеризуется снижением числа мультиабберрантных повреждений и повышением частоты нормальных анафаз и анафаз с одинарными перестройками (рис. 1, б). При дозах свыше 8 Гр соотношение между клонами нормальных и абберрантных клеток изменяется: частота нормальных анафаз и анафаз с 1–2 перестройками линейно снижается, с тремя и большим числом aberrаций — возрастает. Мы полагаем, что в основе снижения числа aberrаций в отмеченном диапазоне доз

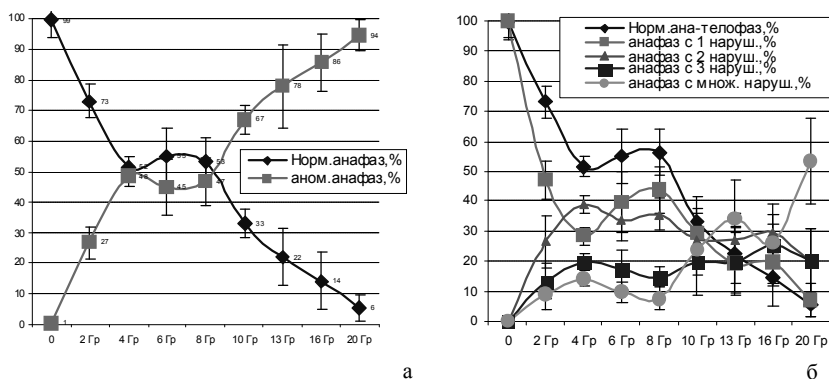


Рис. 1. Дозовые зависимости по частоте абберрантных анафаз (а) и поклеточному распределению абберранций (б): по оси х — доза облучения, по оси у — ЧАА и ЧНА, % (а) и — анафазы с 1, 2, 3 и множественными перестройками в % (б)

лежат механизмы клеточной конкуренции между клонами нормальных и аберрантных клеток, которая поддерживается за счет репопуляции (клеток, находящихся в момент облучения, в G_1 и G_0). Кроме того, клетки, несущие одинарные или двойные перестройки, также могут сохраняться в клеточных потоках, выигрывая конкуренцию с более нагруженными перестройками клетками. Действительно, одна и даже две перестройки на клетку не всегда приводят к ее гибели, поскольку аберрантные хроматиды могут равномерно распределяться между анафазными наборами [2, 3]. Высокий процент пролиферирующих клеток, содержащих микроядра во втором после облучения митозе, также указывает на вероятностное выживание клеток с абберациями. Индукция же мультиаберрантных повреждений, как правило, сопровождается исключением таких клеток из клеточных потоков и их пролиферативной гибелью.

При дозах свыше 8 Гр, которые сопровождаются превышением 50 %-ого уровня аббераций, основной вклад в формирование повреждения меристемы вносят мультиаберрантные и трехчленные хромосомные перестройки (рис. 1, б). При дозах от 13 Гр меристема практически не содержит интерфазных клеток нормального строения, что свидетельствует о добавлении второй, после индукции мультиаберрантных перестроек, составляющей суицидной программы меристемы — интерфазной гибели клеток. Итак, критическим уровнем повреждения корневой меристемы проростков гороха, при учете частоты ана-телофаз митоза, является, примерно, 50% абберрантных клеток. При этом же уровне аббераций меристематических клеток корня еще может выживать апикальная меристема стебля. Сохранение незначительной ростовой активности за пределами пороговой дозы, как правило, сопровождаются нарушением морфогенеза. Превышение 50%-го уровня повреждения приводит к запуску программы самоуничтожения меристемы путем индукции мультиаберрантных повреждений, а затем и интерфазной гибели клеток.

Несмотря на значительную степень повреждения или гибель проксимальной меристемы корня, в диапазоне повреждающих доз от 6 до 20 Гр наблюдались регенерационные процессы разной интенсивности, основу которых составляет механизм репопуляции. При дозах в 6 и 8 Гр репопуляционный механизм обеспечивает быстрое восстановление апекса, лишь незначительно замедляя прирост главного корня (рис. 2 а, б). Чем выше доза облучения, тем сложнее и медленнее происходит восстановление. При дозах в 10 и 13 Гр процесс регенерации сопровождается торможением и остановкой роста; при 16 и 20 Гр — полным блокированием роста. В апексах проростков, облученных дозами 13, 16 и 20 Гр, наблюдалась дегенерация и деформация тканей эпидермиса, коры, чехлика и меристемы, фрагментация элементов проводящей системы. В зависимости от степени повреждения апикальной меристемы регенерация приводит к ее частичной или полной замене. Пролиферативная активность клеток зоны перикакла инициирует заложение боковых корней и частично обеспечивает восстановление структуры корня

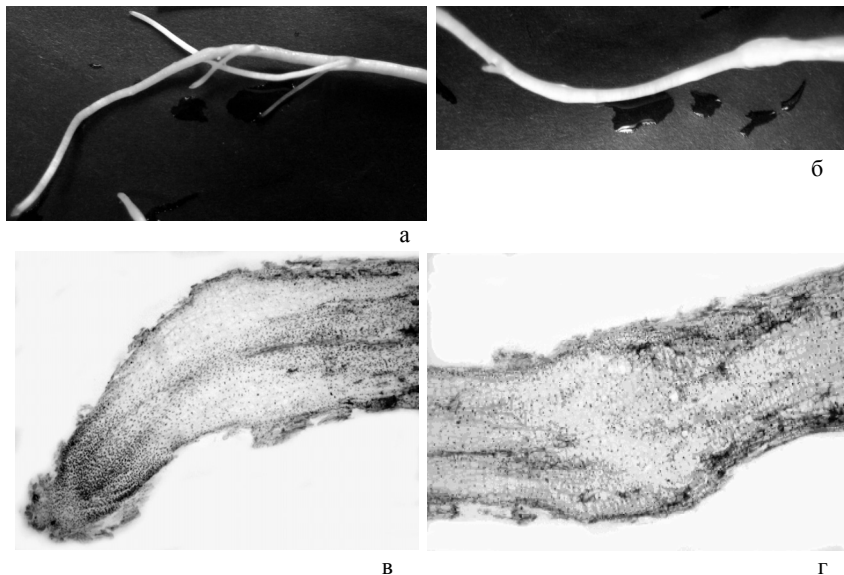


Рис. 2. Восстановление тканей и ростовой активности апекса корня при дозе в 8 Гр, стрелками указаны зона побурения (а) и утолщения (б); в — прямой способ регенерации через репопуляционный механизм, 20 Гр; г — непрямой способ регенерации через каллусогенез, 13 Гр

в зоне дифференциации. При гибели апикальной меристемы регенерация может приводить к полному замещению некротической ткани на новую, восстанавливая не только численность, но и структуру корневого апекса (рис. 2, в). Однако локальные процессы регенерации не в состоянии обеспечить восстановление морфогенеза и выживание проростков при значительном превышении порога повреждения (при дозах от 13 Гр и выше). Регенерация в большинстве случаев осуществлялась прямым путем через репопуляционный механизм (рис. 2, в), реже — к репопуляционному механизму добавлялась активация пролиферации в переходной к растяжению зоне апекса. В редких случаях регенерация происходила непрямым путем — через дедифференциацию и каллусогенез (рис. 2, г).

Итак, в определенном дозовом диапазоне ионизирующего облучения, близком к LD_{50} , динамика формирования хромосомных aberrаций в корневой меристеме следует обратной зависимости от дозы облучения. Достигается этот феномен благодаря механизмам клеточной конкуренции, которую следует рассматривать как фактор, ограничивающий мутагенез, регулирующий численность и соотношение клеточных субпопуляций в апикальной меристеме и обеспечивающий регенерацию. Порогом радиационного повреждения апикальной меристемы корня является, примерно, 50% aberrант-

ных анафаз, учитывая, что при этом уровне аберраций в меристеме корня еще может выживать апикальная меристема стебля.

Выводы

Критическим уровнем повреждения апикальной меристемы корня проростков гороха, совместимым с их выживанием, является около 50%; превышение этого уровня приводит к запуску суицидной программы через индукцию мультиаберрантных повреждений, а затем и интерфазной гибели клеток.

В механизмах восстановления апикальной меристемы корня важную роль играет клеточная конкуренция между клонами нормальных клеток, аберрантных с 1 или 2 перестройками и мультиаберрантными клетками. Сдвиг соотношения в сторону увеличения числа нормальных и аберрантных с 1–2 перестройками анафаз свидетельствует о восстановительных процессах, преобладание мультиаберрантных анафаз указывает на необратимость радиационного повреждения.

Регенерация главного корня осуществляется в диапазоне повреждающих доз, обеспечивая полное или частичное восстановление корневого апекса. Однако этих локальных процессов регенерации недостаточно для восстановления морфогенеза и выживания проростков при значительном превышении порога повреждения.

Литература

1. Барсуков В.С., Малиновский О.В. Количественное описание процесса радиационной инактивации клеток. Основные посыпки. Образование летальных повреждений // Цитология. — 1973. — 15, №9. — С. 1152–1159.
2. Ганасси Е.Э. Радиационное повреждение и репарация хромосом. — М.: Наука, 1976. — 103 с.
3. Ганасси Е.Э., Заичкина С.И., Розанова О.М. Роль различных повреждений ДНК в формировании радиационного повреждения хромосом // Радиобиология. — 1984. — 4, №5. — С. 616–625.
4. Гродзинский Д.М. Радиобиология растений. — Киев: Наук.думка, 1986. — 380 с.
5. Гудков И.Н. Клеточные механизмы пострадиационного восстановления растений. Киев: Наук.думка, 1986. — 222 с.
6. Гостимский С.А., Дьякова М.И., Ивановская Е.В., Монахова М.А. Практикум по цитогенетике. Метод. Пособие. М.:Изд-во МГУ, 1974. — 150 с.
7. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.

Резюме

Встановлено, що критичним рівнем пошкодження апікальної меристеми кореня проростків гороху є, приблизно, 50% аберантних анафаз. Перевищення цього порогу призводить до запускання суїцидної програми в меристемі через індукцію мультиаберантних пошкоджень і інтерфазної загибелі клітин. В механізмах відновлення важливу роль виконує клітинна конкуренція між клонами нормальних та аберантних клітин.

The critical level of damage to the apical meristem of seedling root was defined about 50% of aberrant anaphase. An exceeding this level leads to launch suicidal program through induction multia aberrant damages and interphase cell death. A primary role in the mechanisms of recovery plays a cell competition between clones of non-aberrant and aberrant cells.

КРАВЧЕНКО А. Н., ЛАРИОНОВА А. Я.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

Россия, 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28;

e-mail: albina@skk.krasn.ru

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ГИДРОМОРФНЫХ И СУХОДОЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

В настоящем сообщении представлены материалы по изучению генетического разнообразия, структуры и степени дифференциации популяций ели сибирской, произрастающей в разных условиях водно-минерального питания на территории Томской области.

Материалы и методы

В качестве материала для исследования использовали вегетативные почки, собранные с отдельных деревьев в пяти популяциях (ценопопуляциях) ели сибирской, расположенных на болотах (осушенное евтрофное болото, два типичных неосушенных евтрофных болота, заболоченный участок со слабо развитым торфяным горизонтом) и на суходоле в южно-таежной подзоне Западно-Сибирской низменности на территории Тимирязевского лесхоза Томской области. Электрофоретическое разделение экстрактов почек проводили методом горизонтального электрофореза в 13%-ном крахмальном геле в трех буферных системах: морфолин-цитратной, pH 7.0 [Clayton, Tretiak, 1972], трис-цитратной, pH 8.5/гидроокись лития-боратной, pH 8.1 [Ridgway, et al., 1970], трис-ЭДТА-боратной, pH 8.6 [Markert, Faulhaber, 1965]. В анализ включено 12 ферментных систем ели сибирской: 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD, КФ 1.1.1.44), малатдегидрогеназа (MDH, КФ 1.1.1.37), шикиматдегидрогеназа (SKDH, КФ 1.1.1.25), формиатдегидрогеназа (FDH, КФ 1.2.1.2), изоцитратдегидрогеназа (IDH, КФ 1.1.1.42), глутаматдегидрогеназа (GDH, КФ 1.4.2.3), фосфоэнолпируваткарбоксилаза (PEPСА, КФ 1.15.1.1), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, КФ 2.6.1.1), фосфоглюкомутаза (PGM, КФ 2.7.5.1), фосфоглюкоизомераза (PGI, КФ 5.3.1.9), лейцинаминопептидаза (LAP, КФ 3.4.11.1) и супероксиддисмутаза (SOD, КФ 1.15.1.1). Генетическую структуру популяций определяли по 22-м локусам, аллельные варианты которых хорошо разделяются в указанных выше буферных системах. Для оценки уровня генетического разнообразия использовали общепринятые при проведении популяционных исследований показатели изменчивости [Айала, Кайгер, 1988]. Популяционную структуру и степень подразделенности популяций устанавливали с помощью коэффициентов инбридинга F-статистик Райта [Guries, Ledig, 1982]. Количественную оценку степени генетических различий между популяциями производили по методу, предложенному М. Неи [Nei, 1972].

Результаты и обсуждение

На основании анализа аллельного разнообразия 22 локусов в каждой из включенных в исследование популяций ели сибирской была установлена генетическая структура и определены значения основных показателей гене-

тической изменчивости. В целом произрастающая в Томской области ель сибирская характеризуется достаточно высоким уровнем генетического разнообразия (табл. 1). В совокупной выборке изученных популяций полиморфно около 70% проанализированных локусов. Среднее число аллелей на локус равно 2,23, эффективное число аллелей — 1,24. Средние значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности составляют, соответственно, 0,161 и 0,166. Наиболее высокий уровень гетерозиготности наблюдается в популяции, расположенной на осушенном евтрофном болоте.

Установленные нами значения основных показателей генетической изменчивости близки к средним оценкам, полученным для популяций ели сибирской из различных районов Средней Сибири [Ларионова и др., 2007; Кравченко и др. 2008; Кравченко, 2009], изученных по идентичному набору изоферментных локусов.

В четырех популяциях (суходол, осушенное евтрофное болото, заболоченный участок и евтрофное болото 2) наблюдается дефицит гетерозиготных генотипов, о чем свидетельствуют положительные значения индексов фиксации Райта F (табл. 1). Наиболее существенный недостаток гетерозигот ($F=0,076$) выявлен в популяции ели с евтрофного болота 2. В этой популяции достоверные отклонения от равновесия Харди-Вайнберга, связанные с дефицитом гетерозигот, обнаружены при 3-х полиморфных локусах: *Got-2*, *Lap-2* и *Pgm-2*. Минимальное положительное значение F наблюдается у ели на заболоченном участке и осушенном болоте ($F=0,012$). У ели с евтрофного болота 1 отмечен небольшой эксцесс гетерозигот ($F=-0,038$). Однако в целом, как видно из представленных в таблице 2 усредненных полокусных

Таблица 1

Значения основных показателей генетического разнообразия в исследованных популяциях ели сибирской

Популяции	$P_{100}, \%$	$P_{95}, \%$	A	Гетерозиготность		n_e	F
				H_o -набл.	H_e ожид.		
Суходол	68,18	54,55	1,86	0,151	0,160	1,23	0,056
Осушенное болото	59,09	50,00	1,82	0,171	0,173	1,27	0,012
Евтрофное болото 1	63,64	59,09	1,91	0,165	0,159	1,22	-0,038
Заболоченный участок	63,64	45,45	1,86	0,161	0,163	1,25	0,012
Евтрофное болото 2	59,09	59,09	1,82	0,159	0,172	1,25	0,076
В целом	68,18	54,55	2.23± 0,22	0,161± 0,035	0,166± 0,034	1,24± 0,05	0,0301

Примечание: P_{95} , P_{100} — процент полиморфных локусов при 95%-ном и 100%-ном критериях полиморфности, A — среднее число аллелей на локус, H_o — наблюдаемая гетерозиготность, H_e — ожидаемая гетерозиготность, n_e — эффективное число аллелей, F — индекс фиксации Райта, ± — стандартная ошибка.

Таблица 2

Значения коэффициентов инбридинга Райта: Fis, Fit, Fst

Локус	Fis	Fit	Fst
<i>Got-2</i>	0,2073	0,2281	0,0263
<i>Got-3</i>	-0,0860	-0,0746	0,0106
<i>Lap-1</i>	0,3368	0,3488	0,0181
<i>Lap-2</i>	0,0153	0,0533	0,0386
<i>Skdh-1</i>	0,1974	0,2116	0,0176
<i>Skdh-2</i>	-0,0245	-0,0087	0,0154
<i>Mdh-3</i>	0,0171	0,0343	0,0175
<i>Idh-2</i>	-0,0210	-0,0082	0,0126
<i>Sod-2</i>	-0,0858	-0,0769	0,0082
<i>Fdh</i>	-0,1555	-0,1530	0,0022
<i>Gdh</i>	-0,1732	-0,1675	0,0049
<i>Pgm-2</i>	0,1392	0,1532	0,0163
<i>Pgi-2</i>	-0,0917	-0,0818	0,0091
<i>6-Pgd-2</i>	0,0127	0,0243	0,0117
<i>6-Pgd-3</i>	-0,0395	-0,0188	0,0199
Среднее	0,0060	0,0204	0,0145

Таблица 3

Генетические расстояния D между исследованными популяциями ели

Популяция	Суходол	Осушенное болото	Евтрофное болото 1	Евтрофное болото 2	Заболоченный участок
Осушенное Болото	0,0034	—			
Евтрофное болото 1	0,0043	0,0040	—		
Евтрофное болото 2	0,0018	0,0037	0,0040	—	
Заболоченный участок	0,0040	0,0028	0,0042	0,0033	—

значений коэффициентов инбридинга Fis и Fit, дефицит гетерозигот у отдельной особи относительно популяции составляет всего 0,6%, относительно вида — 2%. Это означает, что исследованная в Томской области ель сибирская не обнаруживает существенных отклонений наблюдаемых генотипических пропорций от ожидаемых в соответствии с законом Харди-Вайнберга, то есть находится в состоянии близком к равновесному.

Коэффициент инбридинга Fst, отражающий степень подразделенности популяций, равен 0,0145. Низкое в среднем значение этого коэффициента указывает на слабую подразделенность популяций ели из разных местобитаний.

Генетическое расстояние D [Nei, 1972] между изученными популяциями ели, рассчитанное по частотам аллелей 22-х проанализированных локусов, варьирует от 0,0018 до 0,0043, составляя в среднем 0,0036 (табл. 3). Наиболее существенные различия в генетической структуре обнаруживают популяции ели, расположенные на евтрофном болоте 1 и суходоле ($D=0,0043$). Приблизительно такой же уровень дифференциации наблюдается между популяцией с евтрофного болота 1 и другими болотными популяциями ($D=0,0040-0,0042$). Самыми близкими по генетической структуре оказались популяции ели с суходола и евтрофного болота 2 ($D=0,0018$).

Заключение

В результате проведенных исследований установлено, что произрастающая на суходоле и болотах Томской области ель сибирская близка по показателям генетического разнообразия к ели из Средней Сибири. Однако, как показало изучение генетической структуры включенных в анализ популяций, характеризуется более слабой подразделенностью и более низким уровнем генетической дифференциации. Выявленные между популяциями ели из разных по увлажненности местообитаний различия в частотах аллелей 22-х локусов незначительны и не имеют определенной направленности. Слабые, но статистически значимые различия в генетической структуре наблюдаются лишь между популяцией ели с евтрофного болота 1 и остальными популяциями. Полученные данные свидетельствуют о том, что небольшие различия в условиях водно-минерального питания исследованных гидроморфных и сухоходольных местообитаний ели не оказывают значительного влияния на степень ее генетической дифференциации.

Литература

1. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. Том 3. М.: Мир, 1988. 335 с.
2. Кравченко А.Н. Внутривидовое разнообразие и дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири: Автореф. Дис. ... канд. биол. наук: Красноярск, 2009. 16 с.
3. Кравченко А.Н., Ларионова А.Я., Милютин Л.И. Генетический полиморфизм ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири // Генетика, 2008.— Т.44, №1.— С. 45–53.
4. Ларионова А.Я., Кравченко А.Н., Экарт А.К., Орешкова Н.В. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лесобразующих видов хвойных в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны, 2007.— Т.24, №2–3.— С. 235–242.
5. Clayton J.W., Tretiak D.N. Amino-citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis // J. Fisheries Research Board Canada.— 1972.— V.29.— P. 1169–1172.
6. Guries R.P., Ledig F.T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evolution.— 1982.— V.36.— P. 387–402.
7. Markert C.L., Faulhaber I. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish // J. Exp. Zool.— 1965.— V.159, №2.— P. 319–332.
8. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist.— 1972.— V.106.— P. 283–292.
9. Ridgway G.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. Polymorphism in the esterases of atlantic herring // Trans. Am. Fish. Soc.— 1970.— V.99.— P. 147–151.

Резюме

На основании анализа 22 локусов, кодирующих аллозимное разнообразие 12 ферментных систем, получены данные о генетической изменчивости, структуре и дифференциации популяций ели сибирской, произрастающей на территории Томской области (Западная Сибирь) в различных условиях водно-минерального питания (типичные евтрофные болота, осушенное евтрофное болото, заболоченный участок со слабо развитым торфяным горизонтом, суходол).

On the basis of analysis at 22 loci, coding allozyme diversity of 12 enzyme systems, the data about genetic variability, structure and differentiation of Siberian spruce populations growing on the territory of Tomsk region (Western Siberia) under different conditions of water-mineral nutrition (typical eutrophic swamps, reclaimed eutrophic swamp, waterlogged ground with underdeveloped peat level, dry valley) were obtained.

**¹КРИВОХИЖАЯ М.В., ¹НАВРУЛИН В.О., ²КАЛИНИЧЕНКО С.В.,
¹ВОРОБЬЕВА Л.И.**

¹Харьковский Национальный Университет имени В.Н. Каразина,
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы, 4, e-mail: genetics@univer.kharkov.ua

²Институт микробиологии и иммунологии имени И.И. Мечникова НАН Украины
Украина, 61057, Харьков, ул. Пушкинская, 14, e-mail: imiamn@mail.ru

МУТАГЕНЕЗ БАКТЕРИЙ ВИДА *STAPHYLOCOCCUS AUREUS* ПОД ВЛИЯНИЕМ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО ОБЛУЧЕНИЯ

Высокая мутабельность бактерий связана с особенностями организации генома и репарационных систем [4], а также с высокой их скоростью размножения и роста [6]. Известно, что ряд факторов окружающей среды может индуцировать стресс-ответ у бактерий, что, в свою очередь, также сказывается на изменчивости [1]. Поглощение света нуклеиновыми кислотами лежит в основе мутагенного и бактерицидного действия УФ-излучения [3]. При этом не только в молекуле ДНК возникают повреждения [4], но и инактивируются ферменты репарации [2], что и приводит к возникновению мутаций. *Staphylococcus aureus* — типичный кожный комменсал, но, при определенных условиях, он может быть высокопатогенным микроорганизмом [5]. Золотистый стафилококк устойчив к разным стрессовым факторам [1], а отдельные его штаммы обладают резистентностью ко многим типам антибиотиков [4]. Стафилококки синтезируют пигмент — стафилоксантин, который является каротиноидом [10]. Этот пигмент защищает *S. aureus* от атак нейтрофилов и позволяет противостоять действию синглетного кислорода в фагосомах [9]. Синтез данного пигмента регулируется *rsbUVWsigB* системой [11]. При возникновении мутации в одном из генов системы синтез стафилоксантина снижается или полностью ингибируется [10]. Поэтому исследование факторов, влияющих на синтез каротиноидов у *S. aureus* [12], является очень важным для понимания условий изменчивости микроорга-

низмов данного вида. Другим важным фактором патогенности стафилококков является экзогенная выработка ферментов лецитовителлазы (лецитиназа) и плазмокоагулазы. Лецитиназа — фермент, расщепляющий лецитин, важный компонент клеточных мембран [6]. Плазмокоагулаза — фермент, участвующий в активации протромбина и фактора VII плазмы крови, вызывая тем самым коагуляцию последней [5]. Этот фермент подавляет фагоцитарную активность и выработку антител, маскируя патогенный агент, усиливая тем самым инвазивные свойства возбудителя [7].

Постоянные воздействия негативных факторов в медицинских учреждениях, таких как облучение ультрафиолетом, воздействие бактерицидными препаратами приводят к образованию «госпитальных» штаммов *S. aureus* [6]. Эти штаммы имеют высокую устойчивость к разного рода факторам окружающей среды и повышенную агрессивность и являются причиной вспышек стафилококковых инфекций. Поэтому изучение мутагенеза *S. aureus* под влиянием повреждающих факторов является актуальным для современной науки и медицинской практики. Целью данной работы было изучить влияние ультрафиолетового излучения на признаки патогенности *Staphylococcus aureus*.

Материалы и методы

Для исследований влияния УФ-излучения использовались микроорганизмы разных генотипов: эталонный штамм *S. aureus* ATCC 25923 из коллекции НИИ микробиологии и иммунологии им. И.И. Мечникова, и 3 штамма дикого типа, которые были выделены у больных сотрудниками этого НИИ. В качестве источника УФ-излучения была использована ртутно-кварцевая лампа ПРК-4, которая обеспечивала диапазон длин волн ультрафиолетового облучения $\lambda = 240\text{--}578$ нм. Облучение проводили в режимах 10-, 20- и 30-минутной экспозиции.

Для приготовления взвеси использовали штаммы бактерии, которые предварительно культивировали в течении 20 ч при температуре 37 °С. Суспензию микроорганизмов готовили согласно стандарту мутности по шкале McFarland (1,0 ед.) с помощью прибора Densi-La-Meter. Синхронизацию культур проводили воздействием низкой температуры. Облученные и контрольные культуры высевали на питательный агар (ПА) на 20 ч и культивировали при 37 °С. Определение количества жизнеспособных колониеобразующих единиц производилось методом серийных разведений [3]. Определение активности синтеза лецитиназы и стафилоксантина, производилось посредством выделения изолятов на желточно-солевом агаре Чистовича [6]. Активность связанной коагулазы определяли по Никитину В.М. [7]. В эксперименты были взяты изоляты, синтезирующие пигмент стафилоксантин и лецитиназу, и колонии, имеющие коагулазную активность.

Для статистического анализа полученных данных, была использована программа STATISTICA 8.0.550. Для определения достоверности влияния фактора на исследуемые признаки использовали дисперсионный анализ [8].

Результаты и обсуждение

В ходе исследований установлено, что облучение ультрафиолетом вызывает уменьшение жизнеспособности клеток бактерий (табл. 1).

Согласно полученным данным, количество клеток, способных к образованию колоний, уменьшается в 1,07–2,8 раз в зависимости от экспозиции для эталонного штамма *S. aureus*, и в 0,15–2,55 раз в среднем для штаммов дикого типа по сравнению с контролем. При этом, для некоторых штаммов характерно увеличение количества жизнеспособных колониеобразующих единиц с увеличением экспозиции облучения, что, по-видимому, связано с преодолением порога активации систем SOS-репарации.

УФ-излучение вызывает сильное снижение интенсивности синтеза стафилоксантина и вплоть до полной утраты для некоторых генотипов (табл. 2).

Для некоторых штаммов уже при экспозиции в 10 мин. наблюдается угнетение синтеза пигмента. Данный факт свидетельствует о возникновении мутаций в *rsbUVWsigB* системе, регулирующей синтез этого пигмента. Для других генотипов после 30 минутного облучения 100% изолятов имеют пигментацию. Штаммы дикого типа имели более высокий уровень синтеза стафилоксантина после облучения по сравнению с эталонным штаммом. Также в культурах эталонного штамма уровень спонтанного мутагенеза и

Таблица 1

Влияние ультрафиолета на колониеобразующую способность стафилококков

Генотип	Средние показатели жизнеспособности, log(KOE/мл)			
	контроль	облучение 10 мин	облучение 20 мин	облучение 30 мин
Штамм ATCC	9,18 ± 0,067	8,52 ± 0,036	7,21 ± 0,011	4,40 ± 0,070
Штамм 1	9,46 ± 0,231	7,40 ± 0,074	8,22 ± 0,055	6,02 ± 0,031
Штамм 2	9,20 ± 0,079	7,18 ± 0,016	7,46 ± 0,022	3,60 ± 0,015
Штамм 3	9,38 ± 0,065	7,38 ± 0,088	4,53 ± 0,015	5,98 ± 0,026

Таблица 2

Влияние ультрафиолета на синтез стафилоксантина у *S. aureus*

Генотип	Изоляты, синтезирующие стафилоксантин, %				Изоляты, синтезирующие лецитиназу, %			
	конт- роль	облучение			конт- роль	облучение		
		10 мин	20 мин	30 мин		10 мин	20 мин	30 мин
Штамм ATCC	81%	0%	28%	0%	100%	98%	72%	69%
Штамм 1	97%	15%	54%	100%	100%	100%	100%	100%
Штамм 2	100%	83%	13%	0%	100%	100%	100%	100%
Штамм 3	92%	88%	48%	90%	100%	100%	100%	100%

возникновения мутантов, не синтезирующих пигмент, выше (19% “белых” изолятов), чем у штаммов дикого типа (3%). Выявлено достоверное влияние генотипа и дозы облучения на интенсивность синтеза “золотистого” пигмента *S. aureus* ($F_{\text{табл}} < F_{\text{факт}}$, $p < 0,001$).

Что касается уровня интенсивности синтеза фермента лецитовителлазы, достоверного влияния изученных доз облучения на этот признак не выявлено как у эталонного штамма, так и у штаммов дикого типа (табл. 2).

Анализ плазмокоагулазной активности показал, что колонии исходного необлученного штамма *S. aureus* ATCC обладают коагулазной активностью равной 480 усл.ед./мл. После УФ-облучения в течение 10 мин обнаружено, что у 40% колоний активность фермента утрачивалась, у 40% — значительно увеличивалась (до 960 усл.ед./мл), остальные 20% колоний не имели достоверных изменений. При увеличении времени облучения до 20 мин у 60% колоний активность фермента составила 960 усл.ед./мл, а у 40% — фермент был не активен. Экспозиция 30 мин привела к увеличению варибельности по данному показателю и к снижению общей доли колоний с минимальной и максимальной активностью плазмокоагулазы.

Выводы

Установлено, что при действии УФ-облучения у *S. aureus* снижается или полностью прекращается синтез видоспецифического пигмента — стафилоксантина. Но на синтез лецитиназы действие УФ в изученных дозах влияния не оказывает. Активность фермента плазмокоагулазы после облучения увеличивается. Появление микроорганизмов с подобными мутациями затрудняет идентификацию золотистого стафилококка, и эти штаммы могут быть приняты за непатогенные. Мутантный бактериальный геном характеризуется высоким уровнем реверсий и существует вероятность восстановления дикого типа, что, в свою очередь, может привести к увеличению агрессивности патогенного стафилококка. Поэтому дальнейшие исследования в этом направлении могут иметь большое значение для решения общебиологических и прикладных медицинских проблем.

Авторы выражают благодарность Волковой Н.Е и Шабанову Д.А за участие в обсуждении, сотрудникам НИИ имени И.И. Мечникова за поддержку и помощь в работе.

Литература

1. *Баснакьян И.А.* Стресс у бактерий.— М.: Медицина, 2003.— 136 с.
2. *Владимиров Ю.А.* Инактивация ферментов ультрафиолетовым облучением // Соросовский образовательный журнал.— 2001.— Т.7, №2.— С. 20–27.
3. *Герхард Ф.* Методы общей бактериологии.— М.: Мир, 1989.— 354 с.
4. *Девис Р., Вотстайн Д., Рот Дж.* Генетика бактерий.— М.: Мир, 1984.— 176 с.
5. *Клер К. Шмитт, Карен С. Мейсик, Алисон Д.* О’Браэн Бактериальные токсины: друзья или враги? // КМАХ — 2000.— Т.2, №1.— С. 4–15.
6. *Лабинская А.С., Блинковой Л.П., Ешина А.С.* Частная медицинская микробиология с техникой микробиологических исследований.— М.: Медицина, 2004.— 319 с.

7. Никитин В.М. Справочник методов биохимической экспресс-индикации микробов.— Кишнев: Карта Молдовескэ, 1989.— 296 с.

8. Плохинский Н.А. Математические методы в биологии: Учеб.-метод. пособие для студентов биол. фак. ун-тов.— М.: Изд-во МГУ, 1978.— 265 с.

9. George Y. Liu, Anthony Essex, John T. Buchanan Staphylococcus aureus golden pigment impairs neutrophil killing and promotes virulence through its antioxidant activity // J. Exp. Med.— 2005.— Vol.202(2).— P. 209–215.

10. Katzif Samuel, Lee Eun-Hee, Law Anthony B. CspA Regulates Pigment Production in Staphylococcus aureus through a SigB-Dependent Mechanism // Journal of Bacteriology.— 2005.— Vol.187, №23.— P. 8181–8184.

11. Wieland B, Feil C, E Gloria-Maercker, Thumm G, Lechner M. Genetic and biochemical analyses of the biosynthesis of the yellow carotenoid 4,4'-diaponeurosporene of Staphylococcus aureus // Journal of Bacteriology.— 1994, Vol.176.— P. 7719–7726.

12. Wu S., H. De Lencastre, and A. Tomasz. Sigma-B, a putative operon encoding alternate sigma factor of Staphylococcus aureus RNA polymerase: molecular cloning and DNA sequencing // Journal of Bacteriology.— 1996, Vol.178.— P. 6036–6042.

Резюме

В работе изучали влияние ультрафиолета на разные штаммы стафилококков. Воздействие УФ-излучения на клетки *S. aureus* вызывает изменение свойств бактерий по признакам патогенности. Это приводит к затруднению в идентификации патогена, но не снижает его агрессивность.

У роботі вивчали вплив ультрафіолету на різні штами стафілококів. Дія УФ-опромінення на клітини *S. aureus* викликає зміну властивостей бактерій за ознаками патогенності. Це призводить до труднощів у ідентифікації патогена, але не знижує його агресивність.

We studied the effect of ultraviolet radiation on different strains of staphylococci. Impact of UV radiation on cells of *S. aureus* causes a change in the properties of bacteria on the grounds of pathogenicity. This leads to difficulties in identification of the pathogen, but does not reduce its aggressiveness.

КУЗЬМИН С.Р.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия, 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28; e-mail: sergio7@akadem.ru

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ АНАТОМИИ ДРЕВЕСИНЫ ВИДОВ ХВОЙНЫХ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДНОГО РЕЖИМА ПОЧВЫ

Рост древесных растений чаще ослабляется вследствие водного дефицита, чем из-за какого-либо другого отдельного фактора. Литературные данные, обобщенные Р. Занером [1], показывают наличие корреляции между ростом растений в высоту, по диаметру и количеством доступной воды. Отмечается, что 70–80% изменений ширины годичных колец во влажных районах и 90% в сухих местообитаниях можно отнести за счет различий в напряженности водного режима. Водный дефицит изменяет анатомию, мор-

фологию, физиологию и биохимию выращиваемых растений. Неблагоприятное действие могут оказывать как дефицит, так и избыток почвенной влаги.

Цель данной работы — оценить влияние изменений контролируемого водного режима почвы на анатомическую структуру древесины хвойных видов Сибири.

Материалы и методы

Исследования проводились на территории Погорельского опытного экспериментального хозяйства Института леса им. В.Н. Сукачева, расположенного в лесостепной зоне Красноярского края. Эксперимент сопровождался разработкой и совершенствованием методики организации долгосрочных исследований контролируемого водного режима почв. В данной работе приводятся результаты исследования анатомии древесины у ели сибирской и сосны кедровой сибирской (кедр сибирский).

В течение двух вегетационных периодов на каждом из вариантов эксперимента необходимо было поддерживать влажность почвы, соответствующую определенной почвенно-гидрологической константе (ПГК). Поскольку удерживать влажность на уровне констант в течение всего вегетационного периода в силу различных причин было невозможно, поэтому почвенные влагозапасы удерживались в диапазонах влажности почвы, соответствующих различным уровням водообеспеченности, границами которых являлись ПГК: вариант №1 или “ВЗ — труднодоступная влага”, вариант №2 или “ВРК — среднедоступная влага”, вариант №3 или “НВ — легкодоступная влага” и контрольный вариант.

Исследование анатомических признаков проводилось на системе анализа изображения (микроскоп фирмы “Карл Цейсс” — “Axio Imager A1m”, видеокамера “AxioCam”) с использованием пакета программ “Карл Цейсс”, в том числе специально разработанных [2]. Оборудование позволяло проводить измерения анатомических признаков с точностью до 0,24–0,25 мкм (размеры пиксела).

У взятых образцов древесины элементы годичного кольца измерялись по четырем радиусам. Проводилось измерение радиального и тангенциального размера трахеид, толщины клеточной стенки с учетом существующих методов и подходов [3, 4]. Расчет площади клеточной стенки (ПКС) и площади просвета клетки (ПП) проводился по следующим формулам: $ПКС = 2 * ТКС * (ТД + РД - 2 * ТКС)$; $ПП = РД * ТД - ПКС$, где РД — радиальный диаметр, ТД — тангентальный диаметр, ТКС — толщина клеточной стенки.

Результаты и обсуждение

Ель сибирская. Анализ структуры годичного кольца древесины ели сибирской показал, что формирование наибольшего числа клеток отмечается у деревьев в третьем варианте с легкодоступной почвенной влагой (НВ) и контрольном варианте в течение двух лет эксперимента. Максимальная ширина годичного кольца (1334 мкм) в эти годы отмечается в варианте с легкодоступной почвенной влагой и несколько меньше в контроле и во втором

варианте со среднедоступной почвенной влагой. Схожее уменьшение числа клеток и ширины годичного кольца под действием водного дефицита отмечается у сосны обыкновенной в работах М.Д. Мерзленко [5], Н.Е. Судачковой [6] и др.

По площади просвета трахеид наибольшие различия проявляются во второй год эксперимента (2008 г.) между контрастными, по условиям доступности влаги вариантами. Например, в варианте с легкодоступной почвенной влагой у деревьев в середине годичного кольца отмечается увеличение площади просвета трахеид, в то время как в варианте с дефицитом влаги отмечается постоянное уменьшение этого признака (рис. 1). Отмеченная динамика площади просвета трахеид позволяет деревьям в варианте с легкодоступной почвенной влагой иметь значительно большее значение признака во второй половине годичного кольца (поздняя древесина), чем у деревьев в варианте с дефицитом влаги. По площади просвета трахеид различия начинают проявляться в поздней древесине. В варианте с легкодоступной почвенной влагой отмечается увеличение просвета трахеид в годичных кольцах, вызванное активной водопроницаемостью деревьев ели сибирской.

Наиболее существенные различия по площади клеточной стенки между вариантами проявляются во второй год эксперимента (рис. 2).

В варианте с легкодоступной почвенной влагой площадь клеточной стенки у деревьев значительно больше, чем у деревьев в варианте с труднодоступной влагой. Таким образом, у ели сибирской в условиях труднодоступной влаги параметры анатомических элементов древесины имеют меньшие значения, чем в варианте с легкодоступной влагой. Так, число клеток меньше на 54%, толщина клеточной стенки на 11%, радиальный размер трахеид и доля поздней древесины на 9%, площадь клеточной стенки в ранней и поздней древесине на 20% и 17% соответственно, площадь просвета трахеид в поздней древесине на 24%.

Во всех вариантах и контроле у деревьев ели сибирской средняя площадь клеточной стенки годичного кольца значительно превышает среднюю

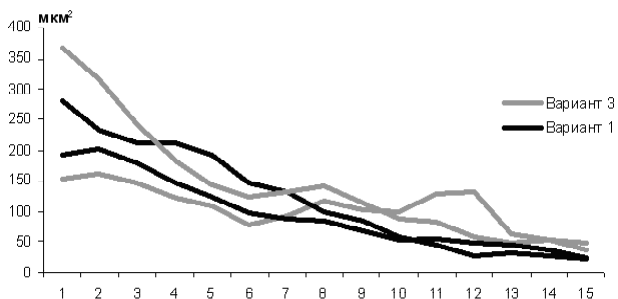


Рис. 1. Площадь просвета трахеид в нормированном к 15 клеткам ряду годичного кольца (2008 г.) у деревьев 1-го (дефицит влаги) и 3-го (легкодоступная влага) вариантов

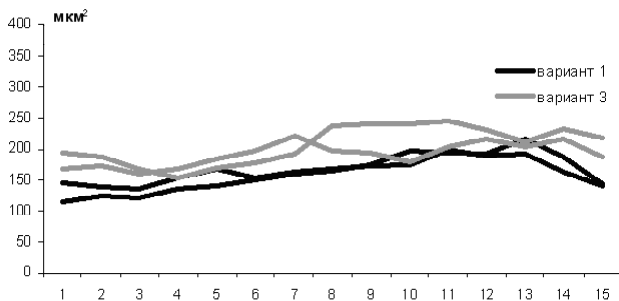


Рис. 2. Динамика площади клеточной стенки у деревьев 1-го (дефицит влаги) и 3-го (легкодоступная влага) вариантов в 2008 г.

площадь просвета трахеид, а доля ранней древесины не превышает 40% от всего годичного кольца. Увеличение площади просвета трахеид у деревьев из варианта с легкодоступной влаги не приводит к изменению этой консервативной модели, так как вместе с увеличением площади просвета трахеид в поздней древесине отмечается увеличение площади клеточной стенки, а большее число клеток способствует большей доле поздней древесины. Эти факты свидетельствуют об экономных темпах проведения воды в древесине ели сибирской, у которой приоритетным направлением развития трахеид является сохранение прочностных свойств древесины. Синхронное изменение признаков происходит благодаря строгому генетическому контролю.

Кедр сибирский. У деревьев кедра сибирского в течение двух лет эксперимента во всех вариантах в основном отмечается уменьшение числа клеток и ширины годичного кольца. В варианте с засушливыми условиями число клеток уменьшается на 63–74% по отношению к варианту с легкодоступной влагой, в варианте со среднедоступной влагой на 53–48%. Всего сформировано у них 5–7 клеток. В условиях легкодоступной влаги в 2008 году происходит незначительное уменьшение числа клеток — на 5%, всего сформировано 19 клеток.

По радиальному размеру трахеид у кедра сибирского в 2007 году каких-либо существенных колебаний по вариантам не выявлено. В 2008 году происходит увеличение размера трахеид у дерева в варианте с легкодоступной влагой, однако площадь просвета трахеид у него не увеличивается, относительно деревьев в варианте с дефицитом влаги. Причиной этого является резкое увеличение толщины и площади клеточной стенки у дерева третьего варианта. Как видно из графика (рис. 3), во второй год эксперимента по площади клеточной стенки между деревьями отмечаются различия. Наибольшее значение отмечается в этот год у дерева третьего варианта с легкодоступной влагой, а наименьшие — у деревьев в первом варианте с труднодоступной влагой (засушливые условия).

Легкодоступная почвенная влага приводит к увеличению толщины и площади клеточной стенки. Так, у дерева третьего варианта на протяжении

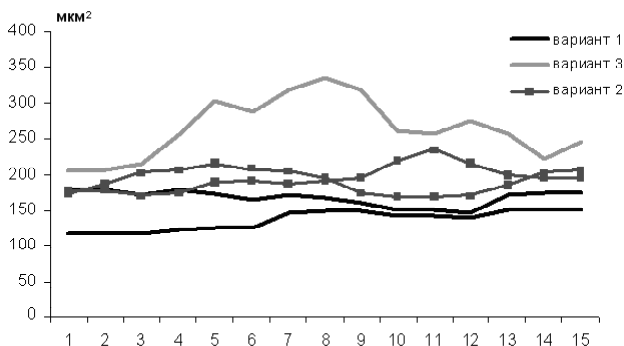


Рис. 3. Площадь клеточной стенки у деревьев сосны кедровой сибирской в 2008 г.

всего нормированного ряда годичного кольца 2008 года отмечается постоянное и более интенсивное увеличение толщины клеточной стенки по сравнению с деревьями первого варианта. Деревья второго варианта со среднедоступной почвенной влагой занимают промежуточное положение на графике.

Выводы

В эксперименте ель сибирская отличается от деревьев других видов наиболее постоянной характеристикой элементов годичного кольца, устойчивыми к стрессовым условиям водного режима почвы. Это подтверждается низким варьированием доли ранней древесины, которая не превышает 40%, а также преобладанием средней площади клеточной стенки над средней площадью просвета в годичных кольцах деревьев, что способствует повышенной прочности древесины. Несмотря на консервативность анатомической модели годичного кольца у ели сибирской, созданные контрастные условия по доступности почвенной влаги выявили некоторые особенности в ее реакции. В варианте с легкодоступной почвенной влагой деревья ели сибирской имеют большее число клеток (как в контроле), чем в варианте с труднодоступной почвенной влагой. У них отмечается увеличение площади просвета трахеид во второй половине годичного кольца, а также большая площадь клеточной стенки.

Молодые деревья кедр сибирского имеют самые низкие радиальные приросты за последние три года в эксперименте. Продукция числа клеток у них наименьшая. В варианте с легкодоступной влагой у кедр сибирского число клеток, радиальные размеры и толщина клеточной стенки трахеид больше, чем в варианте с труднодоступной влагой. Утолщение клеточной стенки приводит к большей ее площади в ранней и поздней древесине. Стратегия развития ели сибирской и кедр сибирского направлена на поддержание прочности древесины, поэтому, в варианте с легкодоступной влагой, при увеличении числа клеток и радиального размера трахеид, происходит увеличение толщины и площади клеточных стенок, а также доли поздней древесины.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ №07-04-00292, федерального агентства по образованию (проект СФУ 1.7.09).

Литература

1. Zahner R. Site quality and wood quality in upland hardwoods: theoretical consideration of wood density // For Soils Conf. Raleigh, North Carolina, 1968. 43 p.
2. Силкин П.П. Рентгенографический и гистометрический анализ структуры годичных колец древесины хвойных: дис. канд. физ.-мат. наук: 03.00.02. Красноярск, 2005. 248 с.
3. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
4. Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. Growth dynamics of conifer tree rings: an image of past and future environments. Berlin, Heidelberg, 2005. 343 p.
5. Мерзленко М.Д. Влияние засухи на строение годичного кольца сосны в культурах // Лесоведение. 1977. №4.— С. 29–32.
6. Судацкова Н.Е., Милютин И.Л., Романова Л.И. Влияние стрессовых воздействий на ксилогенез сосны обыкновенной в условиях Сибири // Лесоведение. 2007. №6.— С. 101–106.

Резюме

Проведен анализ анатомического строения ксилемы хвойных в контролируемых контрастных условиях почвенной влаги. Показаны особенности анатомических элементов годичного кольца древесины ели сибирской и кедра сибирского.

Analysis of anatomical structure of coniferous xylem in controlled contrast conditions of soil moisture was conducted. The features of tree ring anatomy of Siberian spruce and Siberian stone pine were shown.

КУЗЬМИНА Н.А.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия, 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail: kuz@ksc.krasn.ru

ОЦЕНКА РОСТА И СОХРАННОСТИ КЛИМАТИПОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ В СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Реализация большинства генетически обусловленных хозяйственно ценных признаков древесных растений зависит от внешних факторов и лучше всего проявляется в определенных условиях среды. Географические культуры, созданные в 70-х годах в 36 пунктах бывшего Советского союза по программе ВНИИЛМ [1] содержат большие генетические коллекции популяций сосны обыкновенной. Результаты исследований этих тестов значительно расширяют информацию о географической изменчивости вида, ее закономерностях, позволяют выявить сорта-популяции и уточнить лесосеменное районирование, являющееся одним из резервов повышения продуктивности искусственных насаждений.

Цель работы — отбор перспективных климатипов по комплексу признаков для плантационного лесовыращивания и уточнение лесосеменного районирования в регионе.

Материалы и методы

Объектами исследований являются географические культуры сосны обыкновенной, созданные в Богучанском лесхозе Красноярского края в 1977 году по программе и методике ВНИИЛМ [1]. Пункт испытания находится в Ангарском южно-таежном районе лиственнично-сосновых лесов. Культуры создавались на 3 участках, два участка на темно-серой лесной суглинистой почве, один на дерново-подзолистой песчаной. Один из участков на суглинистой почве утерян в 20-летнем возрасте из-за лесного пожара. Пункт испытания географических культур относится к району с интенсивной эксплуатацией сосновых древостоев.

В географических культурах испытывается 84 климатипа сосны обыкновенной, места происхождений которых находятся: в долготном направлении — от Кольского п-ова до Охотского моря, в широтном — от лесотундры до южной границы ареала (от 50°10' и 69°40' с.ш. до 26°28' и 138°00' в.д.). Согласно внутривидовой систематике Л.Ф. Правдина [2], тестируемые климатипы представляют четыре подвида сосны обыкновенной: северную лапландскую, обыкновенную лесную, сибирскую и кулундинскую. В географических культурах регулярно исследуются рост в высоту и по диаметру, сохранность, стволовая продуктивность и устойчивость к патогенам.

Результаты и обсуждение

Известно, что при отборе лучших климатипов на стволовую продуктивность, необходимо учитывать их устойчивость к патогенам. В пункте испытания культур отмечались заболевания, вызванные патогенами: обыкновенное шютте (*Lophodermium pinastri* Chev.), снежное шютте (*Phacidium infestans* Karst.), ценангиевый некроз (*Cenangium abietis* (Pers) Pehm), грибы-ржавчинники — рак-серянка (*Cronatrium flaccidum* (Alb. et Schw) Wint, *Peridermium pini* (Pers.) Lew. Et Kleb).

Первое заболевание, вызванное обыкновенным шютте, отмечалось в возрасте двух лет на питомнике. Элиминация сеянцев на второй год развития болезни достигла 20% у контроля и 40% у потомств, место происхождения которых значительно отдаленно от пункта испытания в западном и юго-западном направлениях. В основном к этой группе относились потомства сосны из центральных районов России, Урала и Поволжья. Наибольший отпад сеянцев (до 85%), отмечался у западных и южных потомств европейской части России (климатипы из республики Беларусь и Украины).

Второе сильное повреждение географических культур сосны было вызвано снежным шютте в возрасте восьми лет на участке с дерново-подзолистой песчаной почвой. В это время культуры этого участка существенно уступали в росте культурам на темно-серой лесной почве. Колебания средней высоты восьмилетних потомств климатипов на песчаной почве составляли 28–70 см, на суглинистой — 49–95 см. Характер повреждений снежным шютте был различным. У сильно поврежденных деревьев отмечалось усыхание

верхушечной почки, и элиминация более 50% хвои в кроне. Элиминация хвои у деревьев со средней тяжестью повреждений варьировала от 20 до 40%. У слабо поврежденных деревьев элиминация хвои не превышала 20%.

Сильное повреждение хвои снежным шютте, охватившее более 50% деревьев, отмечалось у климатипов сосны из центральных, западных и южных районов ее ареала. К ним относятся: Московская, Владимирская, Горьковская, Костромская, Брянская, Тамбовская, Воронежская, Пензенская, Рязанская, Ровенская, Псковская, Гомельская, Сумская и Киевская, области, Латвия, Семипалатинская область Казахстана. Также сюда относятся некоторые южные и лесостепные районы Сибири: Омская, Новосибирская области, Алтайский край, юг Красноярского края. Устойчивыми к снежному шютте оказались в основном климатипы сосны Сибири и европейского севера. Более 80% здоровых деревьев отмечено у потомств сосны Красноярского края, Якутии, Иркутской и Читинской областей, а также у климатипов Мурманской области и республики Коми.

В 23-летнем возрасте в географических культурах было зафиксировано заболевание хвои, вызванное ценангиевым некрозом. Развитие болезни продолжалось в течение трех лет и характеризовалось у климатипов сосны различной тяжестью повреждений хвои верхней части кроны (пожелтение, покраснение и элиминация). Менее устойчивыми к ценангиевому некрозу, как и в случае заболевания снежным шютте, оказались климатипы западной части ареала сосны и южные районы Сибири. У этих климатипов отмечался массовый характер повреждений (от 80 до 100% деревьев). Высокая генетическая устойчивость к ценангиевому некрозу выявлена у потомств сосны обыкновенной подвидов “северная лапландская” и “сибирская” южно-таежной подзоны. Низкая устойчивость к патогену отмечалась у потомств сосны подвидов — “сосна кулундинская”, “сосна обыкновенная” и “сосна сибирская” из южных районов Сибири. Так как исследуемые климатипы сосны обыкновенной находятся в одинаковых климатических и экологических условиях, то можно сделать вывод, что наблюдаемая дифференциация сосны по устойчивости к патогенам обусловлена генетическими особенностями, эволюционно закрепленными в потомстве в местах их происхождения [3, 4].

На участке с суглинистой почвой отмечаются повреждения, вызванные раком-серянкой. Локализация язв чаще отмечается на полуметровой и метровой (0,5–1,0 м) высоте, реже — на высоте 2,0 м. Доля пораженных деревьев у климатипов варьирует от 0,20 до 10%. У контрольного варианта не превышает 1%. Максимальная доля поврежденных деревьев отмечается у климатипов из степных и лесостепных районов Поволжья, юга Урала, Казахстана и юга Сибири (бузулукский, дюртюлинский, курганский, долонский, раки-товский, минусинский, кяхтинский климатипы).

Для оценки сходства климатипов по устойчивости к патогенам использовали кластерный анализ, в результате которого выделено два кластера. Климатипы первого кластера имеют низкую устойчивость к патогенам. Представляют этот кластер в основном климатипы сосны из центральных и южных регионов России, Поволжья и Урала. Климатипы второго кластера

отличаются лучшей сопротивляемостью к выявленным патогенам. Этот кластер в основном составляют климатипы сосны подвидов “сосна сибирская” и “сосна северная лапландская.

Таким образом, в географических культурах у климатипов сосны проявляется разная реакция к патогенам. На бедной дерново-подзолистой почве сосна в географических культурах подвержена воздействию обыкновенного и снежного шютте, ценангиевого некроза, на более богатой гумусовым горизонтом темно-серой лесной суглинистой — воздействию грибов-ржавчинников. Высокая устойчивость к патогенам выявлена у северных климатипов, подвидов “северная лапландская” и “сибирская” из южно-таежной подзоны Красноярского края, Иркутской, Тюменской, Новосибирской, Кемеровской областей и европейского севера. Можно предположить, что у потомств сосны северных популяций выработалась сопротивляемость к патогенам. Климатипы сосны из западных, центральных и южных районов ареала (подвиды “обыкновенная” и “кулундинская”) более уязвимы к патогенам в пункте испытания.

В возрасте 33 лет на дерново-подзолистой песчаной почве сохранность деревьев климатипов сосны варьирует от полной элиминации (бориспольский с Украины) до 93% (печенгский Мурманской области). У контрольного варианта (богучанский климатип) сохранность составляет 78%. Высокая сохранность (более 80%) отмечается у климатипов из северных регионов европейской части России, Урала и Сибири (печенгского Мурманской обл., пинежского Архангельской обл., чупинского и пряжинского из Карелии), Урала (ревдинского Свердловской обл., курганского Курганской обл.), Сибири (тарского Омской обл., кыштовского Новосибирской обл.). В географических культурах на темно-серой суглинистой почве сохранность деревьев сосны меньше, варьирует от 6 до 60%, у контрольного варианта составляет 46%. Низкая выживаемость (менее 20%) отмечается у климатипов сосны из западных, южных и центральных районов ареала сосны, и некоторых — с юга Сибири (Алтай).

Анализ динамики роста в высоту за 20-летний период выявил 4 группы климатипов сосны, различающиеся ритмом и интенсивностью роста. Первая группа представляет климатипы со стабильно высоким ростом в высоту относительно контроля или на уровне контроля. Вторую группу представляют климатипы, имеющие параметры средних высот значительно меньше чем у контроля. В третьей группе представлены климатипы, отличающиеся высоким темпом роста в первые 10 лет, и отстающие по росту в высоту от контрольного варианта в последующие годы. У климатипов четвертой группы отмечалось частое чередование периодов роста с высокой и низкой интенсивностью. В возрасте 20–30 лет у ряда климатипов сосны отмечается смена рангового положения. Лучшими по росту в высоту являются деревья климатипов сосны первой и четвертой групп, средняя высота которых соответствует уровню контрольного, а у ряда климатипов даже превосходит его [5, 6].

Сравнительный анализ роста климатипов сосны на участках с разными почвенными условиями показывает, что на суглинистой почве высота, диаметр и запас стволовой древесины климатипов в 2–4 раза превышает эти показатели климатипов сосны обыкновенной на участке с дерново-подзолистой песчаной почвой. Так, высота богучанского климатипа на песчаной почве составляет — 3,5 м, на суглинистой — 11,7 м. Ранг климатипов по росту в высоту и запасу стволовой продуктивности на песчаной и суглинистой почвах не одинаков.

Заключение

В географических культурах выявлены климатипы, превосходящие по стволовой продуктивности контрольный климатип. На дерново-подзолистой песчаной почве группу лучших представляют: енисейский, северо-енисейский, проспихинский, ниже-енисейский, ачинский Красноярского края, мамский, усть-кутский, катангский, вихоревский, зиминский Иркутской области, олекминский Якутия, пудожский, сортовальский Карелия, короткеросский Коми и кандалакшский Мурманской, заводоуковский Тюменской, болотнинский Новосибирской, колпашевский Томской, гурьевский Кемеровской областей.

На темно-серой лесной суглинистой почве лучшими по сравнению с контролем являются: ниже-енисейский и канский Красноярского края, катангский, усть-кутский, мамский Иркутской области, нерчинский Читинской области, тотемский Вологодской области, чупинский, пудожский, сортовальский Карелия, слободской Кировской области, тавдинский и ревдинский Свердловской области. Среди отобранных климатипов только семь — ниже-енисейский Красноярского края, мамский, усть-кутский и катангский Иркутской области, пудожский, сортовальский из Карелии, короткеросский Коми показали высокую устойчивость и стволовую продуктивность на разных почвах. Очевидно, что эти климатипы обладают более широкой нормой генетической реакции на изменение климатических и почвенных условий.

На основании результатов исследований предлагаются рекомендации по уточнению лесосеменного районирования [7] сосны обыкновенной в регионе:

1. Расширить территорию 56 лесосеменного района, присоединив к нему следующие районы и подрайоны: 47 — Средне-Енисейский (а, б); 48 — Тунгусский (а, б, в); 57 — Верхне-Ленский (а); 58 — Южно-Ангарский (а, б, в); 55 — Томский (б, г, д).

2. В случае хронического отсутствия урожаев семян, поставщиками семян для плантационного лесовыращивания и лесных культур в регионе могут быть следующие лесосеменные районы и предприятия (лесничества): 5 Южнокарельский лесосеменной район, предприятия Пудожское и Сортовальское; 6 Верхнедвинской (б) — Корткеросское; 49 Приленский (б) — Мамское Иркутской области; 47 Средне-Енисейский (а) — Нижне-Енисейское Красноярского края; 57 Верхне-Ленский (а) — Усть-Кутское Иркутской области; 48 Тунгусский (в) — Катангское (ю) Иркутской области.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ №07-04-00292 и федерального агентства по образованию, проект СФУ №1.7.09.

Литература

1. Изучение имеющихся и создание новых географических культур // Программа и методика работ. М.: ВНИИЛМ, 1972. 52 с.
2. *Правдин Л.Ф.* Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.
3. *Kuzmina N.A., Kuz'min S.R.* Intraspecific of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to Pathogens in a Provenance Trial in Middle Siberia // *Eurasian J. For. Res.*, 2008, 11–2: 51–59.
4. *Кузьмина Н.А.* Устойчивость сосны обыкновенной разного происхождения к грибным патогенам в географических культурах Приангарья / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // *Хвойные бореальной зоны.*— 2007.— Том XXIV, №4–5.— С. 454–460.
5. *Кузьмина Н.А.* Оценка стволовой продуктивности сосны обыкновенной на песчаной почве в географических культурах Приангарья / Н.А. Кузьмина // *Лесная таксация и лесоустройство.*— 2005.— №2 (35).— С. 416–419.
6. *Кузьмина Н.А.* Дифференциация сосны обыкновенной по росту и выживаемости в географических культурах Приангарья / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин, Л.И. Милотин // *Хвойные бореальной зоны.*— 2004.— Вып. 2.— С. 48–56.
7. *Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР.* 1982. Москва. 368 с.

Резюме

Приводятся многолетние результаты исследований роста, сохранности и устойчивости сосны обыкновенной к патогенам в географических культурах на разных почвах. Выявлены лучшие климатипы по стволовой продуктивности и сделаны предложения по уточнению лесосеменного районирования вида в регионе.

Long-term research results of growth, survival and resistance of Scots pine to pathogens in the provenance trial on different soil are shown. Best climatypes in stem productivity were revealed and suggestions about more precise definition of seed zoning in the region were made.

МАКАИ Ш.¹, МАКАИ П.Ш.¹, НЕСТЕРОВА И.М.²

¹*Западно-венгерский Университет, Республика Венгрия,*

г. Мошонмадьярвар, ул. Вар, 2

²*Белорусская Государственная Сельскохозяйственная Академия,*

Республика Беларусь, г. Горки, ул. Ленинский бульвар, 3

ИЗУЧЕНИЕ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ И ФАРМАКОЛОГИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ВЕНГЕРСКИХ СОРТОВ ПАЖИТНИКА ГРЕЧЕСКОГО (*TRIGONELLA FOENUM* — *GRAECUM* L.) В УСЛОВИЯХ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ И РЕСПУБЛИКИ ВЕНГРИИ

Сельское хозяйство Республики Беларусь традиционно специализируется в животноводческом направлении. Поэтому создание прочной и устойчивой базы животноводства является актуальным, имеет важное хозяйственное значение. Кормопроизводство не только обеспечивает живот-

новодство разнообразными кормами, но и способствует воспроизводству и сохранению плодородия почв, улучшению экологического состояния окружающей среды.

Особое внимание в республике уделяется расширению площадей под бобовыми травами, которые способствуют улучшению белкового баланса рациона животных, а также имеют важное агротехническое значение в повышении плодородия почв.

Одним из главнейших факторов, сдерживающих наращивание производства продукции животноводства, является недостаток кормов и дефицит в них высококачественного протеина. Существенным, но до последнего времени недостаточно используемым резервом увеличения производства кормов и растительного белка может быть пажитник греческий. Его зеленая масса по содержанию белка, аминокислот, витаминов, макро и микроэлементов, биологически активных веществ не уступает люцерне. Тем не менее, эта культура в условиях Беларуси очень мало изучена, недостаточно разработана технология её возделывания.

Пажитник греческий возделывают в странах Южной и Западной Европы, в том числе и в Венгрии. Он является одним из самых ценных лекарственных и пряноароматических растений. Семена пажитника используются населением ряда стран как лекарственное сырье с целью регулирования гормональной системы организма, нормализации углеводного обмена при сахарном диабете, предотвращению авитаминоза, снижению холестерина в крови [1, 4].

В связи с этим изучение хозяйственной и фармакологической ценности пажитника греческого как культуры, не исследованной в условиях Беларуси представляет большой научный и практический интерес.

Цель исследования. 1. Изучить особенности роста и развития культуры. 2. Дать оценку сравнительной продуктивности различных сортов пажитника для возделывания на корм и семена. 3. Изучить химический состав культуры по содержанию органических веществ и минеральных элементов. исследовать полный микроэлементный состав семян *Trigonella foenum-graecum* L. и провести сравнительный анализ содержания макро- и микроэлементов в венгерских образцах, венгерских районированных сортов в условиях Республики Беларусь этого растения, собранных в различные годы. 4. Исследовать фармакологические свойства семян (содержание алкалоидов и стероидов). 5. Разработать практические рекомендации по технологии возделывания культуры для хозяйственного и фармакологического использования.

Материалы и методы

Для решения задач были заложены полевые опыты в 2006–2007 годах на опытном поле кафедры кормопроизводства Белорусской Государственной сельскохозяйственной академии (Республика Беларусь) и на опытном поле Западно-венгерского Университета (Республика Венгрия). Были использованы следующие сорта: 1. Ovari Gold (контроль); 2. Ovari-4; 3. H-26;

4. Chiadonha; 5. Gharkamon в четырехкратной повторности на делянках площадью 5 м².

В соответствии с задачами исследований проводились учеты и наблюдения за ростом и развитием культуры, наблюдались фенологические фазы развития культуры, изучались биометрические показатели, проводились учеты урожайности зеленой массы и семян, а также проведен лабораторный анализ химического состава растений и семян.

Исследуемый материал: венгерские образцы *Trigonella foenum-graecum* L. были отобраны из разных селекционных сортов урожая 2002 и 2005 г., выращенных на экспериментальном поле Западного Университета Венгрии (г. Мошонмадаровар). венгерских районированных сортов в условиях Республики Беларусь из урожая 2006 и 2007 г. образцы были на опытном поле “Тушково” Белорусской государственной сельскохозяйственной академии и на коллекционном питомнике кафедры кормопроизводства на дерново-подзолистой, легкосуглинистой почве, подстилаемой моренным суглинком с глубины 1,1 м. Агрохимические показатели пахотного слоя почвы 0–22 см следующие: рН — в солевой вытяжке КСІ — 6,0; гидролитическая кислотность 0,88 мг-экв на 100 г почвы, степень насыщения основаниями 95%, содержание гумуса 1,5%, подвижных форм P₂O₅ — 173 мг на 1 т почвы, K₂O — 185 мг на 1 т почвы.

Подготовка проб для анализа и проведение измерений: Семена протирались в порошок. 5,0 г порошка (точная навеска) заливались 20–25 мл смеси азотной, соляной, хлорной кислот и бидисстилизованной воды (1:1:3:1). Образец разлался при осторожном нагревании до прекращения выделения окислов азота. Затем смесь фильтровалась и объем фильтрата доводился бидисстилизованной водой до 25 мл. Определение макро- и микроэлементов проводилось методом атомно-абсорбционной спектродотометрии на приборе: атомно-абсорбционный спектродотометр “ALFA 4” ChemTech Analytical. Для каждого исследуемого порошка проводилось три определения. Статистический анализ проводился с помощью программы Statistic for Windows версия 6.0.

Результаты и обсуждение

По результатам проведенных в 2006 году опытов была получена следующая урожайность возделываемых сортов данной культуры (табл.).

Таблица
Урожайность различных сортов пажитника греческого (*Trigonella foenum-graecum* L.)

Сорта	Урожайность, т/га
OVARI GOLD (контроль)	1,703
OVARI-4	1,550
ГНАНКАМОН	1,370
Н 26	1,430
ЧИАДОННА	1,170

Содержание микроэлементов в венгерских и белорусских образцах *Trigonella foeniculum-грасит L.*, собранных в различные годы

Год	Код образца	Количество элемента, мг %										
		Na	K	Mg	Fe	Ca	Cr	Co	Cu	Zn	Mn	
2002	B5	53	62,5	173	5700	70	0,01	0,12	1,4	1,17	0,25	
	C16	57	108,1	180	6710	33,4	0,03	0,12	1,7	1,7	0,2	
	CG2	39,8	99,6	156	9040	16	0,03	0,16	0,9	1,8	0,18	
	D28,64	40	89,8	160	10000	18	0,02	0,22	0,73	2	0,08	
	18244772G	39,6	88,7	120	5240	12,8	0,05	0,2	0,83	1,6	0,28	
	H314648	44,2	85,2	70	4490	8	0,03	0,14	0,33	1,7	0,18	
	K55	43,8	94,6	160	8600	16,6	0,04	0,16	0,8	1,7	0,25	
	M85	51,8	72,4	158	8580	14	0,02	0,22	0,43	1,8	0,16	
	O8222967	42	84,9	165	10000	30	0,02	0,2	0,76	2,2	0,14	
	OG37	51,8	89,8	150	5960	44	0,03	0,2	0,45	1,6	0,22	
	X32	54	125	165	8080	17,6	0,03	0,18	0,93	2	0,2	
2005	1es	41	65	150	10700	50	0,01	0,1	0,93	1,5	0,18	
	2cs	74	105	158	10000	34,4	0,04	0,16	0,8	1,6	0,24	
	4es	60	72,5	146	2600	21	0,04	0,06	0,55	1,5	0,18	
	5os	37,5	80	121	6420	50	0,03	0,08	0,35	1,6	0,18	
	6os	67	82,4	116	9780	29	0,04	0,16	0,93	1,6	0,2	
	7as	37	97,4	130	8010	29	0,05	0,2	0,55	1,4	0,18	
	8cs	66	75	102	7840	48	0,03	0,06	0,95	1,7	0,16	
	9cs	58	58,5	118	6580	27	0,01	0,08	0,4	1,3	0,14	
2006	BEL1	70	101,5	115	9040	37	0,01	0,12	0,42	1,6	0,02	
2007	BEL2	52	108	171	10000	21	0,01	0,14	0,6	1,8	0,04	

Статистическая оценка содержания макро- и микроэлементов в образцах *Trigonella foenum-graecum L.*, собранных в различные годы

Название элемента	Среднее \pm SD, мг%		Достоверность (95% доверительный интервал)
	2002	2005	
Na	47,00 \pm 6,56	55,06 \pm 14,57	P < 0,001
K	90,96 \pm 16,65	79,48 \pm 15,58	P < 0,001
Mg	150,64 \pm 30,78	130,13 \pm 19,44	P < 0,001
Fe	7490,91 \pm 1949,0	7741,25 \pm 2608,26	P < 0,001
Ca	25,49 \pm 18,15	36,05 \pm 11,60	P < 0,001
Cr	0,03 \pm 0,01	0,03 \pm 0,01	P < 0,001
Co	0,17 \pm 0,04	0,11 \pm 0,05	P < 0,001
Cu	0,84 \pm 0,41	0,68 \pm 0,25	P < 0,001
Zn	1,75 \pm 0,27	1,53 \pm 0,13	P < 0,001
Mn	0,19 \pm 0,06	0,18 \pm 0,03	P < 0,001

Выводы

В результате проведенных исследований самая высокая урожайность была у сорта Ovari Gold (контроль). Остальные сорта оказались менее продуктивными. Химический анализ этих сортов будет проведен в 2007 году в Венгрии.

Температура и влажность воздуха, которые обычно меняются из года в год, незначительно влияют на макро- и микроэлементный состав исследуемых образцов *Trigonella foenum-graecum L.*, выращиваемых на одном и том же участке. Более существенной представляется способность разных образцов поглощать элементы из почвы, о чем свидетельствует практически одинаковый элементный состав в белорусских образцах и одном из селекционных венгерских образцов.

В результате этих и будущих исследований учеными Беларуси и Венгрии будут разработаны рекомендации по возделыванию пажитника греческого (*Trigonella foenum-graecum L.*) для хозяйственных и фармакологических целей в условиях Республики Беларусь.

Литература

1. Makai P.S., Makai S. (2004): Fenugreek (*Trigonella foenum-graecum L.*) varieties and germ number tests. Modern problem of plant growing in the Republik of Belarus and in Hungary. Collection of scientific Works. Belorussian State Agricultural Academy, Gorki. P. 24–25.

2. Makai S., Pücsi S., Kajdi F. (1996): A gürügszйна (*Trigonella foenum graecum L.*) termesztйse йs hasznosnбsa. Kőrnyezet — йs Tбjgazdбlkodбsi Fьzetek 1996/4, Pszicholingva Kiady.

3. Paris N., Sauvaire Y., Baccou I.C. (1975): Procйdй d' extraction de vйgeteaux pour la production de sapogйnines steroїdique et de sousproduits utilisable industriellement. Brevet francais N75.

4. Makai S., Makai S., Csavajda E. (2005): Comparative test of fenugreek (*Trigonella foenum graecum* L.) varieties and biological value // Advanced Biological Technologies and their Impact on Economy Natural product: Technologies for their Capitalization in Agriculture, Medicine, and Food Industry. Chisinau, Moldova.

5. 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. N5.

Резюме

Fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) is cultivated in Southern and West European countries, as well as in Hungary. It is the most valuable medical and spicy-aroma plants. The aim of our research is: 1. to discover the principles of growth and development of the plant; 2. to give the comparable analysis of productivity of different varieties of fenugreek for cultivating for feed and seed purposes; 3. to research the chemical contents of the plant in organic and mineral elements; 4. to research pharmacological properties of seeds (alkaloids and steroids); 5. to develop the practical recommendations of cultivation technology of the plant as a agricultural and medical crop. As a result of this and future experiments the recommendations on cultivation of fenugreek for agricultural and medical purposes will be developed in conditions of the Republic of Belarus made by Belarusian and Hungarian scientists.

МАКАРЕНКОВ М.А., КОЗЛОВ Н.Н., КОРОВИНА В.Л., ТРУХАН В.А., КОМКОВА Т.Н

Всероссийский научно-исследовательский институт кормов

им. В.П. Вильямса, Москва, Россия, Лобня, e-mail: nnkozlov@rambler.ru

ПРИРОДНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ БОБОВЫХ КОРМОВЫХ КУЛЬТУР

Для бобовых кормовых растений характерно богатейшее разнообразие природных растительных ресурсов, которые, в свою очередь, имеют широкий набор подвидов, экотипов, популяций, биотипов и клонов. Ценность дикорастущих видов, прежде всего, состоит в улучшении существующих и создании новых, экологически дифференцированных, хозяйственно специализированных сортов для различных зон РФ [1]. Поэтому мобилизация генетических ресурсов из естественных мест обитания, всестороннее их изучение и оценка, а также обеспечение их длительной сохранности являются особенно актуальными. А выделенные в процессе изучения перспективные образцы целесообразно широко использовать в качестве исходного материала в селекции [2].

Работе с дикорастущими формами кормовых растений во ВНИИ кормов придается особое значение. Начиная с 30-х годов, совместно с ВНИИ растениеводства, было организовано более 30 экспедиций в различные районы нашей страны. В результате было обследовано свыше 600 тыс. га, собрано более 2,5 тысяч образцов семян дикорастущих бобовых трав. Более

того, в процессе обследований были выявлены и районированы такие ценные кряжи клевера лугового, как Пермский, Конищевский, Бирский, Казаченский, Носовский, Подольский, а также 18 местных сортов люцерны — Славянская, Манычская, Семреченская, Хивинская и др. Позднее с использованием дикорастущих видов и местных популяций в нашей стране выведено более 50 селекционных сортов люцерны, 92 — клевера лугового и 23 — эспарцета [3].

Широкое вовлечение дикорастущих генетических ресурсов в селекционный процесс продолжается и в настоящее время. В текущий период коллекция бобовых кормовых растений ВНИИ кормов насчитывает 2800 образцов, представляющих 260 видов.

В последнее десятилетие организованы и проведены экспедиции по сбору дикорастущих растений на Алтай, в Белоруссию, Карелию, Башкирию, Республику Коми, Кировскую, Ярославскую, Тверскую и Волгоградскую области. В результате экспедиций собраны семена 820 образцов различных видов бобовых трав. Климатические условия указанных регионов различаются по своим параметрам, что отражается на произрастающих там растениях (табл.).

Наиболее продуктивные экспедиционные сборы дикорастущих кормовых бобовых травянистых растений проведены в Республике Алтай. Здесь в условиях затяжной холодной зимы и короткого жаркого лета с частыми ранне-осенними и поздне-весенними заморозками созданы жесткие про-

Таблица

Результаты экспедиционных сборов образцов бобовых кормовых растений и их сородичей (1999–2009 гг.)

Место сбора	Клевер		Люцерна	Ляд-венец	Вика	Остальные виды	Всего
	луговой	другие виды					
Республика Алтай, 1999	23	37	40		51	89	240
Воронежская обл., 2000	14	7	10	1		2	34
Кировская обл., 2002	7	12	4		7	9	39
Республика Беларусь, 2002	15	14	1	3		7	40
Республика Карелия, 2003	24	38			17	24	103
Ярославская обл., 2004	13	19			3	6	41
Башкирия, 2004		7				5	12
Тверская обл., 2006	14	22			1	5	42
Московская обл., р. Ока, 2007	9	25	21	1	3	10	69
Республика Коми, 2008	17	8			4		29
Республика Карелия, 2008	28	45			7	3	83
Волгоградская обл., 2009	8	15	36	4	7	18	88
Итого	172	249	112	9	100	178	820

кационные фоны для естественного отбора. А наличие многочисленных изолированных горных долин со слабым антропогенным влиянием служит предпосылкой широкого генотипического разнообразия в пределах вида и формирования уникального набора генов и аллелей в эндемичных видах. В результате на пойменных и горных разнотравно-злаковых лугах, на лугах с разной степенью остепнённости, опушках и полянах леса, на каменистых склонах и обочинах горных троп собрано 190 образцов бобовых трав.

Собрано 22 образца клевера лугового (*Trifolium pratense* L.), отличающихся повышенной обсемененностью головок. Выявлены перспективные для селекции формы клевера гибридного (*Trifolium hybridum* L.) и формы клевера ползучего (*Trifolium repens* L.), имеющие крупные головки и длинные цветоносы. Определенный интерес представляет клевер люпиновидный (*Trifolium lupinaster* L.s.l.), который на Алтае имеет довольно широкий ареал распространения. Собрано 34 образца люцерны, относящихся к трем видам: *Medicago falcata* L., *M. lupulina* L., *M. varia* Mart., характеризующихся высоким плодобразованием.

В интродукционном плане определенный интерес представляет видовое разнообразие вики. Экспедицией собрано 40 образцов вики, представляющих 12 видов, в основном многолетних. Продолжительность жизни растений этих видов — 8–12 лет, что особенно ценно при создании долголетних сенокосов. Высокой продуктивностью зеленой массы и семян характеризовались вика приятная (*Vicia amoena* Fisch.), лиловая (*V. lilacina* Ldb.) — эндемик Алтая, крупноголовая (*V. megalotropis* Ldb.) и заборная (*V. sepium* L.). Все они довольно широко представлены на сенокосных угодьях Алтая.

В ходе этой экспедиции собрано 14 образцов чины, относящихся к трем видам, эспарцета (*Onobrychis* L.), донника (*Melilotus* Mill.), астрагала (*Astragalus* L.), остролодочника (*Oxytropis* DC.), копеечника (*Hedysarum* L.).

В результате экспедиции по центру и югу Карелии обследовано 9 районов: Прионежский, Пряжинский, Кондопожский, Медвежьегорский, Олонецкий, Питкярантский, Сортавальский, Лахденпохский, Суоярвский. Сборы генплазмы в этом регионе проводили на естественных и старосеяных (7–10 лет) лугах, пастбищах, лесных опушках, в поймах рек (Шуя, Олонка, Видлица, Уксунйоки), озер (Онежское, Ладожское, Сямозеро, Укшозеро, Ведлозеро, Кончозеро), а также на острове Кижь. Луговые угодья Карелии занимают немногим более 1% площади республики. Для их создания частично использовались нетрадиционные для данного региона виды и сорта растений, поэтому наряду с аборигенными растениями встречаются и заносные, но прошедшие определенный этап адаптации, что является важным условием формирования ценного селекционного материала.

В ходе экспедиции собрана большая коллекция семян, которые относятся к 14 бобовым видам. Наиболее распространенными бобовыми видами растительных сообществ были клевер гибридный (*Trifolium hybridum* L.), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), клевер ползучий (*Trifolium repens* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), горошек мышиный (*Vicia cracca* L.),

горошек заборный (*Vicia sepium* L.), которые повсеместно присутствовали в травостоях в различном соотношении между собой и злаковыми видами. Семена клевера гибридного были собраны на осушенном и естественном болотных массивах и в низинах. Чина луговая, горошек мышинный и горошек заборный встречались повсеместно, но различались по скороспелости, облиственности, размерам листовых пластинок. Наиболее скороспелые формы клевера лугового собрали в южных районах на старых финских усадьбах. Там же собраны семена клевера шурщащего (*Trifolium strepens* Grantz.) и клевера темноцветкового (*Trifolium spadiceum* L.). Донник белый (*Melilotus albus* Hedik.) и донник желтый (*Melilotus officinalis* L.) встречались очень редко (на окраинах поселений, вдоль дорог) и были высокорослыми (до 200 см). В прибрежных зонах Онежского и Ладожского озер были найдены чина алеутская (*Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed.) и чина лесная (*Lathyrus sulvestris* L.). Клевер средний (*Trifolium medium* L.) встречался многократно в разных местах сбора на разных по плотности почвах.

Совместно с Белорусским институтом мелиорации и луговодства проведено обследование и сбор генплазмы кормовых растений в трех регионах Белоруссии: в западном — с мягким климатом, супесчаными и песчаными почвами с заливными лугами по реке Неман; в центральном — на Минской возвышенности с пересеченной местностью, средне- и тяжело суглинистыми почвами; южном (Солигорский район) — с более теплым и сухим климатом, со средне- и тяжело суглинистыми почвами. Собрано 44 образца бобовых трав, в том числе семена клевера лугового, собранные с растений, произрастающих поблизости от соляных отвалов. На естественном пастбище выявлены оригинальные образцы люцерны хмелевидной.

В Кировской области экспедиционным обследованием охвачены два района: Оричевский и Советский. Были обследованы поймы рек, растительность лугов и пастбищ, торфяники с различной глубиной выработки, Лежненское озеро и Буржацкий утес. Собрано более 100 образцов дикорастущих форм, в том числе 58 образцов злаковых, 51 образец бобовых трав и других видов.

В ходе экспедиции в Республику Коми в окрестностях поселка Усть-Цильма выявлены и собраны семена с растений клевера лугового, имеющих 2–4 междоузлия и представленных озимым морфобиотипом. Эти растения имели хорошо выполненные генеративные органы с высокой обсемененностью головок и вызревшими к последней декаде августа семенами. В прибрежных кустарниках в пойме реки Печоры собраны семена (0,5 кг) клевера белого с крупными головками на высоких цветоносах, плотной розеткой столонов и высоким проективным покрытием листьев.

В результате экспедиции в пойму реки Оки (окрестности поселка Красная Пойма Луховицкого района Московской области) собрано 69 образцов бобовых растений. Основной интерес здесь представляли формы люцерны желтой и донника. Кроме того, на богаре, особенно на естественно сложившихся травостоях, были выявлены перспективные формы лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.), клевера среднего, клевера альпийского.

Экспедиция по маршруту Московская область — Рязанская область — Тамбовская область — Воронежская область — Волгоградская область позволила обследовать около 420 км² залежей, склонов оврагов, пойменных лугов рек Проня, Ворона, Цна, Хопер, Польный — и Лесной Воронеж, Медведица, Ахтуба и Волга. Собран 81 образец (26 видов) кормовых растений, представляющих интерес для селекции. В южных районах Московской и северных районах Рязанской области выявлены высокопродуктивные по кормовой массе и семях формы клевера лугового (*Trifolium pratense* L.). В Тамбовской области на пастбище в пойме реки Польный Воронеж собраны типичные формы люцерны серповидной (*Medicago falcata* L.). По своему морфобиотипу это были расплывчатые по земле растения, стебли которых в местах соприкосновения с почвой образовывали корневую систему. Соцветия имели типичную для этого вида форму с желтой окраской. Плоды правильной серповидной формы длиной 1,5–2,0 см с хорошей обсемененностью.

На крутых спусках в пойму реки Цны собраны прекрасные и разнообразные по морфотипу формы клевера лугового, люцерны гибридной (*Medicago varia* L.), клевера альпийского (*Trifolium alpestre* L.), вязеля разноцветного (*Coronilla varia* L.), вики лесной (*Vicia silvatica* L.).

В Волго-Ахтубинской пойме собраны оригинальные формы люцерны гибридной, донника белого (*Melilotus albus* Desr.) и солодки (*Glycyrrhiza glabra* L.).

Таким образом, растения дикорастущей флоры имеют важное значение в качестве исходного материала для селекции новых сортов. Несмотря на современные методы селекции, основанные на трансгенезе и ДНК-маркировании, дикорастущие формы остаются донорами селекционно-ценного, экологически безопасного генетического материала. Поэтому необходимо на современном уровне продолжить работы по инвентаризации, оценке и картированию очагов концентрации видового и внутривидового разнообразия кормовых растений дикорастущей флоры.

Литература

1. Синская Е.Н. Динамика вида. М.–Л.: 1948.— 526 с.
2. Новоселова А.С. и др. Селекция и семеноводство многолетних трав. М., 2005.— 376 с.
3. Рубцов М.И., Яртиев А.Г. Генетический фонд кормовых культур и использование его в селекции. В сб. “Кормопроизводство”, 1976, вып. 13.

Резюме

Проведено экспедиционное обследование и сбор дикорастущих кормовых растений и их сородичей в 11 районах РФ. Собрано 820 образцов, представляющих 77 видов и имеющих определенный интерес для селекции и интродукции.

Проведено експедиційне обстеження і збір дикорослих кормових рослин та їх родичів у 11 районах РФ. Зібрано 820 зразків, що представляють 77 видів і мають певний інтерес для селекції та інтродукції.

Carried out expeditions and collection of wild fodder plants and their relatives in 11 region of Russia. Collected 820 samples representing 77 species, and have some interest for plant breeding and introduction.

МАРТЫНОВ С.А., МИТРОФАНОВА О.В.

*Никитский ботанический сад — Национальный научный центр, Украина, 98648
АР Крым, г. Ялта, пгт. Никита; e-mail: in_vitro@ukr.net*

ОСНОВНЫЕ ВИРУСНЫЕ БОЛЕЗНИ, ПОРАЖАЮЩИЕ КУЛЬТУРУ ПЕРСИКА (*PRUNUS PERSICA* (L.) BATSCH) В КРЫМУ

Персик (*Prunus persica* (L.) Batsch) является ценной южной плодовой культурой. Его плоды самые крупные среди всех косточковых пород, обладают тонким ароматом и высокой питательностью мякоти, оказывают лечебный эффект на организм и пригодны для различных способов технической переработки. Красивая розовая окраска цветков и их махровость позволяют использовать его в озеленении парков и садов.

На юге Украины и в Крыму преобладают сорта персика селекции Никитского ботанического сада — Национального научного центра, работа по которому началась с момента основания сада. Однако интенсивному развитию садоводства препятствует широкое распространение вирусных инфекций. По имеющимся данным, на персике идентифицированы такие болезни как желтуха персика (*Peach yellow virus*), розеточность персика (*Peach rosette virus*), карликовость сливы (*Prune dwarf virus*), мозаика персика (*Peach mosaic virus*), шарка сливы (*Plum pox virus*), некротическая кольцевая пятнистость (*Prunus necrotic ringspot virus*) и другие [1–3, 5]. Их вредоносность выражается в снижении качества плодов, урожайности деревьев и задержке роста.

В связи с этим целью данной работы является идентификация вирусов районированных и перспективных сортов персика НБС-ННЦ для разработки биотехнологических приемов их оздоровления.

Материалы и методы

Объектами исследований служили такие районированные и перспективные сорта персика как Гармония, Золотая Москва, Нарядный Никитский, Никитский подарок, Памятный Никитский, Орфей, Понтийский, Темисовский, Гранатовый, Достойный, Лакомый, Любимый, Мечта.

Обследование сортов проводили в коллекционных посадках НБС — ННЦ в весенне-летний период (апрель — август). В этот период у значительной части больных деревьев проявлялись отчетливые симптомы вирусных болезней на цветках, листьях и плодах. Оценку пораженности сортов персика выполняли во время обследований, используя общепринятую методику описания симптомов болезни [6, 7]. При этом проводили отбор образцов с признаками вирусных болезней в виде мозаики, хлоротических и некротических пятен, колец и дуг на листьях и пораженных плодах. Для подтверждения вирусных инфекций применяли метод биотестирования на травянистых растениях-индикаторах: *Chenopodium foetidum* Schrad, *Ch. quinoa* Willd., *Ch. amaranticolor* Coste et Reyn, *Cucumis sativus* сорта Delikatess, *Nicotiana glutinosa* L., *N. clevelandii* A. Gray, *N. tabacum* L., *Tetragonia expansa* Murr. Индикаторы инфицировали методом механической инокуляции. Для повы-

шения эффективности механической передачи вирусной инфекции на индикаторы инокулюм готовили в 0,1 М буфере Серенсена pH 7,0 с вирусстабилизирующими добавками (0,2% сульфит натрия, 0,2% аскорбиновая кислота, 0,01 М диэтилдитиокарбамат натрия, 1% кофеин). В качестве инокулюма использовали лепестки цветков, почки и листья. В опыт было включено по 4–8 растений-индикаторов каждого вида. Учет симптомов осуществляли в течение 3–21 суток. Тестирование вируса шарки сливы проводили молекулярно-биологическим методом, используя систему Пиротест-ИФА [4].

Результаты и обсуждение

Фитовирусологическое обследование районированных и перспективных сортов персика проводилось в коллекционных посадках НБС-ННЦ. В результате обследований были выявлены различные симптомы проявления вирусных болезней, которые представлены в таблице. Из данных таблицы видно, что на листьях наиболее часто встречаются межжилковый хлороз, некротическая пятнистость, деформация листьев и мелкоплодность.

Результаты, полученные при визуальном фитовирусологическом обследовании, позволили сделать вывод о высокой степени поражения вирусами деревьев персика. По внешним признакам проявления вирусной инфекции и тестированию на травянистых растениях-индикаторах выявлены вирусы некротической кольцевой пятнистости (PNRSV), вирус карликовости сливы (PDV), мозаики резухи (ArMV), шарки сливы (PPV) (таб.).

Вирус некротической кольцевой пятнистости (Prunus necrotic ring spot virus) распространен на многих косточковых породах. Заболевание проявлялось на листьях в виде хлороза, некроза ткани, колец и линий на сортах Гранатовый, Никитский Подарок. У сильно пораженных растений наблюдается отмирание верхушек, листовых и цветочных почек, стянутость листьев вдоль главной жилки, а также нечеткие кольца и пятна. Выделенные изоляты на *Ch. quinoa* на натертых листьях вызывали вначале бесформенные хлоротические, позднее некротические пятна.

Вирус карликовости сливы (Prune dwarf virus) приводил к подавлению роста отдельных побегов сортов Золотая Москва и Памятный Никитский, верхушки растений имели вид розеток. При экспериментальном заражении *Cucumis sativus* сорта *Delikatess* появлялись локальные пятна на семядолях и системная мозаика.

Вирус мозаики резухи (Arabis mosaic virus) поражает также широкий круг хозяев. На персике вызывает симптомы морщинистости листьев (сорта Понтийский, Лакомый), хлоротической пятнистости.

Вирус шарки сливы (Plum pox virus) является одним из наиболее вредоносных. При обследовании сортов персика на листьях были обнаружены хлоротические пятна, дуги и кольца вдоль центральной и боковых жилок, на зеленых плодах — хлоротические пятна и кольца, на зрелых плодах — красные кольца с розовым центром. Пораженные плоды созревают преждевременно и опадают за 2–3 недели до уборки. Они безвкусные и не употребляются в пищу ни в свежем, ни в переработанном виде. Также снижение

Таблица

Результаты тестирования сортов персика на выявление вирусной инфекции

Сорт персика	Симптомы на листьях*	Реакция растений-индикаторов							Идентифицируемые вирусы
		<i>Chenopodium foetidum</i>	<i>Ch. quinoa</i>	<i>Cucumis sativus</i>	<i>N. glutinosa</i>	<i>N. clevelandii</i>	<i>N. tabacum</i>	<i>Tetragonia expansa</i>	
Гармония	МЖХ, СТЛ	Мелкие желтые и охровые пятна		ЛНПС		ХПН, НПН			PPV
Золотая Москва	МНП, дуги и кольца на листьях		ХПН			ХПН			PDV PPV
Нарядный Никитский	КПЛ, Кам, СТЛ, красные кольца на плодах	ДЛО				ХПН, СМ, ДЛО			PPV
Никитский подарок	ХП, УсПл, МПл		НЛ, НПЛ	ТХПО, МХП					PNRSV
Памятный Никитский	ДПл, МЖХ, МНП	Мелкие охровые пятна	ХПН	КВ, НН		ХПН	СМ		PDV
Орфей	МПл, МЖХ, УсПл	Мелкие желтые и охровые пятна	НЛ	ЖПС, ДЛО			СМ, ДЛО, КВ	НПН, ДЛО	PPV
Понтийский	СТЛ, МоЛ, МЖХ, ХП		ХПН			ХПН, НПН, ДЛО			ArMV PPV
Темисовский	ХП, СТЛ	Желтые НПН					СМ		PPV
Гранатовый	КПЛ, МЖХ, ХП	ДЛ	НЛ, НПЛ						PNRSV
Достойный	СТЛ, Кам, МПл, СТЛ		ДЛО, НН, СМ						
Лакомый	УсПл, МЖХ, ДПл		ХПН			ДЛО, СМ			ArMV
Любимый	ВНЛ, МЖХ, ХП		ОВПо, ТНН						
Мечта	СТЛ, МЖХ								

* Примечание. МЖХ — межжилковый хлороз, СТЛ — стянутость листа, МНП — мелкие некротические пятна, КПЛ — кольцевая пятнистость листьев, Кам — камедь, камедетечение, ХП — хлоротические пятна, УсПл — усыхание плодов, МПл — мелкплодность, ДПл — деформация плодов, МоЛ — морщинистость листьев, ВНЛ — выпадающий некроз тканей, листа, ДЛО — деформация отрастающих листьев, ДЛ — деформация листьев, ХПН — хлоротические пятна на натертых листьях, НЛ — некрозы листа, НН — некрозы на натертых листьях, СМ — системная мозаика, ОВПо — отмирание верхушки побега, ТНН — точечные некрозы на натертых листьях, НПН — некротическая пятнистость на натертых листьях, КВ — кустистость верхушки.

урожаю плодов зависит от степени восприимчивости каждого сорта и может составлять до 70%. Экспериментально вирус был идентифицирован в сортообразцах персика “Гармония”, “Золотая Москва”, “Нарядный Никитский”, “Орфей”, “Понтийский”, “Темисовский” с применением системы Пиротест-ИФА.

В целом, широкое распространение вирусных болезней на юге Украины и в Крыму наносит ущерб как коллекционным посадкам персика, так и приводит к экономическим потерям от снижения урожая ценных районированных сортов, что остро ставит вопрос перевода сортов персика на безвирусную основу.

Выводы

1. Выявлены наиболее вредоносные вирусы и вирусные болезни районированных и перспективных сортов персика.

2. Показана необходимость разработки приемов получения исходного безвирусного материала персика с применением биотехнологических приемов оздоровления районированных и перспективных сортов персика.

Литература

1. Вердеревская Т.Д. Вирусные заболевания сливы, абрикоса, персика в Молдавии // Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии.— 1969.— №9.— С. 6.

2. Вердеревская Т.Д., Маринеску В.Г. Вирусные и микоплазменные заболевания плодовых культур и винограда.— Кишинев: Штиинца, 1985.— 311 с.

3. Воронин Э.И. Вирусные и микоплазменные болезни плодовых культур в Крыму // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.— 1977.— Т.59.— Вып.2.— С. 147–152.

4. Биотехнологические системы диагностики вируса шарки сливы (*Plum pox virus*) и отбора толерантных сортов косточковых плодовых культур / О.В. Митрофанова, И.В. Митрофанова, С.Н. Чирков, В.Н. Ежов, Н.П. Лесникова-Седошенко // Актуальные проблемы прикладной генетики, селекции и биотехнологии растений: Сб. научн. трудов Никит. ботан. сада.— 2009.— Т.131.— С. 94–103.

5. Изучение вирусов и вирусных болезней косточковых плодовых культур на юге Украины и особенности оздоровления растений *in vitro* / О.В. Митрофанова, И.В. Митрофанова, В.Н. Ежов, Н.П. Лесникова-Седошенко, Л.А. Лукичева, А.В. Смыков, В.В. Сенин, Т.В. Литвинова // Бюлл. Никит. ботан. сада.— 2005.— Вып.91.— С. 111–120.

6. Митрофанова О.В., Славгородская-Курпиева Л.Е., Митрофанова И.В., Лукичева Л.А. Диагностика вирусных болезней и биотехнологические приемы получения безвирусного посадочного материала косточковых плодовых культур.— Ялта: Крымпресс, 2000.— 45 с.

7. Митрофанова О.В., Тесленко А.В. Диагностика вирусных болезней персика в Крыму // Вредители и болезни плодовых и декоративных культур Крыма / Сб. научн. тр. Никит. ботан. сада.— 1982.— Т.87.— С. 89–99.

Резюме

Представлены результаты идентификации вирусов районированных и перспективных сортов персика. Выявлены вирусы некротической кольцевой пятнистости (PNRSV), вирус карликовости сливы (PDV), мозаики резухи (ArMV) и шарки сливы (PPV).

Надані результати ідентифікації вірусів районованих та перспективних сортів персика. Виявлені віруси некротичної кільцевої плямистості (PNRSV), карликовості сливи (PDV), мозаїки резухи (ArMV) та шарки сливи (PPV).

The results of identification of viruses regionalized and perspective peach cultivars have been presented. The *Prunus necrotic ring spot virus* (PNRSV), *Prune dwarf virus* (PDV), *Arabis mosaic virus* (ArMV) and *Plum pox virus* (PPV) have been revealed.

ОРЕШКОВА Н.В.

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

Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail:

oreshkova@ksc.krasn.ru, oreshkova@fromru.com

АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ (*LARIX SIBIRICA* LEDEB.)

Целью данной работы являлось изучение генетического разнообразия, структуры и степени дифференциации природных популяций лиственницы сибирской на территории Средней Сибири.

Материалы и методы

В анализ были включены выборки из десяти популяций лиственницы сибирской, произрастающей в различных районах ее естественного распространения на территории Красноярского края, Республик Тыва и Алтай.

Электрофоретическое фракционирование экстрактов проводили методом горизонтального электрофореза в 13%-ном крахмальном геле в трех буферных системах: I — трис-цитратной pH 6.2 (Adams, Joly, 1980), II — трис-цитратной pH 8.5 / гидроокись лития-боратной pH 8.1 (Ridgeway et al., 1970), III — трис-ЭДТА-боратной pH 8.6 (Markert, Faulhaber, 1965). В таблице 1 приведен список включенных в анализ ферментов с тривиальными, сокращенными названиями и номерами по международному каталогу (1962).

Для вычисления общепринятых в генетико-популяционных исследованиях параметров использовали компьютерную программу GenAIEx V.6.2 (Peakall, Smouse, 2006).

Результаты и обсуждение

В результате проведенного исследования электрофоретической изменчивости 13 ферментных систем у лиственницы сибирской обнаружено 46 аллозимных варианта, кодируемых аллелями 22 генных локусов. Наибольшее аллельное разнообразие наблюдалось у лиственницы сибирской из популяции “Ужур-1” (37 аллелей), наименьшее — у лиственницы из “Кукуя” (31 аллель). Около 61% выявленных аллелей являются общими для всех изученных популяций.

Расчет основных параметров генетической изменчивости и дифференциации лиственницы сибирской показал, что исследованные популяции характеризуются невысоким в среднем уровнем генетического разнообразия ($P=35,91$; $N_e=1,17$; $H_o=0,090$; $H_e=0,092$) (табл. 2).

Таблица 1

Ферменты, число кодирующих локусов и буферные системы, используемые в работе

Фермент	Аббре-виатура	Номер по К.Ф.	Число локусов	Буферная система
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37	4	I
Шикиматдегидрогеназа	SKDH	1.1.1.25	1	I
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	6-PGD	1.1.1.44	2	I
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	1	I
Глутаматоксалоацетаттрансаминаза	GOT	2.6.1.1	3	II
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	2	II
Фосфоглюкоизомеразы	PGI	5.3.1.9	2	II
Формиатдегидрогеназа	FDH	1.2.1.2	1	II
Фосфоглюкомутаза	PGM	2.7.5.1	2	II
Глутаматдегидрогеназа	GDH	1.4.1.2	1	III
Фосфоенолпируваткарбоксилаза	PEPCK	4.1.1.31	1	III
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	G-6PD	1.1.1.49	1	III
Супероксиддисмутаза	SOD	1.15.1.1	1	III

Таблица 2

Изученные популяции лиственницы сибирской, объем выборок — N, географические координаты и основные показатели генетической изменчивости

№ п/п	Популяции	N	Координаты	P	N _e	H _o	H _e	F
			с.ш. / в.д.					
<i>Красноярский край</i>								
1	Ванавара	30	60° 19'/102° 15'	36,36	1,18	0,085	0,108	0,105
2	Ялань	23	58° 15'/91° 54'	36,36	1,18	0,097	0,093	-0,050
3	Степановка	30	55° 20'/95° 43'	36,36	1,12	0,070	0,073	-0,001
4	Ужур-1	31	55° 15'/90° 10'	45,45	1,18	0,100	0,090	-0,064
5	Ужур-2	29	55° 20'/90° 15'	40,91	1,19	0,096	0,098	0,008
<i>Республика Тыва</i>								
6	Балгазын	30	51° 03'/95° 06'	36,36	1,14	0,079	0,092	0,133
7	Чадура	30	51° 22'/92° 53'	31,82	1,19	0,102	0,093	-0,059
8	Ак-Довурак	30	51° 23'/90° 27'	36,36	1,17	0,103	0,096	-0,065
<i>Республика Алтай</i>								
9	Кукуя	30	51° 27'/85° 15'	27,27	1,16	0,085	0,088	0,015
10	Черга	30	51° 29'/85° 32'	31,82	1,18	0,085	0,094	0,058
В среднем по всем изученным популяциям лиственницы				35,91± 1,58	1,17± 0,026	0,090± 0,011	0,092± 0,011	0,006± 0,012

Примечание: P — процент полиморфных локусов, N_e — эффективное число аллелей на локус, H_o — наблюдаемая гетерозиготность, H_e — ожидаемая гетерозиготность, F — индекс фиксации Райта, ± — стандартная ошибка.

Однако, более высокие значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности установлены в популяции лиственницы сибирской из Республики Тыва (Ак-Довурак). В популяциях из Ужурского (Ужур-1 и Ужур-2) и Енисейского (Ялань) районов Красноярского края, характеризующихся более высокими уровнями полиморфизма и большим аллельным разнообразием по сравнению с тувинскими популяциями, величины ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности оказались немного ниже. Самые низкие значения этих 2-х наиболее важных показателей генетической изменчивости наблюдались в популяциях лиственницы из Ирбейского района (Степановка) Красноярского края и Республики Алтай (Кукуя, Черга).

Исследование популяционной структуры вида с помощью индексов фиксации Райта: F_{is} , F_{it} , F_{st} (Wright, 1978), отражающих степень инбридинга особи относительно популяции (F_{is}), инбридинга особи относительно вида (F_{it}) и инбридинга популяции относительно вида в целом (F_{st}), показал, что каждое дерево лиственницы сибирской обнаруживает в среднем очень слабый дефицит гетерозигот относительно популяции ($F_{is}=0,004$) и относительно но вида ($F_{it}=0,039$) (табл. 3).

Оценка показателя F_{st} , отражающего степень подразделенности популяций, показала, что большая часть генетической изменчивости, выявленной у лиственницы в исследуемом регионе реализуется внутри популяции и только 3,7% ($F_{st}=0,037$) изменчивости распределяется между популяциями, что свидетельствует о низком уровне генетических различий между ними (табл. 3).

Количественная оценка степени генетических различий между исследованными популяциями лиственницы с помощью генетического расстояния D

Таблица 3

Значения показателей F-статистик Райта

Локусы	Число аллелей	F_{is}	F_{it}	F_{st}
Mdh-1	2	-0,018	-0,002	0,016
Mdh-2	2	-0,037	-0,006	0,030
Mdh-3	5	-0,007	0,031	0,038
Mdh-4	2	-0,018	-0,002	0,016
6-Pgd2	3	0,100	0,140	0,044
Got-1	2	0,026	0,050	0,024
Got-2	2	-0,084	-0,060	0,022
Lap-2	4	-0,053	-0,010	0,041
Pgi-1	2	-0,016	-0,002	0,015
Pgi-2	2	-0,002	0,043	0,046
Pgm-1	3	-0,059	-0,018	0,039
Fdh	4	-0,023	-0,003	0,019
Skdh-2	3	0,272	0,387	0,157
Sod-1	2	-0,020	-0,004	0,016
В среднем		0,004±0,019	0,039±0,023	0,037±0,008

**Генетические расстояния M. Неи между изученными популяциями
лиственницы сибирской**

Ванавара	Енисейск	Ирбейское	Ужур-1	Ужур-2	Балгазын	Чадура	Ак-Довурак	Кукуя	
***									Ванавара
0,009	***								Енисейск
0,008	0,005	***							Ирбейское
0,008	0,001	0,003	***						Ужур-1
0,009	0,001	0,005	0,001	***					Ужур-2
0,007	0,003	0,002	0,003	0,003	***				Балгазын
0,009	0,003	0,006	0,003	0,005	0,005	***			Чадура
0,008	0,005	0,003	0,003	0,005	0,002	0,003	***		Ак-Довурак
0,010	0,006	0,004	0,004	0,006	0,004	0,004	0,003	***	Кукуя
0,010	0,010	0,003	0,006	0,009	0,006	0,008	0,004	0,005	Черга

(Nei, 1972), также указывает на низкий уровень генетической дифференциации, однако различия между популяциями все же прослеживаются достаточно отчетливо. Из приведенных в таблице 4 данных видно, что значения D варьирует от 0,001 до 0,010, составляя в среднем 0,005. Наиболее дифференцированной от всех исследованных популяций лиственницы оказалась популяция из п. Ванавара (Эвенкия) ($D=0,007-0,010$) (табл. 4), причем стоит отметить, что такая дифференциация отражает ее довольно значительную географическую удаленность. Согласно тесту Мантелла, значения D достоверно коррелируют с географическими расстояниями ($R=0,663$, $P=0,01$).

Анализ генетических расстояний между популяциями показал, что на исследованной территории не наблюдается тесной взаимосвязи между географическим положением насаждений и степенью их генетической дифференциации. Близко расположенные популяции лиственницы сибирской из Республики Тыва обнаруживают такой же уровень дифференциации, как и географически удаленные популяции. И наоборот, расположенные на значительном удалении друг от друга популяции из Ужурского и Енисейского районов Красноярского края обнаруживают значительное сходство по генетической структуре. Это можно объяснить тем, что лиственница сибирская произрастает в различных географических зонах с разнообразными экологическими условиями, и влияние экологических факторов может перекрывать показатели географической дифференциации (Дылис, 1947, 1961, 1981; Коропачинский, 1983; Милогин, 2003; Ирошников, 2004 и др.).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН №76, РФФИ (№ 08-04-00034-а, №09-04-98033-р_енисей_а).

Литература

1. Дылис Н.В. Сибирская лиственница.— М.: Изд. МОИП, 1947.— 137 с.
2. Дылис Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока.— М.: АН СССР, 1961.— 209 с.
3. Дылис Н.В. Лиственница / Н.В. Дылис // Библиотечка “Древесные породы”.— М.: Лесная промышленность, 1981.— 96 с.
4. Прошников А.И. Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция.— М.: ВНИИЛМ, 2004.— 182 с.
5. Классификация и номенклатура ферментов.— М.: Изд-во Иностранная литература, 1962.
6. Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири.— Новосибирск: Наука, 1983.— 383 с.
7. Милютин Л.И. Биоразнообразие лиственниц России // Хвойные бореальной зоны.— 2003.— Вып.1.— С. 6–9.
8. Adams W.T., Joly R.I. Genetics of allozyme variants in Loblolly Pine // Heredity.— 1980.— Vol.71.— P. 33–40.
9. Markert C.L., Faulhaber I. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish // J. Exp. Zool.— 1965.— V.159, №2.— P. 319–332.
10. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur.— 1972.— Vol.106.— P. 283–291.
11. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes.— 2006.— V.6, №1.— P. 288–295.
12. Ridgeway G.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. Polymorphism in the esterases of Atlantic herring // Trans. Am. Fish. Soc.— 1970.— Vol.99.— P. 147–151.
13. Wright S. Evolution and the genetics of population. Variability within and among natural populations. V.4. Chicago, Illinois: Univ. Chicago Press, 1978.— 580 p.

Резюме

На основе анализа 22 генов, кодирующих аллозимное разнообразие 13 ферментов, получены данные о генетическом разнообразии лиственницы сибирской в Средней Сибири. Установлено, что 35,91% включенных в исследование структурных генов являются полиморфными, а каждое дерево в среднем гетерозиготно по 9% генов. Более 96% выявленной у лиственницы сибирской изменчивости реализуется внутри популяций и только около 4% ($F_{st}=0,037$) распределяется между популяциями.

Genetic diversity of Siberian larch in Middle Siberia was inferred from data on 22 genes determining allozyme diversity of 13 enzymes. 35,91% of the genes proved to be polymorphic. On average, each tree was heterozygous at 9% genes. Within-population variation accounted for more than 96% of the total variation, while the contribution of among-population variation was 4% ($F_{st}=0,037$).

**ПАРТОВЕВ К., НАИМОВ С., МЕЛИКОВ К., *ДЖУМАХМАДОВ А.,
*АБДУРАХИМОВ С.**

Институт физиологии растений и генетики АН РТ,

**Общественная Организация “Тухмипарвар”,*

Таджикистан, 734003, Душанбе, ул. Х. Хакимзода, 17

e-mail: pkurbonali@mail.ru

ФЕРТИЛЬНОСТЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН И ГИБРИДИЗАЦИЯ КАРТОФЕЛЯ (*SOLANUM TUBEROSUM L.*) В УСЛОВИЯХ ТАДЖИКИСТАНА

Клубни картофеля как ценной продовольственной продукции для многих народов мира считаются “вторым” хлебом. Агроэкологические условия горных районов Таджикистана на высоте 1800 метров над уровнем моря и более позволяют выращивать хороший и качественный урожай клубней картофеля. В таких прохладных горных условиях растения картофеля мало подвергаются поражению болезнями, интенсивно цветут, формируют много ягод и семян.

В результате проведенных исследований в различных почвенно-климатических условиях ученые Перлова Р.Л. (1958), Лебедева Н.В. (1970), Букасов С.М., Камераз А.А. (1972), Яшина И.М., Склерава И.П., Кирухин В.П. и др. (1983), Шпаар Д. (2004), Киру С.Д. (2007), Carli C., D. Khalikov, F. Yuldashev, K. Partoev, K. Melikov, S. Naimov (2008) и Partoev K., M. Sulangov, K. Melikov, S. Naimov, K. Aliev, Z. Davlatnazarova, B. Karimov, T. Mukimov (2008) сообщают, что для получения хороших результатов при гибридизации картофеля очень важное значение имеет подбор родительских пар и местность проведения скрещивания.

По сообщениям таких селекционеров, как A.O. Mendiburu, S.J. Peloquin (1976); Pandey S.K. and P.K. Gupta (1977), Frankel R. and E. Galun, (1977), S.K. Kaushik, R.K. Bihman, B.P. Singh, J. Gopal (1997), Gopal J. (1994), R. Kumar и J. Gopal (2003), S.K. Pandey, S.V. Singh, S.K. Chakrabarti, P. Manivel (2003) V.K. Gupta, K.C. Thakur, Shantanu Kumar, S.K. Pandey, Uma Sah (2004) S.K. Luthra, S.K. Pandey, B.P. Singh, G.S. Kang, S.V. Singh и P.C. Pande (2006) успех селекционно-генетической работы по выведению новых перспективных сортов во многом зависит от фертильности и жизнеспособности пыльцевых зерен при проведении различного рода скрещиваний между сортами и видами картофеля.

Материалы и методы

Для изучения методики и способов определения фертильности пыльцевых зерен и проведения гибридизации картофеля в течение первых двух недель июля 2009 года нам удалось при поддержке Международного Центра Картофеля (CIP) побывать в Центральном научно-исследовательском институте картофеля (CPRI) в г. Шимлы, Индия. В течение данного курса опытные селекционеры Индии доступно обучали нас методике определения жизнеспособности пыльцевых зерен и проведения гибридизации сортов карто-

феля. Эти методики были нами использованы в своих исследованиях в условиях Таджикистана.

Для определения жизнеспособности пыльцевых зерен картофеля использовали раствор ацетокармина. Определение жизнеспособности пыльцы проводили в трех сроках: 20 июля (начало фазы цветения растений), 1 августа (фаза массового цветения растений) и 10 августа (фаза завершения цветения) 2009 года. Количество фертильных (жизнеспособных) и стерильных (нежизнеспособных) пыльцевых зерен на каждом сроке проведения анализов подсчитали в трех полях зрения под микроскопом МБУ-4А при увеличении 20x7.

Материалом для исследования служили 62 клона и сортообразца картофеля, представленные Международным Центром Исследования Картофеля (CIP&CGIAR) по программе исследования генофонда растений в Центральноазиатских республиках и Кавказа, а также коллекции сортообразцов картофеля Института физиологии растений и генетики АН Республики Таджикистан и Общественной Организации “Тухмипарвар”, полученные из ВИР в 90-е годы прошлого столетия. Посадка сортообразцов проводили в середине мая 2009 года на высоте 2700 метров над уровнем моря на полевой станции ОО “Тухмипарвар”, расположенной в Джиргитальском районе республики Таджикистан. На этой полевой станции также нами проведено прямое и обратное скрещивание различных сортов и гибридов картофеля между собой для получения гибридов первого поколения.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований нам удалось установить, что фертильные пыльцевые зерна картофеля (жизнеспособные) в капле ацетокармина окрашиваются и приобретают красную окраску, а стерильные пыльцевые зерна не окрашиваются и имеют желтую окраску, так что их количество можно легко подсчитать под микроскопом (рис. 1).

Таким образом, нами впервые в условиях горной зоны нашей республики определена фертильность пыльцевых зерен сортов и гибридов картофеля.

Как показали наши исследования, фертильность пыльцевых зерен клонов и сортообразцов картофеля в условиях высокогорья сортоспецифичные. Большинство изученных клонов и сортообразцов картофеля имеют более 80–97 процентов фертильных (жизнеспособных) пыльцевых зерен, а у некоторых сортообразцов фертильные пыльцевые зерна составляют всего лишь 5–10%. Признак цитоплазматической мужской стерильности очень сильно проявился у клонов 2, 3, 7, 15, 48, 50, 58, 64, 65 и 67 у которых фертильные пыльцевые зерна составляли всего лишь 5,1–9,7%.

В результате проведенной нами гибридизации картофеля в горной зоне в период с 19 июля по 11 августа (1650 скрещиваний), к концу сентября получены более 6 кг нормальных ягод F_1 (рис. 2), представляющий большой интерес для селекционно-генетических исследований в будущем.

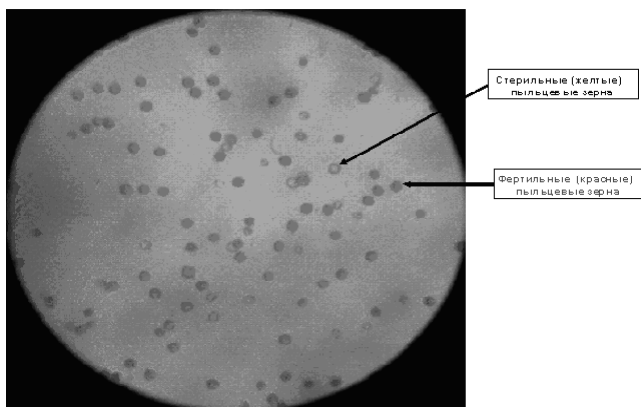


Рис.1. Фертильные и стерильные пыльцевые зерна картофеля под микроскопом

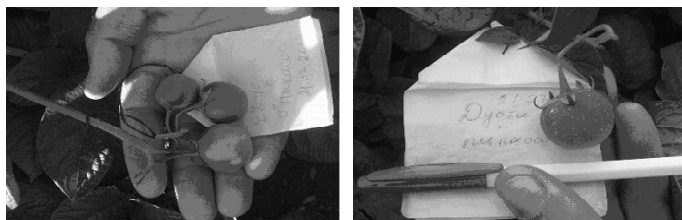


Рис. 2. Гибридные ягоды картофеля, полученные от скрещивания сортов Дусти x Пикассо

Выводы

В условиях горной зоны республики Таджикистан впервые изучены фертильность пыльцевых зерен и проведена гибридизация сортообразцов картофеля (*Solanum tuberosum* L.). Определена степень фертильности пыльцевых зерен и большая вариабельность данного генетического признака среди 62 сортообразцов картофеля (5–97%). Установлено, что некоторые клоны картофеля имеют большую вариабельность по признакам окраски цветков, окраски пыльников и формы тычиночной колонки цветка. Выделено 10 клонов картофеля с признаком мужской стерильности и меньшим количеством фертильных пыльцевых зерен (5,1–9,7%). Такие клоны могут служить хорошим материалом для селекционно-генетической работы по выведению новых гибридов и сортов картофеля. Среди выращиваемых сортов картофеля наименьшее количество фертильных пыльцевых зерен наблюдается у сорта Кардинал (26,5%) и наибольшее количество фертильных пыльцевых зерен у перспективного сорта картофеля — Дусти (95,2%). В результате проведенных скрещивания сортов и гибридов картофеля получены гибридные ягоды, семена от которых будут посеяны и изучены в 2010 году.

Литература

1. Букасов С.М., Камераз А.Я. Селекция и семеноводство картофеля.— Ленинград: Колос, 1972, 359 с.
2. Киру С.Д. Итоги и перспективы исследований мировой коллекции картофеля. Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Тезисы докладов II Вавиловской международной конференции. Санкт-Петербург, 2007, с. 474–476.
3. Лебедева Н.В. К вопросу горного семеноводства картофеля в северном Таджикистане. Бюллетень науч. техн. инф. Душанбе: Ирфон, 1970, №8, с. 47–50.
4. Перлова Р.Л. Поведение видов картофеля в разных районах СССР.— М.: Изд.во АН, СССР, 1958, 238 с.
5. Шнаар Д. Картофель. Торжок. ООО “Вариант”, 2004, 461 с.
6. Яшина И.М., СклярOVA И.П., Кирюхин В.П. и др. Рекомендации по разработке модели сорта картофеля для Нечерноземной зоны страны и физиолого-биохимическим методам оценки селекционного материала в практической селекции. М., 1983, с. 48–54.
7. Carli C., D. Khalikov, F.Yuldashev, K. Partoev, K. Melikov, S. Naimov. Recent advances in potato research and development in Central Asia. Abstracts Global Potato Conference, Delhi, 2008, 31–32.
8. Luthra S.K., S.K. Pandey, B.P.Singh, G.S.Kang, S.V. Singh, P.C. Pande. Potato Breeding in India. Central Potato Research Institute. 2006, 3–71.
9. Frankel R. and E. Galun. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg- New York, 1977, 35-78.
10. Gopal J. Flowering behavior, male sterility and berry setting in tetraploid *Solanum tuberosum* germplasm. Euphytica, 1994, 72: 133–142.
11. Kaushik, SK, R.K. Bihman, B.P. Singh, J.Gopal. Combining ability and heterosis for field resistance to late blight in potato. In. National Symposium on Molecular Approaches in Plant Disease Management, CPRI, Shimla, 14–15 November, 1996, 31.
12. Kumar, R and J.Gopal. Combining ability of andigena accessions for yield components and tuber dry matter in third clonal generation. Journal Indian Potato Assoc., 2003, 30: 3–4.
13. Mendiburu, A.O. and S.J.Peloquin. Sexual polyploidization and deploidization: Some terminology and definitions. Ther. Appl. Genet. 1976, 48: 137–143.
14. Gupta V.K., K.C. Thakur, Shantanu Kumar, S.K.Pandey, Uma Sah. True Potato Seed.— An Alternative Technology for Potato Production in North-eastern Hill Region. CPRI, Shimla, 2004, 1–21.
15. Pandey S.K. and P.K. Gupta. Genetic divergence and combining ability studies on true potato seeds (TPS) in potato (*Solanum tuberosum* L.). Journal Indian Potato Assoc. 1997, 24: 1–16.
16. Partoev K., M. Sulangov, K. Melikov, S. Naimov, K. Aliev, Z. Davlatnazarova, B. Karimov, T. Mukimov. Potato research and development in Tajikistan. Abstracts Global Potato Conference, Delhi, 2008, 34–35.

Резюме

In the conditions of a mountain zone of republic Tajikistan for the first time are spent studying fertility of pollen grains and hybridization varieties and clones of potato. Degree fertility pollen grains and the big variability of the given genetic sign among samples of potato (5–97%) is defined. It is established, that some clones of a potato have big variability to signs coloring flowers, pollens and forms stigma of flower columns.

10 clones of a potato with a sign of man's sterility and smaller quantity fertility pollen grains (5,1–9,7%) are allocated. Such clones can serve as good stuff for breeder - genetic works on deducing of new hybrids and potato grades. Among grown up varieties of a potato the least quantity fertile pollen grains is observed at a grade the Cardinal (26,5%) and the greatest quantity fertile pollen grains at a perspective grade of a potato — Dusti (95,2%). As a result of the spent crossing of varieties and hybrids of potato received hybrid berries, seeds from which will be growing and studied in 2010.

ПОЛЯКОВА Л.В., ЖУРОВА П.Т.

*Украинский научно исследовательский институт лесного хозяйства
и агролесомелиорации*

Украина, 31024, г. Харьков, ул. Пушкинская, 86, e-mail: polyakova_lv@mail.ru

ВЕЩЕСТВА ВТОРИЧНОГО ОБМЕНА КАК МАРКЕРЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПАРАМЕТРОВ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Значительные усилия специалистов в области лесоразведения направлены на поиск маркерных генетических признаков, влияющих как на ростовую активность, так и устойчивость к внешним воздействиям — прежде всего патогенным инфекциям и листогрызущим насекомым (6). В качестве генетических маркеров в ряде работ рекомендуют использовать вещества вторичного обмена, синтез которых зависит от активности относительно небольшого числа генов и поэтому регуляцию их образования можно отнести к олигомерной системе, а не полимерной. Кроме того, это в основном компоненты неспецифического механизма устойчивости (4).

В работе, связанной с изучением генетической структуры популяций сосны горной в Альпах, в качестве признака приспособления использовали вторичные метаболиты. Было установлено, что компоненты структуры флавонолов и проантоцианидинов, могут рассматриваться как генетические маркеры, позволяющие дифференцировать популяции и оценить динамику изменчивости признаков в зависимости от адаптации к разным местообитаниям (5). В данной работе представлены материалы, отражающие участие флавонолов (ФЛ), проантоцианидинов (ПА) и белка (Б) в формировании естественных и культурных популяций сосны обыкновенной с учетом количественных признаков — высоты деревьев, прироста в высоту, диаметра.

Материалы и методы

Материалом для анализа служили хвоя и луб деревьев сосны обыкновенной. Определение ПА по методу (3), 535 нм; ФЛ по реакции с ALCL3 (1), 415 нм; Б по окрашиванию с амидо-черным (2), 615 нм. Статистика по Excel.

Результаты и обсуждение

Распределение особей в популяциях сосны об. в зависимости от содержания ПА в хвое или лубе деревьев представлено в табл. 1.

Таблица 1

Вариационное распределение особей популяций (в % от анализируемой выборки) в зависимости от содержания в хвое и лубе проантоцианидинов

Популяция	$X - 2\sigma$	$X \pm 1\sigma$ адаптивная норма	$X + 2\sigma$	r
Природная популяция, 2-х-летняя (50 особей)	18	70	12	Вес — ПА 0,10
Средневозрастная природная (60–70-лет) популяция (25 особей)	8	80	12	Диаметр — ПА 0,17
Культура 6 лет (полусибы, 41 особь)	39	51	10	Прирост — ПА 0,44*
Культура 22 года, (27 особей)	18	66	16	Диаметр — ПА 0,21

Данные таблицы 1 показывают, что в популяциях естественного происхождения, (2-х летняя и средневозрастная), в которых стабилизирующее действие отбора проявляется уже в первые годы жизни, процентный состав популяции по накоплению в тканях деревьев ПА соответствует нормальному вариационному распределению признака. С возрастом численность особей, показатели которых входят в адаптивную норму, увеличивается (средневозрастная природная популяция, 80% особей в группе $x \pm 1\sigma$).

В культуре полусибов сосны 6-летнего возраста, вариационное распределение отличается от нормального, причем заметно в сторону пониженных значений признака ПА, что проявляется и в достоверной негативной корреляции с приростом деревьев в высоту. К возрасту 22 года структура популяции нормализуется.

К особенностям популяции полусибов, как искусственной культуры, в которой приживаемость составила 89%, можно отнести то, что в популяции сохранились особи, которые в процессе естественного отбора могли быть элиминированы. В этом отношении выделяются деревья с пониженным (ниже адаптивной нормы) уровнем ПА в хвое, так как их сохранилось в культуре практически в два раза больше, чем в природной 2-хлетней. Учитывая то, что в культуре полусибов сохранилось повышенное биохимическое разнообразие особей за пределами нормы реакции признака, вся популяция была проанализирована более подробно. Для этого содержание ПА дополнили анализом содержания ФЛ, Б, причем в каждом дереве анализировали содержание веществ в хвое побегов верхнего яруса и нижнего (табл. 2).

Из данных табл. 2 видно, что содержание вторичных веществ очень сильно зависит от расположения побегов в кроне, причем как для ПА, так и ФЛ в верхнем ярусе деревьев синтезируется, как правило, практически в 2 раза меньшее количество вторичных веществ по сравнению с побегами нижнего яруса. То есть, одной из важных характеристик дерева может быть не только уровень содержания в хвое группы вторичных компонентов, но и

Таблица 2

Содержание ПА, ФЛ и Б (% к воздушно-сухому весу хвои) в побегах верхнего и нижнего яруса южной экспозиции кроны, а также их соотношение, как показатель степени регуляции признака в индивидуальных деревьях

Полусибы	Верхний ярус	Нижний ярус	Степень регуляции ПА
ПА	0,46±0,06	1,1±0,07**	2,4±0,22
ФЛ	0,63±0,053	1,2±0,067**	1,94±0,17
Б	11,23±0,21	10,41±0,19*	1,1±0,03

*, ** — различия достоверны на 95,99%-ном уровне.

норма регуляции их образования в побегах разных ярусов кроны. Одной из причин может быть разная степень освещенности верхнего и нижнего ярусов кроны, которая согласно замерам в солнечный день составила 70 тыс. и 30 тыс. лк соответственно. С другой стороны, наиболее высокая ростовая активность характерна для побегов верхнего яруса, что согласуется с повышенным уровнем Б в хвое, а также отмеченной в табл. 1 и в литературе (4) преимущественно негативной корреляцией вторичных метаболитов с веществами первичного обмена и признаками продуктивности особей.

Однако, вследствие высокой variability показателя степени регуляции вторичных веществ в кроне (CV — 50,8%), в популяции встречаются деревья, в которых практически не меняется уровень веществ в побегах обоих ярусов. Как правило, в этих особях отмечен наиболее высокий уровень ПА и ФЛ. С другой стороны, встречаются особи, в которых содержание веществ в хвое побегов нижнего яруса может превосходить их содержание в верхнем ярусе в 4,5–7 раз. Если рассматривать различие между ярусами дерева как необходимую регуляцию синтеза вторичных метаболитов, связанную с ростовой активностью разных участков кроны, то определенная степень регуляции их синтеза может составлять важную характеристику каждого дерева. Как выглядит популяция деревьев в параметрах прироста (высоты) и степени регуляции ПА в кроне видно на приведенной гистограмме (рис. 1, А, Б).

Рис. 1, А показывает, насколько существенное значение для прироста деревьев в высоту имеет степень регуляции синтеза ПА в кроне. Самые низкие значения прироста в высоту оказались характерными для деревьев, в которых практически не регулируется синтез ПА (группа 1, степень регуляции 1,1), их прирост составил 44% от группы с нормой реакции этого признака. Пониженный на 15% прирост в высоту оказался характерным и для группы с чрезмерно высоким различием содержания ПА между побегами верхнего и нижнего яруса (группа 3, степень регуляции 4,5–7). Наибольшее число деревьев с приростом выше среднего для всей популяции (на 30%) было характерно для особой 2-й группы (норма реакции) со степенью регуляции синтеза ПА — 2,7. Для деревьев 56-летнего возраста (рис. 1, Б) тенденции аналогичны: степень регуляции уровня ПА в хвое плюсовых деревьев

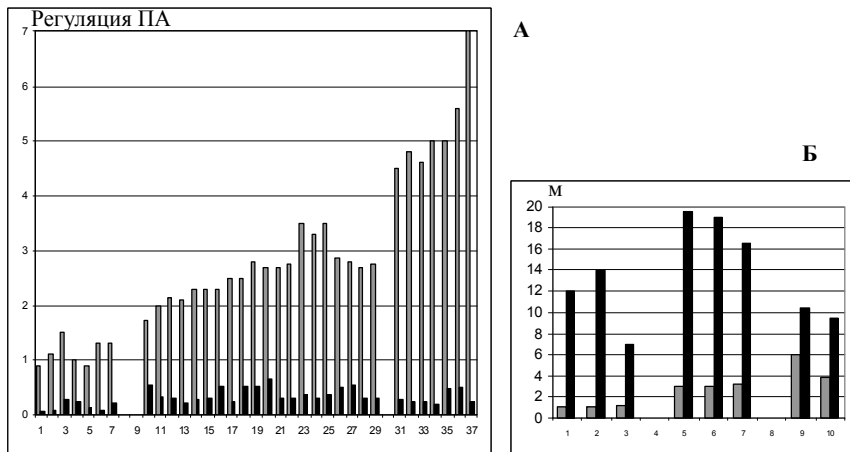


Рис. 1. А, Б. Распределение деревьев сосны в популяциях полусибиров (А) и 56-летней культуры (Б) в зависимости от вариационного распределения показателя “степени регуляции” ПА:

I группа — значение показателя ниже адаптивной нормы; II группа — в пределах $X \pm 1\sigma$; III группа — ниже адаптивной нормы. ■ — прирост дерева, см, (А); высота, м, (Б); ■ — степень регуляции ПА.

(2-я группа) составила 2,0; в группах с низкими показателями высоты составила: 1,05 (1-я гр., ниже нормы реакции) и 4,3 (3-я гр., выше нормы реакции). Таким образом, обе популяции указывают на важную роль степени регуляции синтеза ПА в кроне индивидуальных деревьев, как обеспечивающую некоторое селективное преимущество либо отставание деревьев в ростовой активности.

Гистограммы показывают также, что между тремя группами деревьев, разделенных по признаку “степень регуляции” синтеза ПА практически нет переходных значений. Это позволяет рассматривать данный показатель как генетический маркер, а вся популяция достаточно четко может быть разделена на три группы генотипов: 1 и 3 группы — гомозиготы с генотипами aa и AA соответственно, 2-я группа — гетерозиготы — aA. Наиболее высокие ростовые характеристики оказались свойственны только гетерозиготным особям. Вероятно, крайние значения “степени регуляции” уровня ПА приводят к разбалансированию системы контроля за накоплением этих веществ в зависимости от расположения побегов в кроне. Так как любое нарушение, как в сторону отсутствия регуляции ПА, так и чрезмерной активности, приводят к снижению ростовых параметров деревьев, можно говорить о существенном значении степени регуляции уровня вторичных метаболитов в разных участках кроны для улучшения ростовых характеристик деревьев в процессе приспособления к среде обитания.

Вывод

Полученные данные расширяют представление о роли вторичных метаболитов, как веществ неспецифической биохимической защиты растений от патогенов и хвое-листогрызущих вредителей, согласно которым, чем выше содержание этих компонентов, тем более эффективен механизм устойчивости. В этом случае имеет значение количественный уровень накопления вторичных веществ в тканях деревьев (3). Регуляторный контроль за синтезом вторичных веществ в разных участках кроны имеет существенное значение для ростовой активности деревьев и может быть дополнительным важным маркерным признаком при селекционном отборе деревьев для целей размножения.

Литература

1. *Беликов В.В.* Оценка содержания флаванолол-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. *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.
4. *Haukioja E.* Plant defenses and population fluctuations of forest defoliators: mechanism-based scenarios // Ann. Zool. Fennici.— 2005.— V.42.— P. 313–325.
5. *Laurenson J., Lebreton Ph.* Flavonoid variability within and between natural populations of *Pinus uncinata* // Bioch. System. Ecol.— 1991.— V.8.— P. 659–664.
6. *Strauss S.H., Lande R., Namkoong G.* Limiyations of molecular-marker-aided selection in forest tree breeding // Can. J. For. Res.— 1992.— V.22.— P. 1050–1061.

Резюме

Содержание веществ вторичного обмена изучали в хвое и лубе деревьев природных и культурных популяций сосны обыкновенной. Анализ структуры популяции был дополнен показателем “степени регулирования” группы проантоцианидинов в хвое побегов разных ярусов кроны деревьев 6-летней культуры. Показана связь с ростовой активностью деревьев.

Вміст вторинних сполук вивчали у хвої і лубі дерев природних і культурних популяцій сосни звичайної. Аналіз структури популяції був доповнений показником “ступеню регуляції” групи проантоцианидинів у хвої різних ярусів крони дерев 6-річної культури. Показаний зв'язок із ростовою активністю дерев.

The content of some second compounds in needles and sapwood of *Pinus sylvestris* trees in natural populations and culture was studied. The “degree of regulation” for proanthocyanidin group was added. It was shown some connections with trees high growth activity.

ПРОЦЕНКО А.В., КУНДА-ПРОНЬ И. В., КОЗЕРЕЦКАЯ И.А.

¹ Киевский национальный университет имени Тараса Шевченка,
Украина, Киев, ул. Владимирская, 64, e-mail: mizgirevka@rambler.ru

² Дрогобицкий державний педагогічний університет

МОНИТОРИНГ МУТАЦИОННЫХ СОБЫТИЙ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER* УКРАИНЫ

Традиционно для советской школы дрозофилистов популяционно-генетические исследования *Drosophila melanogaster* занимали существенное место в исследованиях этого объекта. Накоплен значительный массив данных [1–3] позволяющий производить дальнейшие исследования в этой области. Нами с 2005 года возобновлены мониторинговые исследования плодовой мушки на территории Украины [4, 5]. Несомненно, основное значение результатов наших работ, может быть оценено только в процессе дальнейшего изучения этих явлений.

Целью данной было изучение мутационных процессов в природных популяциях *Drosophila melanogaster* Украины 2008–2009 годов сбора и четырех поколений инбредных скрещиваний.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили особи из природных популяций разных городов Украины, а именно Киева, Одессы, Умани, Варвы, Магарача (Ялта), и Чернобыля. Сбор мух проводился в августе–сентябре 2008–2009 гг.

Во всех городах, кроме Чернобыля, отлов дрозофил проводился в одной точке. В районе Чернобыля были собраны представители двух популяций из мест с различным уровнем радиационного загрязнения (30 мкР/час (яблочный сад), 500 мкР/час (водоём охладитель)). Различались и биотопы сбора материала. Так в Киеве, Чернобыле и Одессе мух собирали в фруктовых садах на заготовленных заранее приманках. В Умани, Магараче и Варве выборки брали на территории заводов по переработке фруктов.

Весь природный материал был проанализирован под биноклярным стереоскопом МБС-10 на наличие видимых фенотипических отклонений, после чего из каждой популяции было отобрано по 30 самок от которых были получены изосамковые линии, каждая из которых исследовалась на выход видимых фенотипических отклонений в течении 4 поколений. При обнаружении особей с фенотипическими отклонениями их изымали из дальнейших скрещиваний и исследовали на способность передавать особенности измененного фенотипа потомкам.

Статистическую обработку результатов выполняли по общепринятым методикам.

Результаты и их обсуждение

В различных регионах Украины были сделаны выборки, размер которых отражает плотность скопления *D. melanogaster* в местах сбора (табл. 1).

В 2008 практически во всех исследованных популяциях были зафиксированы видимые мутации, однако частота встречаемости мух с измененным

Таблица 1

Частота фенотипических изменений у представителей исследованных популяций *Drosophila melanogaster*

Природная популяция	2008 год		2009 год	
	количество собранных особей	частота мутаций	количество собранных особей	частота мутаций
Одесса	1248	0,16	2030	0,049
Варва	455	0,22	355	0
Киев	66	1,51	116	0
Умань	718	0	766	0
Магарач	437	0,46	195	0
Чернобыль (яблочный сад)	335	0	552	0,36
Чернобыль (водойом охладитель)	804	0	300	0

фенотипом не превышала 1,5%. В 2009 году мутантные особи были обнаружены только в популяциях Одессы и Чернобыля, и частота их в популяциях была меньше 1%. Это может свидетельствовать о некотором повышении частоты мутаций в сравнении с предыдущими годами (2005–2007), в исследованных природных популяциях на территории Украины в эти годы.

При переходе к разведению популяций в культуре наблюдается выход видимых рецессивных мутаций, которые находились в популяциях в гетерозиготном состоянии (табл. 2, табл. 3).

Таблица 2

Частота проявления видимых мутаций при разведении в лабораторных условиях в 2008 году

Природная популяция	F1		F2		F3		F4	
	количество особей	частота мутаций (%)	количество особей	частота мутаций (%)	количество особей	частота мутаций (%)	количество особей	частота мутаций (%)
Чернобыль (яблочный сад)	925	0	1141	0,2	1060	0	598	0
Киев	474	0	579	0,2	374	0	434	0
Умань	533	0	755	0	888	0	482	0
Чернобыль (водойом охладитель)	804	0	978	0,3	472	0	552	0
Магарач	522	0	597	0	665	0	1072	0
Одесса	981	0,2	1120	0	1283	0,1	1154	0
Варва	1214	0	849	0	582	0	640	0

Таблица 3

Частота проявления видимых мутаций при разведении в лабораторных условиях в 2009 году

Природная популяция	F1		F2		F3		F4	
	количество особей	частота мутаций (%)	количество особей	частота мутаций (%)	количество особей	частота мутаций (%)	количество особей	частота мутаций (%)
Чернобыль (яблочный сад)	1932	0	2285	1,4	1566	1,7	1529	0,2
Киев	1153	0	1030	0	1363	2,3	1026	2,2
Умань	0	0	1305	0	953	0	1040	0,7
Чернобыль (водойом охладитель)	1620	0	1426	0	1428	0,1	1682	0
Магарач	1310	0	1373	0	1120	0	1421	0
Одесса	0	0	554	0	316	0	442	0
Варва	0	0	1010	0	876	0	732	0

В 2008 году частота выхода видимых мутаций колебалась в пределах 0,1–0,3%, и следовательно была незначительной, как по частоте событий так и по количеству поколений в которых они были зафиксированы.

В 2009 году максимальная частота выхода видимых мутаций составила 2,3% в популяции Киева. В популяции Чернобыль (яблочный сад) видимые мутации были зафиксированы практически во всех поколениях (за исключением первого). В тоже время в популяциях Варвы, Одессы, Магарача видимые мутации небыли зарегистрированы вовсе.

Что касается спектра видимых мутаций, то в 2008 году наблюдалась только мутация нарушения склеротизации брюшка. В течении 2009 года наблюдались наследуемые изменения цвета глаз (коричневые глаза, белые глаза), нарушения связанные с ориентацией крыльев вдоль тела, а именно расставлены под углом 45° крылья.

Выводы

За результатами 2008–2009 можно сказать что часта мутационных событий имеет тенденцию к увеличению это может быть связано тем что мы наблюдаем возможное начало очередной мутационной вспышки в природных популяциях *Drosophila melanogaster*.

Авторы выражают благодарность: С. Рушковскому, А. Залисскому, В. Миленко, Г. Милиневскому, а также сотрудникам биологического факультета Одесского университета за помощь в сборе материала, сотрудникам института винограда и вина “Магарач”.

Литература

1. Голубовский М.Д., Иванов Ю.Н., Захаров И.К., Берг Р.Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1974. Т.10, №4.— С. 72–83.

2. Гершензон С.М. Аналитический обзор исследований по популяционной генетике, проведенных в Национальной академии наук Украины.— Киев.— 1996.— 72 с.

3. Берг Р. Л. Мутация “желтая” (yellow) в популяции *Drosophila melanogaster* г. Умани // Вестник Ленинградского ун-та. Сер. биология.— 1961.— №3, Вып. 1.— С. 77–89.

4. Проценко А.В., Козерецкая И.А. Природные популяции *Drosophila melanogaster* Украины. Мониторинг мутационных процессов // Збірник наукових праць.— Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології.— Київ.— Логос.— 2007.— Т.1.— С. 288–292.

5. Козерецкая И. А., Проценко А. В., Рушковский С. Р., Афанасьева Е.С., Чуба А.И., Безруков В.Ф., Мюссе Т.А., Меллер А.П. Мутационные процессы в природных популяциях организмов с радиационно-загрязненных территорий Украины // Цитология и генетика. 2008, №4.— С. 63–68.

Резюме

Показано что частота видимых мутаций в природных популяциях *Drosophila melanogaster* Украины колебалась от 0 до 1,51 на протяжении двух годов исследований. Выход рецессивных мутаций в 2008 году был значительно ниже чем в 2009 г. на протяжении 4 поколений лабораторных исследований.

Показано, що частота видимих мутацій в природних популяціях *Drosophila melanogaster* України коливалася від 0 до 1,51 протягом двох років досліджень. Вихід рецесивних мутацій в 2008 року був значно нижче ніж в 2009 р. протягом 4 поколінь лабораторних досліджень.

The frequency of visible mutations in natural populations of *Drosophila melanogaster* from Ukraine varied from 0 to 1,51 during two years of study. The recessive mutation yield in 2008 was significantly lower than in 2009 for 4 generations of laboratory studies.

ПРЯДКІНА Г.О.,¹ ШАДЧИНА Т.М.,¹ САРВІН В.А.²

¹Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,

Україна, 03022, Київ, вул. Васильківська 31/17, e-mail: monitor@ifrg.kiev.ua

²ЗАТ ім. Софії Перовської, Україна, 99026, Севастополь, вул. Софії Перовської

ВПЛИВ МІШАНОЛІГАНДНОГО КОМПЛЕКСОНАТУ ЗАЛІЗА НА ПІГМЕНТНИЙ АПАРАТ ТА УРОЖАЙНІСТЬ ЧУТЛИВОГО ДО УРАЖЕННЯ ВАПНЯКОВИМ ХЛОРОЗОМ СОРТУ ВІНОГРАДУ МУСКАТ ЯНТАРНИЙ

Виноград сорту Мускат янтарний є цінним продуктом харчування та сировиною для виробництва високоякісних марочних вин. Його ягоди мають неповторний смак, насичений особливим ароматом, що зберігається і в виготовленому з нього вині. Однак, через чутливість даного сорту до ураження вапняковим хлорозом [2], виноградарі Криму часто несуть значні втрати по урожайності. Наразі питання боротьби з вапняковим хлорозом на ґрунтах

півострова є дуже актуальним. Причому воно стосується не тільки проблеми підвищення урожайності винограду, але й збереження сорту Мускат янтарний як цінного генофонду, який в останні роки інтенсивно зменшується шляхом заміни його новими, більш стійкими до захворювання хлорозом сортами.

Важливе місце у боротьбі з хлорозом належить препаратам заліза [5, 8–10]. Причому найбільш ефективними з них є препарати, де залізо знаходиться в хелатованому стані, чим забезпечується легше засвоєння цього мікроелемента рослинним організмом. У свою чергу, серед комплексонатів заліза позитивно виділяються такі, в яких в якості хелатуючої сполуки виступають органічні речовини, які самі є фізіологічно активними [7]. Однак і в цьому випадку актуальним залишається питання стабільної розчинності препаратів при зберіганні. Одним із шляхів вирішення цієї проблеми є застосування комплексонатів не з одним, а з двома носіями (лігандами) металу. Такий мішанолігандний потрійний комплекс є більш резистентним, оскільки в ньому іон заліза пов'язаний з більшим числом груп, ніж у подвійних з'єднаннях [6]. До того ж, їх розчинність і стабільність при зберіганні забезпечує кращі технологічні можливості його використання. Окрім цього, гомеостаз рослинного організму багато в чому залежить від носіїв мікроелементів у клітинах [1, 2]. Оскільки, перспективним вважається використання мікроелементів у вигляді карбоксилатів органічних кислот, то в даній роботі було досліджено антихлорозну ефективність мішанолігандного комплексонату заліза з двома лігандами — лимонної та етилендіаміндибурштинової кислотами, які самі є фізіологічно активними органічними сполуками [6] — для оздоровлення рослин винограду сорту Мускат янтарний.

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень були рослини винограду чутливого до захворювання вапняковим хлорозом сорту Мускат янтарний на виноградниках ЗАТ “Софія Перовська” (Севастополь, Крим). Контролем слугували необроблені рослини винограду, варіантами — оброблені одинарною та подвійною дозами мішанолігандного комплексонату заліза. Препарат вносили шляхом обприскування рослин винограду на початку цвітіння. Концентрація активної речовини (по залізу) становила 0,05%. Для обприскування одного куща витрачали 300 мл розчину мішанолігандного комплексонату заліза (одинарна доза) та 600 мл, відповідно, подвійна. Реакцію рослин на дію антихлорозного препарату оцінювали за змінами вмісту фотосинтетичних пігментів в листках — хлорофілу та каротиноїдів, а також врожаю ягід з одного куща.

Для визначення вмісту пігментів відбирали повністю розгорнуті листки однорічних гілок — це, як правило, були 5–6 листки від кінця гілки. Перші зразки листків відбирали перед обприскуванням рослин (26 травня 2009 р.), а наступні — через місяць (26 червня 2009 р.). Причому листки рослин контрольного варіанту зберігали ознаки хлорозу і на цю дату. Це спричинили погодні умови 2009 р. — тривала літня посуха. Вибірка в кожній з 3-х біологічних повторностей складала 10 листків. Концентрацію хлорофілу *a* та *b* і суми каротиноїдів обчислювали згідно формул Вельбурна [11], а потім

перераховували на одиницю площі листка (мг/дм²). Середню врожайність ягід з куща визначали шляхом зважування ягід. Повторність її визначень для кожного варіанту дорівнювала 6. Статистичну обробку даних проведено з використанням t-критерію Стьюдента на 95% рівні значущості згідно [4].

Результати та обговорення

Вміст сумарного хлорофілу у листках рослин винограду до обробки їх препаратом заліза (26.05.09) на контрольній та дослідних ділянках достовірно не відрізнявся і складав в середньому $2,10 \pm 0,04$ мг/дм². Аналогічно несуттєво відрізнявся і вміст загальних каротиноїдів на всіх цих ділянках. Через місяць після обробки (26.06.09) вміст сумарного хлорофілу у листках рослин між варіантами суттєво відрізнявся (рис. 1). Для варіанту з обробкою одинарною дозою — він зріс на 20%, а при подвійній дозі — майже на 35% у порівнянні з контролем. Загальний вміст каротиноїдів збільшився тільки у варіанті з обробкою подвійною дозою комплексонату заліза (рис. 1, Б) і ця різниця була на межі 95% достовірності.

Підвищення вмісту фотосинтетичних пігментів у листках рослин як дослідних (29 та 45%) так і контрольного варіантів (на 7%) через місяць після першого визначення пігментів свідчать про накопичення хлорофілу в листках в онтогенезі рослин в першій половині вегетації (табл. 1). Більш

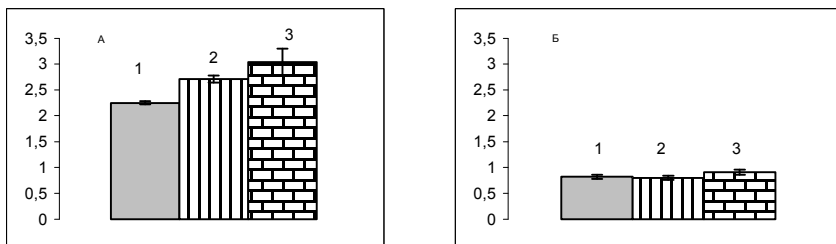


Рис. 1. Вплив обробок рослин винограду сорту Мускат янтарний у фазі цвітіння мішацолігандним комплексонатом заліза на вміст фотосинтетичних пігментів, мг/дм², в його листках місяць потому: А — сумарний хлорофіл, Б — загальні каротиноїди. 1 — контрольний варіант, 2 — варіант з обробкою одинарною дозою, 3 — з подвійною.

Таблиця 1

Зміни вмісту фотосинтетичних пігментів та їх співвідношень (на 26.06.09 у відсотках від 26.05.09) у листках винограду через місяць після обробки рослин комплексонатами

Варіант	Вміст хлорофілу (Chl)	Відношення Chl a/b	Вміст каротиноїдів (Car)	Відношення Car/Chl (a+b)
За 100% прийняті середні значення за 26.05.09 р.				
Контроль	107	141*	136*	124*
1 доза заліза	129*	97	133*	103
2 дози заліза	145*	100	152*	103

* — відмінності достовірні за 95% рівня значущості.

значний ріст вмісту загального хлорофілу варіантах з внесенням комплексонату заліза засвідчив позитивну дію препарату на синтез пігментів. При цьому більший ефект спостерігався при внесенні подвійної дози мішанолігандного комплексонату заліза (підвищення на 45%) у порівнянні з одинарною (на 29%). З розвитком рослин вміст хлорофілу *a* у варіанті без обробки переважував над вмістом хлорофілу *b*, в той час як у дослідних варіантах він залишався на тому ж рівні, що і у фазу цвітіння (табл. 1). Ці дані свідчать, що при розвитку рослин в умовах дефіциту заліза, що спостерігається при захворюванні вапняковим хлорозом, в фотосинтетичному апараті мають місце зміни, які полягають у зменшенні розмірів світлозбиральних антен, показником яких є відносний вміст хлорофілу *b* [3]. Таким чином, одним із проявів антихлорозної дії препарату виявилась його стабілізуюча дія на співвідношення хлорофілів *a* і *b*.

Збільшення вмісту загальних каротиноїдів, у порівнянні з даними попереднього визначення, у контрольного варіанту та варіанту з однією дозою заліза було однаковим і склало 0,2 мг/дм², з подвійною — 0,3 мг/дм². Але у дослідних варіантах воно відбувалося паралельно з суттєвим ростом хлорофілу, в той час як в контролі його ріст був незначним. Тому відносна кількість загальних каротиноїдів (на одиницю хлорофілу) в онтогенезі зростала тільки в цьому варіанті (табл. 1). Це збільшення відносної кількості каротиноїдів, тобто ураження рослин контрольного варіанту карбонатним хлорозом, можна пояснити несприятливими умовами літньої вегетації.

Обприскування рослин винограду на початку фази цвітіння подвійною дозою мішанолігандного комплексонату заліза призвело до підвищення урожайності куща на 39%, у порівнянні з контролем (2,20±0,30 кг), а одинарною дозою — на 28% (2,82±0,27 кг). Аналіз розподілення маси ягід винограду з одного куща показав, що у необроблених рослин вона коливалась від 1,5 до 2,9 кг, а в оброблених — від 2 до 3,9 кг (рис. 2). Заслугує уваги той факт, що у рослин винограду, оброблених комплексом мішанолігандного комплексонату заліза маса ягід з кущів, що перевищувала 2,5 кг, відмічалася частіше — у 83 та 100% випадків, відповідно з одинарною дозою та подвійною дозами.

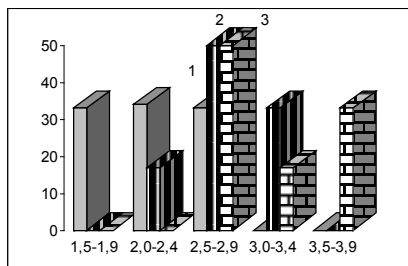


Рис. 2. Гістограма розподілення маси ягід винограду з одного куща в залежності від типу обробки рослин, % від загальної кількості кущів

Таким чином, результати дослідження проведеного на рослинах сорту винограду Мускат янтарний дозволили виявити особливості дії мішанолігандного комплексу заліза на фотосинтетичні пігменти та урожай ягід і визначити залежність кількісних показників цієї дії від дози препарату.

Висновки

1. Високорозчинний та стабільний мішанолігандний комплексонат заліза, створений на основі лимонної та етилендіаміндибурштинової кислот, є ефективним засобом для боротьби з вапняковим хлорозом винограду. Позитивний вплив даного препарату проявляється у збільшенні вмісту фотосинтетичних пігментів в листках та підвищенні урожаю ягід.

2. Ефект дії препарату на фотосинтетичні показники полягає не тільки у підвищенні сумарного хлорофілу, але й у збереженні відносної кількості хлорофілів *a* та *b*, що свідчить про стабільність величини світлозбиральної антени — остання при захворюванні рослин хлорозом, як правило, зменшується.

3. Однією із складових підвищення урожаю є зростання кількості кущів зі збільшеною масою ягід: у 83 та 100% кущів, відповідно з одинарною та подвійною дозами заліза, їх маса сягала 2,5 кг, в той час як в контролі відсоток таких кущів дорівнював 33%.

4. Величина позитивного ефекту залежить від дози препарату. Кращий результат спостерігався при застосуванні подвійної дози (600 мл препарату на 1 кущ).

Роботу виконано за фінансової підтримки Міністерства агропромислової політики України, договір №119.

Література

1. *Афанасьев Ю.И., Калетина Н.И., Харитонов Ю.Я.* и др. Роль микроэлементов в нарушении и коррекции металлолигандного гомеостаза // Вестник Российской АМН.— 1995.— №10.— С. 44–48.

2. *Власюк П.А., Жидков В.А., Ивченко В.И.* и др. “Участие микроэлементов в обмене веществ растений” /В кн. “Биологическая роль микроэлементов”.— М.: Наука, 1983.— 38 с.

3. *Кочубей С.М.* Организация пигментов фотосинтетических мембран как основа энергообеспечения фотосинтеза.— Киев: Наукова думка, 1986.— 190 с.

4. *Лакин Г.Ф.* Биометрия.— М.: Высшая школа, 1990.— 352 с.

5. *Островская Л.К.* Железо в растительном мире и карбонатный хлороз.— Київ: Наукова думка, 1993.— 146 с.

6. *Роговцов О.О.* Синтез, властивості та фотохімічна активність змішанолігандних комплексів мангану (II) та цезію (III) з етилендіаміндиантарною кислотою та тіосечовиною / Автореф. дис. канд. хім. наук.— Київ, 2005.— 20 с.

7. *Трунова Е.К., Таманаева Н.Н., Мазуренко Е.А.* Особенности строения твердых смешанно-лигандных комплексов железа с этилендиаминдиантарной кислотой и оксикислотами // Тезисы докладов 17 Всесоюз. Чугаев. совещ. по химии комплексных соед.— Минск, 29–31 мая 1990 г., ч.3.— Минск, 1990.— С. 475.

8. *Шадчина Т.М., Прядкіна Г.О.* Оздоровлення рослин винограду, уражених вапняковим хлорозом та ослаблених від підмерзання, за допомогою антихлорозного

препарату нового покоління. // Физиология и биохимия культурных растений.— 2007.— Т.39, №5.— С. 426–431.

9. *Blvarez-Fernández A., Paniagua M.P., Abadia J. et al.* Effect of Fe deficiency chlorosis on yield and fruit quality in Peach (*Prunus persucae* L. Batsch) // *J. Agric. Food. Chem.*— 2003.— 51.— P. 5738–5744.

10. *Jackson R. S.* Wine Science. Principles and application. Amsterdam: Elsevier Acad. Press, 2008.— 751 p.

11. *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.

Резюме

Досліджені особливості антихлорозної дії мішанолігандного комплексонату заліза за даними визначення загального вмісту фотосинтетичних пігментів, їх співвідношення та урожаю ягід. Визначена залежність цих показників від дози препарату.

Исследованы особенности антихлорозного действия смешанно-лигандного комплексоната железа по данным определения общего содержания фотосинтетических пигментов, их соотношения и урожая ягод. Определена зависимость этих показателей от дозы препарата.

The effects of antychlorosis compounds such as the composite ligand iron complex on the contents of photosynthetic pigments and their ratio as well as vine yield were investigated. The dependence of these parameters on of the compound doze are presented.

РАДЧЕНКО А.Н., ПОЧИНОК В.М.

*Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, Киев
03022, Киев, ул. Васильковская 31/17*

АЛЛЕЛЬНЫЙ СОСТАВ ЛОКУСА *GLU D3* СОРТОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Глютенины, запасные белки пшеницы, на основании их молекулярных масс подразделяют на две основные группы: высокомолекулярные (ВМГ, 80–120 кДа) и низкомолекулярные (НМГ, 30–50 кДа). Хотя в зерне пшеницы преобладают НМГ, именно ВМГ в основном определяют экспрессию определённых признаков хлебопекарских качеств, что обусловило их более детальное изучение. НМГ являются звеньями белковой сети. Влияя своей структурой на формирование белкового каркаса клейковины, они увеличивают размер полипептидной сети и тем самым улучшают такой признак, как “сила муки” [2, 3].

Низкомолекулярные глютенины кодируют генные кластеры *Glu-A3*, *Glu-B3* и *Glu-D3*, которые расположены на коротких плечах хромосом 1A, 1B, 1D и тесно сцеплены с глиадинкодирующими локусами *Gli A1*, *Gli B1*,

Gli D1 [1, 6]. Влияние глиадинов на признаки хлебопекарного качества в Украине интенсивно исследовались на протяжении последних десятилетий. Однако иностранными авторами считается, что именно низкомолекулярные глютеины влияют на ряд признаков хлебопекарного качества, а не глиадины [6].

Результаты исследования влияния отдельных аллелей низкомолекулярных глютеинов на качество показали, что больший позитивный эффект на качество, а именно на показатель — SDS-30 среди аллелей локуса Glu-A3 имеет алель Glu-A3b, тогда как локуса Glu-B3 — аллель b. Наряду с этим, имеются аллели, которые наоборот оказывают негативное влияние на этот показатель, в частности алель Glu-B3j, связанный с транслокацией 1BL.1RS.

Zhang и соавт. [5] установили комбинацию аллелей, а именно Glu-A3b, Glu-B3b, Glu-D3b, наличие которой в генотипе обуславливает высокие технологические и хлебопекарские качества пшеничной муки. Цель данной работы состояла в анализе аллельного состава Glu-D3 сортов мягкой пшеницы и выявление аллеля **b** который положительно влияет на хлебопекарные качества.

Материалы и методы

Объектом исследования были сорта пшеницы Панна, Federer, Наталка, Скарбница, Альбатрос одесский, Трипольская, Одесская 267, Пивная, Золотоколосая, Донская полукарликовая, Магдалена, Киевская остистая, Вг 06-243 (сорта получены из коллекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины).

Экстракцию ДНК пшеницы осуществляли из одиночных зерен (случайная выборка по 10 зерен для каждого сорта) с использованием СТАБ-метода [3]. Праймеры и состав реакционной смеси соответствовали рекомендациям Родера и соавт. [4]. Амплификацию фрагментов ДНК проводили на термоциклере Techne (Великобритания), используя следующий режим: первая денатурация 94 °С, 2 мин; заключительная элонгация 72 °С, 3 мин; 30 основных циклов: денатурация при 94 °С 1 мин; отжиг праймеров при 52 °С, 1 мин; элонгация 72 °С, 1 мин. Продукты амплификации разделяли в 2%-ном агарозном геле в 1xTBE-буфере (трис-боратном буфере) при напряженности 4 В/см в течение 2–2,5 часов. В качестве маркера молекулярного массы использовали pGEM (Fermentas, Литва). Гели документировали фотографированием после окрашивания бромистым этидием (конечная концентрация 0,5 мкг/мл). Размер аллеля определяли согласно программы TotalLab. Для проведения полимеразной цепной реакции использовали реактивы фирмы Fermentas (Литва). Электрофорез запасных белков проводили по модифицированной методике ISTA с использованием буфера уксусная кислота — глицин [7].

Результаты и обсуждение

Для исследования влияния локусов аллелей низкомолекулярных глютеинов на проявление признаков хлебопекарного качества нами использовалась модельная популяция (13 сортов). С учетом результатов анализа

технологических показателей данная популяция была разбита на четыре группы сортов, которые отличались содержанием белка в зерне и силой муки: 1) высокое содержание белка, высокое качество (Federer, Панна, Наталка); 2) умеренное содержание белка, высокое качество (Скарбница, Альбатрос одесский, Трипольская, Одесская 267); 3) высокое содержание белка, низкое качество (Донская полукарликовая, Киевская остистая, Магдалена); 4) умеренное и низкое содержание белка и низкое качество (Пивная, Золотоколосая, Вг 06-243).

Для определения аллельного состава низкомолекулярных глютенинов локуса Glu-D3 использовали 4 пары алель-специфических праймеров согласно рекомендациям Zhao и соавт. [6]. Как видно из таблицы 1, наличие аллелей a, b, d определяли по наличию ампликона размером 883 п.н., используя пару праймеров M2F12/M2R12, тогда как аллели c, e — по синтезируемым фрагментам размером 388 п.н. и 773 п.н. с применением одного из двух пар праймеров S13F2/S13R1 и M4F1/M4R1, соответственно. Аллели g соответствуют 2 ампликона размером 883 п.н. (M2F12/M2R12) и 413 п.н. (M4F3/M4R3). Результаты исследования аллельного состава низкомолекулярных глютенинов локуса Glu-D3 сортов озимой мягкой пшеницы представлены на рис. 1, 2 и обобщены в табл. 2.

Таблица 1

Алели локуса Glu D3 мягкой пшеницы и продукты их амплификации

Аллели Glu D3	Пари праймерів та продукти ампліфікації			
	S13F2/S13R1, 388 п.н.	M2F12/M2R12, 883 п.н.	M4F1/M4R1, 773 п.н.	M4F3/M4R3, 413 п.н.
a, b, d	—	+	—	—
c, e	+	—	+	—
g	—	+	—	+

Примечание: +, — присутствие и отсутствие аллеля.

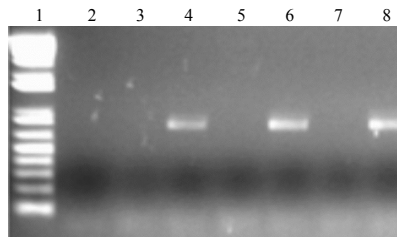


Рис. 1. Электрофореграмма продуктов амплификации ДНК сортов пшеницы (2–8) в 2%-ном агарозном геле с использованием пары праймеров M2F12/M2R12 локуса Glu-D3. Присутствие ампликона размером 883 п.н. (аллели a, b, d):

1 — маркер молекулярной массы pGEM, 2 — Золотоколосая, 3 — Магдалена, 4 — Панна, 5 — Безостая 1, 6 — Пивная, 7 — Трипольская, 8 — Скарбница.

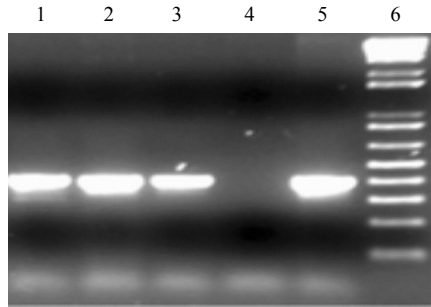


Рис. 2. Электрофореграмма продуктов амплификации ДНК сортов пшеницы (1–5) в 2%-ном агарозном геле с использованием пары праймеров S13F2/S13R1 локуса *Glu-D3*. Присутствие ампликона размером 388 п.н.— аллель *Glu-D3c*: 1 — Магдалена, 2 — Киевская остистая, 3 — Вг 06-243, 4 — Альбатрос одесский, 5 — Безостая 1, 6 — маркер молекулярной массы рGEM

Таблица 2

Характеристика аллелей локуса *Glu D3* сортов мягкой пшеницы

Сорт	Аллель	Сорт	Аллель
Панна	a, b, d	Магдалена	c, e
Federer	c, e	Киевская остистая	c, e
Наталка	a, b, d	Вг 06-243	c, e
Скарбница	a, b, d	Безостая 1	c, e
Альбатрос одесский	a, b, d	Пивная	a, b, d
Трипольская	c, e	Золотоколосая	c, e
Одесская 267	a, b, d	Донская полукарликовая	a, b, d

Сортами-носителями аллелей *Glu D3a*, *Glu D3b*, *Glu D3c* являются Панна, Наталка, Скарбница, Альбатрос одесский, Одесская 267, Пивная, Донская полукарликовая. Аллели *Glu D3c*, *Glu D3e* присутствуют в сортах Federer, Вг 06-243, Золотоколосая, Киевская остистая, Магдалена, Трипольская. Аллель *Glu D3g* в данной группе сортов отсутствует.

С помощью использованных аллель специфичных праймеров провести полную идентификацию аллелей локуса *Glu-D3* не удалось. Поэтому следующим этапом было исследование локуса *Glu-D3* с помощью метода электрофореза запасных белков. Всего у локуса *Glu-D3* выявлены два аллеля 0 и 1. По классификации Поперели [7] все сорта по аллелю *Glu-D3* имеют два аллеля. Так у сортов Панна, Магдалена, Наталка, Одесская 267, Альбатрос одесский присутствует аллель 0 локуса *Glu-D3*. Аллель 0 положительно влияет на хлебопекарные качества. Сорта Federer, Вг 06-243, Донская полу-

карликовая, Золотоколосая, Скарбница, Трипольская имеет аллель 1 локуса Glu-D3. Таким образом используя данные электрофореза запасных белков и полимеразной цепной реакции возможно разделить все сорта по аллельному составу локуса Glu D3: Панна, Наталка, Одесская 267, Альбатрос одесский имеют аллель **b**; Скарбница, Пивная, Донская полукарликовая аллели **a**, **d** для идентификации этих аллелей требуются дальнейшие исследования; Federer, Трипольская, Золотоколосая, Вг 06-243 — аллель **c**; Магдалена — аллель **e**. В целом было выявлено пять аллелей локуса Glu-D3 в данной модельной популяции. Наиболее часто встречались аллели **c** и **b** (каждый у четырех сортов). После определения аллельного состава исследованной группы пшениц мы решили проверить к каким группам относятся сорта с аллелями **b**, **c**, **e**, **a**, **d**. Сорта первой группы Наталка, Панна имеют аллель **b**, сорт Federer — аллель **c**. Сорта второй группы Одесская 267 и Альбатрос одесский — аллель **b**, Скарбница аллели **a**, **d**. Трипольская — **c**. Сорта третьей группы Магдалена аллель **c**, Донская полукарликовая аллели **a**, **d**. Аллель **b** локуса Glu-D3 присутствует у сортов которые имеют высокие показатели качества.

Особо стоит отметить сорт Federer, который имеет отличные показатели хлебопекарного качества, но имеет аллели высокомолекулярных глютеинов, которые не дают значительного положительного влияния на качество. По локусу Glu-D3 сорт Federer имеет аллель **c** вместе с сортами Трипольская, Золотоколосая, Вг 06-243, который не оказывает положительного влияния на качество. На формирование высоких показателей хлебопекарного качества у сорта Federer влияют другие генетические факторы сильного действия, которые компенсируют недостатки белков клейковины. Поэтому этот сорт необходимо исследовать в дальнейшем для поиска новых генов качества.

Применение аллель специфических ДНК-маркеров и электрофореза запасных белков к локусу низкомолекулярных глютеинов Glu D3, который принимает участие в формировании клейковины и повышает показатель “сила муки”, показало вариабельность этого локуса в сортах с разным уровнем качества. Был определен аллельный состав по локусу Glu-D3 у сортов, распространенных в Украине. В результате проведенного скрининга 13 сортов пшеницы озимой мягкой пшеницы были обнаружены 4 сорта Панна, Наталка, Одесская 267, Альбатрос одесский с аллелем **b** локуса Glu-D3 характерным для сортов с высокими хлебопекарными качествами.

Литература

1. Gupta R.B., Shepherd K.W. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutenin. I. Variation and genetic control of the subunits in hexaploid wheats // Theoretical and Applied Genetics.— 1990.— 80.— P. 65–74.
2. Pogna N., Gazza L., Corona V., Zanier R., Niglio A., Mei E., Palumbo M., Boggini G. Puroindolines and kernel hardness in wheat species. In.: Wheat quality elucidation.— St.Paul, Minnessota.: AACCC Inc. publ., 2002.— P. 155–169.
3. Pogna N.E., Tusa P., Boggini G. Genetic and biochemical aspects of dough quality in wheat // Adv. Food Sci.— 1996.— 18.— P. 145–151.

4. Roder M.S., Korzun V., Wendehake K. et al. A microsatellite map of wheat // *Genetics*.— 1998.— 149.— P. 2007–2023.

5. Zhang X.Y., You G.X., Wang L.F. An estimation of the minimum number of SSR alleles needed to reveal genetic relationships in wheat varieties: information from 96 random accessions with maximized genetic diversity // *Proc. X. Intern. Wheat Genet. Symposium*.— 2003.— V.2.— P. 545–548.

6. Zhao X., Zhao, X., Xia, Z. Novel DNA variations to characterise low molecular weight glutenin Glu-D3 genes and develop STS markers in common wheat // *Theoretical and Applied Genetics*.— 2007.— 114.— P. 451–460.

7. Попереля Ф.О., Благодарова О.М. Генетика якості зерна перших генотипів надсильної пшениці України // *Цитологія і генетика*.— 1998.— С. 11–18.

Резюме

Низкомолекулярные глютенины имеют значительное влияние на проявление определенных признаков хлебопекарского качества. Проанализированы аллели **a**, **b**, **c**, **e**, **d**, **g** локуса Glu-D3 20 сортов пшеницы. Показана вариабельность аллелей **a**, **b**, **c**, **e**, **d** и отсутствие аллеля **g** у всех сортов.

Низкомолекулярні глютеніни мають значний вплив на прояв певних ознак хлібопекарської якості. Проаналізовані алелі **a**, **b**, **c**, **e**, **d**, **g** локуса Glu-d3 20 сортів пшениці. Показана варіабельність алелей **a**, **b**, **c**, **e**, **d** і відсутність алеля **g** у всіх сортів

Low-molecular glutenins have a considerable effect on the display of certain signs of khlebopekarskogo quality. The alleles **a**, **b**, **c**, **e**, **d**, **g** of locus Glu-D3 of 20 sorts of wheat have been analysed. Variability of **a**, **b**, **c**, **e**, **d** as well as the absent of alleles **g** were shown.

САКАЛО В.Д., КУРЧІЙ В.М.

Институт физиологии растений и генетики Национальной Академии наук Украины, Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 31/17

ОСОБЕННОСТИ УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА В ПРОЦЕССЕ ФОРМИРОВАНИЯ ЗЕРНОВКИ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ

В настоящее время хорошо известна способность сахаров регулировать в течение всего жизненного цикла растений многие биохимические процессы. Сахара контролируют синтез запасных продуктов, донорно-акцепторные связи, входят в состав макромолекул клеточных структур, мембранных рецепторов, нуклеиновых кислот, выполняют сигнальную функцию, участвуя в регуляции деления, роста и дифференциации клеток [1, 2]. Они активируют экспрессию ряда генов, кодирующих ферменты, связанные с фотосинтезом, синтезом крахмала, самой сахарозы, липидов и белков, с восстановлением и ассимиляцией азота, дыханием [3].

Для понимания механизмов регуляции процессов, определяемых углеводным обменом, необходимы исследования дифференциальной активности

ферментов, осуществляющих синтез сахарозы и ее включение в метаболизм, в онтогенезе растений. Ферментом, непосредственно осуществляющим синтез сахарозы в листьях, является сахарозофосфатсинтаза (СФС) (К.Ф. 2.4.1.14), образующая в цитозоле из УДФГ и фруктозо-6-фосфата сахарозофосфат, который при помощи сахарозофосфатазы превращается в сахарозу с освобождением P_n . СФС является ключевым ферментом синтеза сахарозы в листьях.

Пути расщепления сахарозы *in vivo* катализируют два фермента — сахарозосинтаза (СС) (К.Ф. 2.4.1.13) и инвертаза (К.Ф. 3.2.1.26), их регуляция, специфика проявления активности в онтогенезе играют важную роль в растительном углеводном метаболизме. Различия между этими ферментами в том, что СС расщепляет сахарозу с образованием УДФГ (АДФГ) и одной молекулы фруктозы, а инвертаза гидролизует сахарозу с образованием двух гексоз. Функции этих ферментов в клетке также несколько отличаются. СС основной фермент, функционирующий там, где идут активные процессы роста, образования клеточных структур, биосинтез биополимеров углеводного характера, включения углерода в гликолиз и дыхание. Инвертаза в апопласте является первым ферментом, который передает углевод сахарозы в русло метаболизма внутри клетки. Инвертазы потенциально могут быть сильными эффекторами ряда процессов, таких как биосинтез и восприятие гормонов (АБК) [4]. Инвертаза клеточных стенок ассоциируется с быстро растущими тканями, вовлечена в флоэмный транспорт и донорно-акцепторную регуляцию.

Особенности углеводного обмена, регулирующая роль ферментов, связанных с синтезом и метаболизмом сахаров, могут иметь генотипические отличия и по-разному проявляться в онтогенезе. В связи с этим, целью нашей работы было исследование функциональной активности ферментов синтеза и метаболизма сахарозы в процессе налива зерна инбредных линий кукурузы.

Материалы и методы

В качестве исходного материала брали инбредные линии кукурузы селекции Института физиологии растений и генетики НАНУ — Л391, Л390, Л370, Л250, которые отличались по форме семян и срокам созревания. Линии Л391 и Л390 с зубовидным типом зерна — позднеспелые, высокоурожайные; линии Л370 и Л250 с кремнистым зерном, характеризуются относительно быстрым ростом и развитием на начальных стадиях онтогенеза. Считают, что различия между зубовидной и кремнистой кукурузой основываются на особенностях эндосперма, связанных с содержанием крахмала: в эндосперме зубовидной кукурузы его больше, чем в кремнистой [5].

Для изучения роли ферментов в развитии, формировании зерновки, исследовали активность СФС в листьях, СС и инвертазу в семени линий кукурузы в две фазы онтогенеза: в стадии молочной спелости (14 дней после опыления) и в стадии восковой спелости (46 дней после опыления). Выделение СФС из листьев проводили по методу Губера [6], определение

активности — резорциновым методом [7]. Сахарозосинтазу и инвертазу семян кукурузы выделяли из одной навески по методу [8]. Активность СС в реакции синтеза сахарозы определяли по Рое [7], в реакции расщепления сахарозы и инвертазу — по количеству освобожденной фруктозы [9]. Белок определяли по Лоури [10]. В таблицах представлены средние арифметические значения 3-х аналитических повторностей со стандартными отклонениями.

Результаты и обсуждение

В листьях инбредных линий кукурузы обнаружена высокая активность синтеза сахарозы. Как видно из табл. 1 у зубовидной кукурузы, которая относится к познеспелым и высокоурожайным (Л391 и Л390) высокая активность фермента СФС в стадии молочной спелости, практически не снижается и в стадии восковой спелости. В то же время первоначально высокая активность СФС у линий 370 и 250 снижается в период восковой спелости в 2–3 раза. Эти результаты свидетельствуют о том, что синтез сахарозы в листьях, осуществляемый СФС-зой коррелирует с процессами роста и развития, и что существуют некоторые генотипические отличия в проявлении этой активности в онтогенезе. Вместе с тем, по содержанию легкорастворимых белков в листьях линии кукурузы мало отличаются, но в стадии восковой спелости наблюдается двукратное их уменьшение.

Метаболизм синтезированной в листьях сахарозы направлен на ее использование в процессах роста початка и налива зерна. В период формирования зерновок сахарозосинтаза, расщепляя сахарозу снабжает растущие ткани УДФГ, необходимой для построения клеточных структур. Для биосинтеза крахмала, который начинается когда ростовые процессы уже практически завершены, СС использует в качестве второго субстрата АДФ, образуя АДФГ, которая является донором глюкозы в биосинтезе крахмала. Поэтому активность СС определяли как с УДФ, так и с АДФ в качестве субстратов.

Таблица 1

Активность сахарозофосфатсинтазы и содержание белка в листьях разных линий кукурузы

Дни после опыления	Инбредные линии	Активность, мкмоль сахарозы		Белок, мг/г ткани
		на г ткани · час	на мг белка · час	
14	Л 391	153,5±25,0	2,35±0,35	65,4±3,0
- " -	Л 390	127,6±13,0	1,75±0,45	73,2±1,2
- " -	Л 370	221,4±26,2	2,95±0,35	74,8±2,0
- " -	Л 250	92,9±8,4	1,2±0,1	75,2±1,2
46	Л 391	139,7±8,6	4,4	35,6±2,0
- " -	Л 390	132,0±2,0	4,05	32,9±2,3
- " -	Л 370	66,6±9,0	1,55	42,6±1,3
- " -	Л 250	46,0±1,0	1,1	40,2±0,1

В стадии молочной спелости в семенах кукурузы преобладала синтетическая направленность СС, особенно у линий Л391 и Л390. Расщепление сахарозы с образованием УДФГ у этих линий ниже, чем у Л370 и Л250. Причем, у Л390 — через 14 дней вообще не обнаружили активности, (поэтому приводим данные, полученные через 29 дней после опыления). Т.е. в стадии молочной спелости у линий, отличающихся интенсивным ростом на начальных стадиях онтогенеза, активность расщепления сахарозы с образованием УДФГ в 2–2,5 раза выше, чем у позднеспелых.

Через 46 дней после опыления в стадии восковой спелости общая активность СС в реакции расщепления сахарозы у Л391 и Л390 повышается в 3,8–4,4 раза соответственно, а у линий Л370 и Л250 — 1,7–2,6 раза. Удельная активность повышается еще больше: у Л391 и Л390 — в 7,5–13 раз, а у Л370 и Л250 в 3,1–4,5 раза.

Синтетическая направленность СС в 2 раза повышается только у Л250. Учитывая значительное повышение активности СС в реакции расщепления в этой стадии созревания зерна отношение реакций синтеза и расщепления сахарозы практически уравнивается (табл. 2).

Довольно высокая активность СС в реакции расщепления сахарозы с субстратом АДФ характерна для крахмалзапасующих растений, в отличие от таких сахаронакопителей, как сахарная свекла.

У позднеспелых линий Л391 и Л390 через 14–29 дней после опыления (молочная спелость) активность синтеза АДФГ ниже, чем у Л370 и Л250, как общая так и удельная (табл. 3).

В период восковой спелости (46-й день) существенно повышается удельная активность фермента у всех линий. Т.е. СС играет важную роль как в формировании зерна, так и в образовании крахмала.

Таблица 2

Активность сахарозсинтазы семян линий кукурузы (расщепление сахарозы с УДФ)

Дни после опыления	Инбредные линии	Расщепление сахарозы, мкмоль фруктозы		Синтез сахарозы, мкмоль сахарозы		Синтез/расщеп.
		на г ткани· час	на мг белка· час	на г ткани· час	на мг белка· час	
14	Л391	27,6±2,7	1,5±0,15	89,5±1,6	4,8±0,15	3,2
29	Л390	18,3±0,7	0,9±0,01	50,0±0,6	5,35±0,05	2,7
14	Л370	66,5±2,0	4,2±0,9	89,2±7,5	5,6±0,5	1,3
14	Л250	34,6±2,6	2,6±0,3	52,3±1,7	4,0±0,1	1,5
46	Л391	104,0±1,0	11,3±1,0	117,4±2,6	12,7±0,2	1,1
46	Л390	80,8±2,0	11,9±1,0	67,5±1,0	9,9±0,1	0,8
46	Л370	114,2±1,3	13,0±0,2	97,3±0,7	10,3±0,1	0,9
46	Л250	89,2±2,8	11,8±0,4	101,8±1,5	12,6±0,2	1,1

Таблица 3

Активность сахарозосинтазы семян линий кукурузы (расщепление сахарозы с АДФ)

Дни после опыления	Инбредные линии	Активность, мкмоль фруктозы	
		на г ткани· час	на мг белка· час
14	Л 391	25,4±0,8	1,4±0,05
29	Л 390	11,3±0,07	1,2±0,01
14	Л 370	36,2±2,9	2,2±0,05
14	Л 250	19,5±1,8	1,5±0,1
46	Л 391	41,7±0,9	4,5±0,1
46	Л 390	19,2±1,1	2,8±0,1
46	Л 370	27,5±0,9	3,1±0,1
46	Л 250	20,4±1,2	2,7±0,2

Таблица 4

Активность инвертазы эндосперма семян линий кукурузы

Дни после опыления	Инбредные линии	Активность, мкмоль фруктозы		Инвертаза/ сахарозосинтаза
		на г ткани· час	на мг белка· час	
14	Л 391	129,8±5,2	7,0±1,6	4,7
29	Л 390	99,9±5,2	10,7±0,8	11,9
14	Л 370	82,1±2,3	5,2±0,7	1,24
14	Л 250	69,3±3,5	5,4±0,9	2,1
46	Л 391	19,5±2,8	2,1±0,4	0,18
46	Л 390	12,8±2,0	1,9±0,3	0,16
46	Л 370	6,2±1,2	0,7±0,06	0,05
46	Л 250	4,0±0,8	0,5±0,02	0,04

Активность фермента гидролиза сахарозы — инвертазы высокая в начале онтогенеза — в молочной стадии, как общая, так и удельная, причем линии Л391 и Л390 отличаются более высокой активностью. Но в период восковой спелости активность гидролиза сахарозы инвертазой падает. Поэтому отношение реакций гидролиза сахарозы инвертазой к реакции ее расщепления СС-ой резко снижается к концу онтогенеза семян (табл. 4).

Изменения в инвертазной активности в сторону снижения гидролиза сахарозы было обнаружено при гипоксии корешков проростков кукурузы и связывается авторами со снижением гексозо-основанных сигналов в этих условиях [11]. В исследуемых нами линиях кукурузы значительное снижение гидролиза сахарозы инвертазой в период восковой спелости семян может быть связано с тем, что процесс фосфорилирования свободных моносахаров необходимый перед их включением в метаболизм замедляется в зрелых тканях.

Таким образом, существуют генотипические различия в проявлении активности СФС в период роста початка и налива зерна кукурузы. Синтезированную в листьях сахарозу в метаболизм семян включают СС и инвертаза. Причем, в стадии молочной спелости преобладает синтетическая направленность фермента и гидролиз сахарозы инвертазой. В период восковой спелости гидролиз сахарозы инвертазой снижается и дисахарид включается в метаболизм преимущественно сахарозосинтазой. В то же время, расщепление сахарозы сахарозосинтазой энергетически более выгодно, т.к. сразу образуются фосфорилированные соединения (УДФГ, АДФГ), непосредственно включающиеся в синтетические процессы.

Литература

1. Koch K.E. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development // *Curr. Opin. Plant Biol.*— 2004.— 7.— P. 235–246.
2. Koch K.E., Nolte K.D., Duke E.R. et al. Sugar levels modulate differential expression of maize sucrose synthase genes // *Plant Cell.*— 1992.— 4.— P. 59–69.
3. Huang L.F., Bock N., Davis J.M., Koch K.E. Regulation of invertase: a suite of transcriptional and post — transcriptional mechanisms // *Functional Plant Biology.*— 2007.— 34.— P. 499–507.
4. Trouverie J., Chateau-Joubert S., Thevenot C., Jacquemot M.P., Prioul J.L. Regulation of vacuolar invertase by abscisic acid or glucose in leaves and roots from maize plantlets // *Planta.*— 2004.— 219.— P. 894–905.
5. Шмараев Г.Е. Кукуруза: Филогения, классификация, селекция.— 1975.— М.: Колос.— 302 с.
6. Huber S.C. Role of sucrose phosphate synthetase in partitioning of carbon in leaves // *Plant Physiol.*— 1983.— 71, N4.— P. 818–821.
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. Sowokinos I.R. Pyrophosphorylases in *Solanum tuberosum* // *Plant Physiol.*— 1976.— 57.— P. 63–68.
9. Somogyi M. Notes on sugar determination // *J. Biol. Chem.*— 1952.— 195, N1.— P. 18–23.
10. 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, N2.— P. 265–275.
11. Zeng Y., Wu Y., Avigne W.T., Koch K.E. Rapid repression of maize invertases by low oxygen. Invertase/ sucrose synthase balance, sugar signaling potential, and seedling survival // *Plant. Physiol.*— 1999.— 121, N2.— P. 599–608.

Резюме

В процесі формування зернівки інбредних ліній кукурудзи встановлені генотипові відмінності в функціонуванні ферментів синтезу і метаболізму сахарози — СФС, СС і інвертази. Підвищення активності СС в реакції розщеплення сахарози з утворенням УДФГ і АДФГ у фазу воскової стиглості свідчить про важливу роль ферменту як у формуванні зерна, так і в синтезі крохмалю, в той час, як знижена гідролізу сахарози інвертазою, скоріш за все, зв'язано з уповільненням загального метаболізму в зрілих тганинах.

В процессе формирования зерновки инбредных линий кукурузы установлены генотипические отличия в функционировании ферментов синтеза и метаболизма

сахарози — СФС, СС и инвертазы. Повышение активности СС в реакции расщепления сахарозы с образованием УДФГ и АДФГ в фазу восковой спелости свидетельствует о важной роли фермента как в формировании зерна, так и в синтезе крахмала, в то время как снижение гидролиза сахарозы инвертазой, скорее всего, связано с замедлением общего метаболизма в зрелых тканях.

During grain maturing of maize inbred lines was found genotype differences in the functioning of enzymes of the sucrose synthesis and metabolism (SPS, SS and invertase). Increasing in the activity of SS in the reaction of sucrose cleavage with formation of UDFG and ADPG during waxy stage of grains suggests the fundamental role this enzyme as in the grain formation as in the starch synthesis. At the same time decreasing in the sucrose hydrolysis by invertase may be related to slowing of the general metabolism in the mature tissues.

САМЧУК В.А.¹, СТЕКЛЕНЬОВ Є.П.²

¹ *Луганський національний університет імені Тараса Шевченка, Україна, 91011, Луганськ, вул. Оборонна, 2, e-mail: anatomic@mail.dsp.net.*

² *Біосферний заповідник „Асканія-Нова”, Україна, 75230, смт. Асканія-Нова, Херсонська обл.*

МІНЛИВІСТЬ БУДОВИ ТОВСТОЇ КИШКИ У БІЗОНІВ І БАНТЕНГІВ ТА ЇХ ГІБРИДІВ ІЗ ДОМАШНЬОЮ КОРОВОЮ

Відомо, що основні типи травлення сформувалися ще до виникнення тварин сучасного типу. Тварини, яким властиве спеціалізоване харчування, відрізняються своїми можливостями засвоєння їжі. Численні види тварин отримують поживні речовини від бактерій — симбіонтів. Властивий для жуйних тип травлення забезпечується макро- і мікрморфологічними особливостями їх органів травлення. Характерним для типу травлення жуйних є те, що основна частина процесів засвоєння грубих кормів відбувається в складному шлунку та товстій кишці. У кишечнику жуйних, як і в інших рослиноїдних видів, добре розвинуті сліпа й ободова кишки, де продовжується мікробіальна переробка рослинних компонентів, що не перетравились в шлунку. У диких жуйних більш розвинуті рубець і товста кишка, а у свійських — сичуг і тонка кишка [1]. Травна система диких жуйних, перш за все складний шлунок, зазнають суттєвих морфологічних змін під впливом сезонних факторів або в період тривалих посух [2]. Адаптивні зміни травної системи жуйних мають видову специфічність і неоднакові на одних і тих самих структурах. У сичугі бантенга й червоної степової породи є відмінності в глибині шлункових ямок і співвідношенні головних і парієтальних екзокриноцитів, кількості власних і пілоричних залоз сичуга [3]. Слизова оболонка у тонкій кишці бантенга та бантенгових гібридів має більшу відносну товщину порівняно з її показником у домашньої корови, а забезпеченість маси тіла масою тонкою кишки значно більша у домашніх тварин [4]. Товста

кишка бантенга має ознаки розвитку і мікроструктуру, які характерні для диких жуйних. У бантенгових гібридів, які були отримані в схрещуваннях із червоною степовою породою в першому поколінні, і в гібридів, отриманих в беккросах з домашньою коровою показники розвитку товстої кишки та її відділів менші порівняно з товстою кишкою бантенга, а у гібридів, отриманих в беккросах з бантенгом мало відрізнялися від його показників. Зменшення відносного розвитку товстої кишки в бантенгових гібридів першого поління супроводжується зростанням товщини її слизової оболонки [5]. Окремі види, міжродові й міжвидові гібриди родів *Bos* і *Bison* мають значний поліморфізм за кількістю і розмірами гібридизаційних фрагментів ДНК [6]. Під час акліматизації й гібридизації на тварин впливають нові екологічні чинники, domestикація й штучний добір. Аналіз кількісних і якісних показників будови органів травлення порід свійських тварин, їх диких родичів та гібридів сприятиме кращому розумінню процесів спадковості і мінливості у тварин в умовах акліматизації і гібридизації. Товста кишка є важливою частиною травного каналу жуйних, але досліджена переважно у свійських тварин, а у бізонів та їх гібридів вивчена мало.

Метою цієї роботи є дослідження морфометричних показників та гістоструктури товстої кишки гібридів, отриманих у схрещуваннях бізонів, бантенгів й домашньої корови.

Матеріали і методи

Морфометричні показники товстої кишки та гістоструктуру вивчали на зразках, отриманих у бізонів, бантенгів, домашньої корови та бізонових гібридів, які напіввільно утримувались в умовах півдня України в заповіднику Асканія-Нова. Матеріал відбирався відразу після забою тварин у перші 30–40 хвилин. Абсолютну масу товстої кишки та її відділів визначали, попередньо звільнивши їх від хімусу й жиру. Визначали індекси відносного розвитку товстої кишки у проміле (‰) від маси тіла; відносну масу в процентах (%) від загальної маси кишечнику; співвідношення маси тонкої і товстої кишки. Для статистичної обробки використовували непараметричні методи. Для гістологічного дослідження шматочки стінки органу фіксували в 10%-му нейтральному формаліні, рідині Карнуа, заливали в целоїдин і парафін. Зрізи фарбували гематоксиліном та еозином, пікрофуксином, а для виявлення глікопротеїдів проводили ШИК-реакцію по Мак-Манусу.

Результати та обговорення

Аналіз показників розвитку товстої кишки та її відділів у бізонів, бантенгів, домашньої корови та гібридів показав, що забезпеченість маси тіла масою товстої кишки (‰) в бізонів та дорослих гібридів була меншою порівняно з бантенгом і домашньою коровою (табл. 1). Дикі тварини мали більшу відносну масу (%) товстої кишки в цілому, обоєвої кишки, а бантенг і сліпої кишки порівняно з домашньою коровою. У гібридів $\frac{1}{2}$ бізона \times $\frac{1}{2}$ сірої української показники розвитку товстої кишки та її відділів мало відрізнялись від показників бізона. У новонароджених гібридів $\frac{1}{2}$ бізона \times $\frac{1}{4}$ бантенга \times $\frac{1}{4}$ сірої української показники розвитку товстої кишки та її відділів посту-

Морфометричні показники товстої кишки та її відділів

Показник	Бантенг n = 6	Бізон n = 4	Домашня корова n = 6	Гібриди $\frac{1}{2}$ бізона x $\frac{1}{2}$ сірої української n = 4	Гібриди $\frac{1}{2}$ бізона x $\frac{1}{4}$ бантенга x $\frac{1}{4}$ сірої української n = 1	Гібриди $\frac{1}{2}$ бізона x $\frac{1}{4}$ бантенга x $\frac{1}{4}$ сірої української (новона- роджений) n = 1
Товста кишка						
Забезпеченість маси тіла ($\frac{0}{00}$)	7,2	5,2	7,3	5,2	4,6	7,6
Відносна маса (%)	45,2	43,2	40,0	43,0	36,3	28,9
Співвідношення маси тонкої і товстої кишки	1,2:1	1,3:1	1,5:1	1,4:1	1,8:1	3,5:1

палися як показникам батьківських форм, так і дорослих гібридів тієї ж кровності, що вказує на суттєвий перерозподіл процесів травлення в травному каналі в постнатальному періоді розвитку організму тварини.

Відносна товщина (%) м'язової оболонки в сліпій, ободовій та прямій кишці у всіх досліджених тварин була значно більшою у порівнянні із показниками слизової й серозної оболонок (табл. 2). У постнатальному онтогенезі в товстій кишці гібридів відбувається збільшення відносної товщини слизової оболонки і зменшення показників м'язової оболонки. Крім того, у домашньої корови та гібридів $\frac{1}{2}$ бізона x $\frac{1}{2}$ сірої української слизова оболонка мала більшу відносну товщину порівняно з показниками бантенга, бізона та гібридів $\frac{1}{2}$ бізона x $\frac{1}{4}$ бантенга x $\frac{1}{4}$ сірої української. За іншими показниками суттєвих відмінностей у досліджених тварин не встановлено.

Гістологічна будова слизової оболонки відділів товстої кишки досліджених тварин мала схожість. Крипти сліпої кишки довгі, мають широкі просвіти, в нижній частині вони звивисті, особливо у бантенга. Стінка крипт утворена стовпчастими епітеліоцитами келихоподібними екзокриноцитами, які містять значну кількість ШИК-позитивних гранул. В ободовій кишці крипти видовжені, келихоподібні екзокриноцити зустрічаються по всій довжині крипт, цитоплазма апікальних кінців клітин містить глікопротеїди. У прямій кишці крипти здебільшого прямі, але можуть бути й звивистими. У прошарках сполучної тканини між криптами товстої кишки спостерігалась значна кількість лімфоцитів. Гістологічна будова сліпої та ободової кишки вказує на збільшення секреторних процесів в товстій кишці.

Висновки

Таким чином, товста кишка у досліджених диких бізонів, бантенгів, домашньої корови та їх гібридів мала схожість за своєю будовою. Дикі представники родини Bovidae, особливо бантенг, в процесі акліматизації зберіга-

Таблиця 2

Відносна товщина оболонок відділів товстої кишки

Показник	Бантенг n = 6	Бізон n = 4	Домашня корова n = 6	Гібриди $\frac{1}{2}$ бізона x $\frac{1}{2}$ сірої української n = 4	Гібриди $\frac{1}{2}$ бізона x $\frac{1}{4}$ бантенга x $\frac{1}{4}$ сірої україн- ської n = 1	Гібриди $\frac{1}{2}$ бізона x $\frac{1}{4}$ бантенга x $\frac{1}{4}$ сірої української (новона- роджений) n = 1
Сліпа кишка						
Відносна маса (%)	6,0	4,7	4,9	4,7	4,4	3,3
Відносна товщина слизової оболонки (%)	33,4	34,2	39,9	32,4	32,0	28,2
Відносна товщина м'язової оболонки (%)	62,3	58,4	54,0	61,8	62,0	65,6
Відносна товщина серозної оболонки (%)	4,3	7,4	6,1	5,8	6,0	6,2
Ободова кишка						
Відносна маса (%)	26,5	26,9	22,9	29,8	23,0	11,5
Відносна товщина слизової оболонки (%)	35,8	36,2	42,6	48,2	34,6	30,4
Відносна товщина м'язової оболонки (%)	59,8	60,0	53,8	47,2	59,4	64,6
Відносна товщина серозної оболонки (%)	4,4	3,8	3,6	4,6	6,0	5,0
Пряма кишка						
Відносна маса (%)	11,8	11,6	12,2	8,5	8,8	14,1
Відносна товщина слизової оболонки (%)	42,1	38,2	32,5	28,4	30,8	29,2
Відносна товщина м'язової оболонки (%)	51,3	53,8	61,8	66,8	62,4	64,8
Відносна товщина серозної оболонки (%)	6,6	8,0	5,7	4,8	6,8	6,0

ють розвиток товстої кишки, характерний для диких жуйних. Мінливість кількісних показників товстої кишки у гібридів обумовлена генотипічною неоднорідністю досліджених тварин та впливом акліматизації на їх травний канал.

Література

1. Давлетова Л.В. Эволюция органов пищеварения жвачных животных / Л.В. Давлетова // С.-х. биология.— 1976.— Т.31.— С. 44–49.
2. Hofman R.R. Comparative anatomical studies imply adaptive variations of ruminant digestive physiology / R.R. Hofman // Canad. J. Anim. Sc.— 1984.— Vol.64, suppl.— P. 203–205.

3. Самчук В.А. Стекленев Е.П. Особливості епітелію сичуга при гібридизації домашньої корови з бантенгом // Фактори експериментальної еволюції організмів / За ред. М.В. Роїка.— К., 2003.— С. 293–297.

4. Самчук В.А. Елистратова Т.М. Особенности строения тонкого отдела кишечника гибридов бантенга *Bos (Bibos) javanicus* D'Alton с домашней коровой красной породы // С.-х. биол.— 1989.— №2.— С. 50–56.

5. Самчук В.А. Стекленев Е.П., Антипчук Ю.П. Влияние акклиматизации и гибридизации на микроструктуру толстой кишки жвачных // Укр. мед. альманах.— 1998.— №3.— С. 87–89.

6. Васильев В.А., Стекленев Е.П., Морозова Е.В., Семенова С.К. ДНК — фингерпринтинг представителей отдельных видов, межродовых и межвидовых гибридов родов *Bos* и *Bison* подсемейства *Bovidae* // Генетика, 2002.— Том 38, №4.— С. 515–520.

Резюме

Изучены особенности строения толстой кишки бизона, бантенга, домашней коровы и их гибридов. Полученные результаты указывают на изменчивость её строения у диких и домашних быков и их гибридов.

Вивчені особливості будови товстої кишки бізонів, бантенгів, домашньої корови та їх гібридів. Отримані результати вказують на мінливість її будови у диких і домашніх биків та їх гібридів.

The features of structure of large intestine of bison, bangeng, domestic cow and their hybrids are studied. The got results specify on changeability of its structure at wild and domestic bulls and their hybrids.

СЕДЕЛЬНИКОВА Т.С., ПИМЕНОВ А.В.

Учреждение Российской академии наук Институт леса им. В.Н.Сукачева
Сибирского отделения РАН, Россия, 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28,
e-mail: pimenov@ksc.krasn.ru

АНАЛИЗ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК БОЛОТНЫХ И СУХОДОЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *PINACEAE*

Значительная часть территории Западной Сибири занята лесоболотными экосистемами, доминирующую роль в которых выполняют виды семейства *Pinaceae* Spreng. ex Rudolphi. Гидротермически и трофически контрастные условия болотных местообитаний и смежных с ними суходолов обуславливают различные векторы микроэволюционных преобразований и определяют репродуктивные особенности хвойных в данных экотопах. В настоящем сообщении представлены результаты сравнительного анализа цитогенетических характеристик основных лесообразующих видов семейства *Pinaceae* в болотных и суходольных условиях произрастания.

Материалы и методы

Материал для кариологических исследований собирался в древостоях (популяциях) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), кедра сибирского

(*Pinus sibirica* Du Tour), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), произрастающих на болотах различных типов водно-минерального питания (олиготрофных и евтрофных), а также на суходолах, расположенных в южно-таежной подзоне Западной Сибири на территории Томской области. Индивидуально изучены деревья сосны обыкновенной с аномалиями развития типа “ведьмины метлы”, произрастающие на олиготрофных болотах.

Для кариологического анализа использовались меристематические ткани кончиков корней. Приготовление препаратов осуществлялось по общепринятой для хвойных методике (Правдин и др., 1972) с собственными модификациями. Семена проращивали в чашках Петри. Затем проростки подвергались предфиксационной обработке 1% р-ром колхицина в течение 4–6 часов. После промывания производилась фиксация проростков спиртово-уксусной смесью (3:1). Проростки окрашивались 1% р-ром железозацетогематоксилина. Для просмотра использовались “давленные” препараты, приготовленные стандартным способом: исследуемый кончик корешка помещался на предметное стекло в 65% р-р хлоралгидрата и раздавливался под покровным стеклом. Препараты просматривали под микроскопом в проходящем свете. Метафазные пластинки с полным набором хромосом, их хорошим разбросом и сходной степенью спирализации фотографировали в иммерсионной системе (окуляр $\times 10$, объектив $\times 90$).

Сравнительный анализ хромосомных наборов проводился по наиболее существенным их характеристикам, традиционно применяемым в кариологии растений (Гриф, Агапова, 1986): числу хромосом, их размерам (в абсолютных и относительных единицах) и морфологии (центромерному индексу, особенностям локализации и частоте встречаемости вторичных перетяжек).

Окраска ядрышек в интерфазных ядрах производилась согласно методикам, изложенным в работе Е.Н. Муратовой (1995). Для сосны обыкновенной препараты приготавливали следующим образом: проростки фиксировали спиртово-формалиновой смесью (2:1). Затем производился их гидролиз в 1,0 н. соляной кислоте в течение 2 ч. Проростки окрашивались железозацетогематоксилином, время окраски варьировалось. Для остальных видов применялась методика окрашивания ядрышек азотнокислым серебром. Для этого предварительно зафиксированные в ацетоалкогольной (3:1) смеси корешки помещались в 50% р-р азотнокислого серебра, а затем в термостат. Материал окрашивался при 60 °С в течение 2–3 ч.

Хромосомные мутации изучали на стадии метафазы с предварительной обработкой кончиков корешков 1% р-ром колхицина в течение 4–6 ч при комнатной температуре, а патологии митоза — на стадии ана-телофазы без предобработки.

Результаты и обсуждение

При изучении кариотипической структуры формирующих болотные и суходольные популяции видов семейства *Pinaceae* установлено, что они являются диплоидами с основным числом хромосом $2n = 24$. В болотных

популяциях всех изученных видов распространены нарушения числа хромосом. Особенно часто встречается миксоплоидия, при которой растения содержат отдельные клетки с измененным числом хромосом — полиплоидные или анеуплоидные. Миксоплоидия рассматривается в качестве одного из важных факторов эволюции хвойных, поскольку способствует реализации их адаптивных возможностей и повышению жизнеспособности (Буторина, 1989). Высказывается гипотеза, что миксоплоиды и анеуплоиды, обеспечивая генетический материал для появления хромосомных перестроек, могут играть определенную роль в процессах видообразования у данной группы растений (Анџа, 2005).

В популяции пихты сибирской, произрастающей на евтрофном болоте, обнаружено нарушение числа хромосом, которое сопровождалось отклонением положения центромеры от нормального у одной пары гомологов в результате перичентрической инверсии. Для пихты подобный тип перестроек описан впервые.

В популяциях ели сибирской найдены добавочные, или В-хромосомы метацентрического и субметацентрического типов. Установлено, что генетические эффекты добавочных хромосом у хвойных связаны с такими процессами, как продолжительность клеточного цикла, особенности конъюгации хромосом и их поведение в митозе и мейозе. Наличие добавочных хромосом затрагивает функционирование всего генома — влияет на размеры клеток, содержание РНК и ДНК в ядре (Теoh, Rees, 1976; Муратова, 2000). В болотной популяции ели сибирской зафиксирован уникальный случай появления добавочной хромосомы в полиплоидной клетке.

В болотных и суходольных популяциях видов *Pinaceae* проведена идентификация хромосом по морфологическим типам с учетом значений их относительной длины и центромерного индекса. В популяциях сосны обыкновенной идентифицируются 9 пар длинных (I–IX) и 3 пары более коротких хромосом (X, XI, XII). Все хромосомы относятся к метацентрическому типу. У кедра сибирского 11 пар длинных симметричных хромосом (I–XI) образуют единую группу с одинаковыми параметрами. Отдельно идентифицируется 1 пара более коротких и асимметричных хромосом (XII). Все хромосомы метацентрические. В популяциях лиственницы сибирской выделяются две группы и индивидуально 1 пара хромосом. Первая группа состоит из 6 пар длинных метацентрических хромосом (I–VI). Более короткие субметацентрические хромосомы образуют вторую группу из 5 пар (VIII–XII). Отдельно идентифицируется 1 пара хромосом интерцентрического типа (VII), занимающая промежуточное положение по длине. В популяциях ели сибирской 8 пар метацентрических хромосом (I–VIII) образуют единую группу. Индивидуально идентифицируются 4 пары хромосом — IX, X, XI и XII. В популяциях пихты сибирской отдельно идентифицируется группа, состоящая из 7 пар длинных метацентрических хромосом (I–VII). Более короткие субметацентрические хромосомы объединяются в группу из 5 пар (VIII–XII).

Дальнейшая идентификация хромосом проводилась с использованием вторичных перетяжек. Известно, что вторичные перетяжки являются важнейшими маркерами кариотипа, поскольку в зоне их локализации расположен ядрышковый организатор, ответственный за синтез рРНК. Наиболее характерной особенностью, присущей всем изученным видам хвойных на болотах, является увеличение числа вторичных перетяжек в хромосомных наборах. Максимальное число вторичных перетяжек выявлено в хромосомных наборах деревьев, имеющих аномалии развития — “ведьмины” метлы.

Предполагается, что увеличение числа вторичных перетяжек в хромосомах болотных популяций хвойных происходит за счет активизации “дополнительных” локусов в “блокированных” и “запретных” (по терминологии: Lima-de-Faria, 1976) зонах плеча. Наличие в кариотипе растений хромосом с “дополнительными” перетяжками может также диагностировать структурные перестройки ядрышковых организаторов типа инверсий или транслокаций (Anastassova-Kristeva, Nicoloff, 1978). Закрепление подобных мутаций в популяциях является одним из механизмов репродуктивной изоляции в процессах микроэволюции. Вероятно, формирование кариотипов хвойных на болотах происходит в результате образования “дополнительных” вторичных перетяжек в хромосомах, а также перестроек нуклеоллярных районов, интенсифицирующих функционирование рибосомных генов.

Поскольку синтез рРНК и рибосомальных цистронов осуществляется при участии ядрышка, связанного с ядрышковым организатором, выявленное увеличение числа ядрышек в интерфазных ядрах болотных популяций *Pinaceae*, по сравнению с суходольными популяциями, может интерпретироваться в качестве адаптации, регулирующей белковый метаболизм в клетках деревьев в экстремальных условиях произрастания. В интерфазных ядрах деревьев с аномалиями типа “ведьмины метлы” впервые для хвойных наблюдалось изменение морфологии ядрышек, которые приобретают преимущественно неправильную форму. В соответствии с классификацией, предложенной П.В. Челидзе и О.В. Зацепиной (1988), такая форма характерна для ядрышек, проявляющих высокую функциональную активность.

Установлено, что семенное потомство болотных популяций *Pinaceae*, по сравнению с суходольными популяциями этих видов, характеризуется высокой встречаемостью хромосомных мутаций и их широким спектром, включающим редкие типы нарушений. Хромосомные перестройки, выявленные в метафазных клетках хвойных на болотах, представлены в основном кольцевыми структурами, дицентрическими хромосомами, фрагментами. Спектр патологий митоза у растений в болотных популяциях хвойных также более широкий по сравнению с суходольными популяциями. Наиболее распространенными типами ана-телофазных нарушений являются многополосные расхождения, фрагменты, мосты, отстающие и забегающие хромосомы. Митотические нарушения у деревьев с “ведьмиными метлами” представлены С-митозом, который относится к повреждениям “жесткого типа” и наблюдается у древесных растений крайне редко. Подобный тип нарушений харак-

терен для деревьев, произрастающих в зоне Чернобыльской АЭС (Butorina, Evstratov, 1996). Возникновение различных типов мутаций и их высокая встречаемость в болотных популяциях *Pinaceae*, с одной стороны, свидетельствует о деструктивных процессах в клетках растений, с другой — может рассматриваться как мера их генетического разнообразия и отражать высокую степень экологической пластичности.

Выводы

Таким образом, изменчивость хромосомных чисел, увеличение количества вторичных перетяжек в хромосомах и ядрышкового материала в интерфазных ядрах, а также полиморфизм по хромосомным перестройкам, как возможные пути эволюции кариотипов, отличают болотные популяции видов *Pinaceae* от суходольных и свидетельствуют об их дифференциации, которая обусловлена различным вектором естественного отбора в контрастных экологических условиях произрастания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН-УрО РАН (проект СО РАН №49) и программы Президиума РАН “Биологическое разнообразие” (проект СО РАН №23.2).

Литература

1. Буторина А.К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи соврем. биол.— 1989.— Т.108, вып. 3 (6).— С. 342–357.
2. Гриф В.Г., Агапова Н.Д. К методике описания кариотипов растений // Бот. журн.— 1986.— Т.71, №4.— С. 550–553.
3. Муратова Е.Н. Методика окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Бот. журн.— 1995.— Т.80, №2.— С. 82–86.
4. Муратова Е.Н. В-хромосомы голосеменных // Успехи соврем. биол.— 2000.— Т.120, №5.— С. 452–465.
5. Правдин Л.Ф., Бударагин В.А., Круклис М.В., Шершукова О.П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение.— 1972.— №2.— С. 67–75.
6. Челидзе П.В., Зацепина О.В. Морфофункциональная классификация ядрышек // Успехи современ. биол.— 1988.— Т.105, вып. 2.— С. 252–268.
7. Ahuja M. Raj. Polyploidy in gymnosperms: revisited // *Silvae Genetica*.— 2005.— Vol. 54, №2.— P. 59.
8. Anastassova-Kristeva M., Nicoloff H. Nucleolus organizing regions and nucleoli formation in *Allium odorum* L. // *Biologisches Zentralblatt*.— 1978.— bd. 97, №1.— P. 83–89.
9. Butorina A.K., Evstratov N. The first detected case of amitosis in pine // *Forest genetics*.— 1996.— Vol. 3, №3.— P. 137–139.
10. Lima-de-Faria A. The chromosome field. I. Prediction of the location of ribosomal cistrons // *Hereditas*.— 1976.— №83.— P. 1–22.
11. Teoh S.B., Rees H. Nuclear DNA amounts in populations of *Picea* and *Pinus* species // *Heredity*.— 1976.— Vol. 36, №1.— P. 123–137.

Резюме

Дифференциация болотных и суходольных популяций видов *Pinaceae* (Spreng. Ex F. Rudolphi), установленная по кариотипическим признакам, обусловлена различным характером микроэволюционных процессов в контрастных условиях произрастания древостоев на болотах различных типов водно-минерального пи-

тания и на суходолах. Формирующие болотные и суходольные популяции виды *Pinaceae* являются диплоидами ($2n = 2x = 24$). В болотных популяциях хвойных распространена миксплоидия. Отличительной особенностью кариотипов деревьев из болотных популяций *Pinaceae*, по сравнению с суходольными, является увеличение числа вторичных перетяжек в хромосомах и количества ядрышек в интерфазных ядрах, что связано с активизацией ядрышковых организаторов и перестройками нуклеолярных районов хромосом. Болотные популяции хвойных, по сравнению с суходольными, характеризуются широким спектром хромосомных мутаций и патологий митоза.

Karyological differentiation of bog and dry valley populations of *Pinaceae* is due to differences of microevolutional process in forest stands in contrast environmental condition of bogs and dry valleys. Diploid chromosomal sets of dry valley populations of *Pinaceae* species are equal to $2n = 2x = 24$. In bog populations of conifers mixploidy is usual. The main feature of karyotypes of trees from bog populations of *Pinaceae*, in compare with dry valley ones, is increasing of number of secondary constrictions in chromosomes and number of nucleoli in interphase nuclei, connected with activity of nucleolar organization regions and mutations of nucleolar regions of chromosomes. Bog populations of conifers, in compare with dry valley ones, are characterized by wide spectrum of chromosomal anomalies and pathologies of mitosis.

СЕРГА С.В., КОЗЕРЕЦКАЯ И.А.

Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко,
пр. Глушкова, 2, г. Киев, 03022, Украина; E-mail: kozeri@gmail.com

УРОВЕНЬ ИНФИЦИРОВАННОСТИ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДРОЗОФИЛИД КИЕВА ВНУТРИКЛЕТОЧНОЙ БАКТЕРИЕЙ *WOLBACHIA*

Wolbachia является известным и широко распространенным симбионтом беспозвоночных. Она инфицирует по разным данным от 60 до 80% видов насекомых, изопод и нематод [1, 2]. Среди дрозифилид *Wolbachia* встречается у довольно большого количества видов: она идентифицирована у 23 видов подрода *Sophophora* (из протестированных 86; 27%) и у 4 видов подрода *Drosophila* (из протестированных 143; 3%) [3]. Бактерия способна вызывать модификации полового размножения беспозвоночных, такие как цитоплазматическая несовместимость, андроцид, переход к партеногенезу и феминизацию [4]. При этом характер взаимодействия с организмом-хозяином зависит как от самого вида-хозяина, так и от штамма бактерии. Известны штаммы *Wolbachia*, которые модификации полового размножения не вызывают и никаких других фенотипических эффектов для них не описано [5]. У дрозифилид бактерия вызывает высокий или низкий уровень цитоплазматической несовместимости [6], либо инфицированность бактерией к модификациям полового размножения не приводит [5].

Wolbachia широко распространена в природных популяциях и лабораторных линиях дрозофилид [3, 5, 6]. Так, бактерия обнаружена в 28,9% линий *Drosophila melanogaster* из BDSC [7], но, возможно, она инфицирует намного большее число линий, так как большинство лабораторных линий на её наличие не тестировались. Распространение *Wolbachia* в природных популяциях дрозофилид чрезвычайно широко: она описана в популяциях дрозофилид Африки, Южной и Северной Америк, Австралии, Евразии и Японии [3, 5, 8]. Бактерия была обнаружена также и в природных популяциях дрозофилид Украины [9, 11].

Уровень инфицированности *Wolbachia* в природных популяциях дрозофилид варьирует от 2 до 100% [6, 10, 11]. При этом частота инфицированности одинаково вариабельна в популяциях всех континентов и может значительно различаться в популяциях одного континента. Также не зафиксировано корреляции между данным показателем и широтой и долготой обитания природной популяции, кроме работы *Hoffmann et al.*, где показана высокая частота встречаемости *Wolbachia* в природных популяциях севера Австралии и низкая в южных регионах [6]. Но в работах других авторов по исследованию природных популяций других локалитетов такой зависимости не показано [10, 11]. Уровень инфицированности различается у различных штаммов бактерии. Так, для штамма wMel, который инфицирует *D. melanogaster* и вызывает только низкий уровень цитоплазматической несовместимости, он составляет от 15 до 100% [11], тогда как для штамма wRi, который вызывает высокий уровень цитоплазматической несовместимости и инфицирует *Drosophila simulans*, он в целом выше и составляет 80–100 [8, 10].

В работе произведен анализ уровня инфицированности внутриклеточной бактерией *Wolbachia* природной популяции дрозофилид Киева сборов трех лет, в которой ранее такой анализ не проводился.

Материалы и методы

Место сбора дрозофилид. Выборки из природных популяций дрозофилид были собраны в летние сезоны (август — сентябрь) 2007, 2008 и 2009 годов в Киеве на территории фруктового сада Феофания. Место сбора характеризуется значительной плотностью популяции плодовых мушек в период сбора. Отлов дрозофилид производился как непосредственно на упавших подгнивших фруктах, так и с использованием приманок. Следует также отметить, что это природная популяция, с которой в 40–80 гг. работали Гершензон и соавторы [12].

Выделение ДНК. ДНК выделяли из потомства первого поколения индивидуальных самок, собранных в природе. Для этого брали 10 особей из потомства каждой самки отдельно. Выделение проводили с использованием QIAamp DNA Micro Kit (“Qiagen”).

Параметры ПЦР. Наличие бактерии в препаратах ДНК определяли с использованием праймеров, которые специфичны к высококонсервативному фрагменту гена 16s рПНК *Wolbachia* длиной 438 п. о. (5'-CAT ACC TAT TCG AAG GGA TAG, 5'-AGC TTC GAG TGA AAC CAA TTC). ПЦР проводили

по схеме: 3 минуты при температуре 94°C, 30 циклов, состоящих из 30 с при 94 °С, 45 с при 55 °С, 60 с при 72 °С, и 7 минут при 72 °С. Реакция проводилась в смеси 20 мкл (2 мкл ДНК, 4 мкл ПЦР буфера, 2 мкл MgCl₂, 2 мкл 2,5 мМ dNTP, 2 мкл 20 мМ праймеров, 0,25 Taq, 8 мкл воды), которая была приготовлена для всех проб вместе, а уже потом добавлялась ДНК. В качестве положительного контроля использовали ДНК из природной популяции *D. melanogaster* Умани, где диагностировано присутствие бактерии [9], для негативного контроля использовалась ДНК лабораторной линии дикого типа *Drosophila virilis*, не содержащей представителей искомого эндосимбионта.

Результаты и обсуждение

В работе произведено тестирование потомства первого поколения 10 самок сбора 2007 года, 30 самок сбора 2008 года и 30 самок сбора 2009 года на наличие *Wolbachia*. Частоты инфицированности дрозофилид бактерией из природной популяции Киева приведены на рис. для сборов трех лет.

Уровень инфицированности бактерией в сборах трех лет является высоким и его колебания не значительны. Хотелось бы отметить в этой связи, что сборы дрозофилид проводились в конце летнего сезона и полученные данные касаются именно этого периода. Возможно, в начале и середине сезона уровень инфицированности будет характеризоваться иными показателями. В то же время следует отметить, что в работе *Hoffmann et al.* рассматривается временная динамика уровня инфицированности на протяжении года в природных популяциях *D. melanogaster* Австралии и не отмечается какой-либо зависимости данного показателя от времени года. Он зафиксировал самый низкий и самый высокий уровень инфицированности в разные сезоны в различных популяциях Австралии [6]. Исходя из этого, можно принять полученные уровни инфицированности, как характерные для данной популяции дрозофилид вообще.

Установленные нами уровни инфицированности указанным эндосимбиотном значительно отличаются от таковых, приводимых Илинским Ю.Ю. и Захаровым И.К. для природных популяций *D. melanogaster* Евразии. Они указывают на то, что в природных популяциях Украины, так же как и Белоруссии и Молдавии, наблюдается низкий, в сравнении с другими иссле-

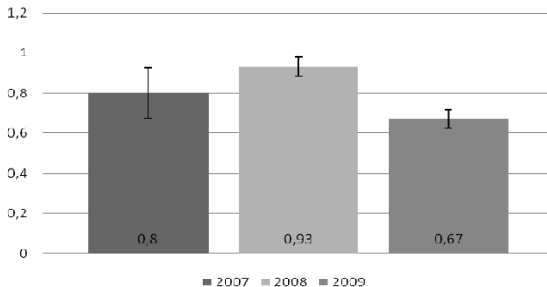


Рис. Результаты анализа уровня инфицированности *Wolbachia* природной популяции дрозофилид г. Киева

Статус инфицированности *Wolbachia* в природных популяциях *D. melanogaster* Украины за период с 1974 по 2005 г (по Илинский Ю.Ю., Захаров И.К., 2007)

Регион, популяции и год сбора	Линии без <i>Wolbachia</i>	Линии с <i>Wolbachia</i>	Число обследованных линий
Украина, Умань, 1984	11	4	15
Украина, Умань, 1987	6	5	11
Украина, Умань, 1988	10	2	12
Украина, Умань, 1989	4	4	8
Украина, Умань, 1990	15	12	27
Украина, Умань, 1991	9	9	18
Украина, Умань, 1993	14	3	17
Украина, Умань, 2003	6	14	20
Украина, Звенигородка, 2003	12	8	20
Украина, Никополь, 2003	15	6	21
Украина, Умань, 2004	17	3	20
Украина, Крым — Ялта, 2005	35	11	46

дованными ими популяциями, уровень инфицированности, который составляет в среднем 39% (табл.) [11]. В то же время *Ballard* в работе посвященной природным популяциям *D. simulans* отмечает высокий уровень инфицированности *Wolbachia* природных популяций данного вида из Украины, который составляет около 90% [10]. Данный результат совпадает с нашим в сборах 2008 и 2007 годов, но в 2009 году частота собранных инфицированных особей статистически достоверно была ниже.

Выводы

В природной популяции дрозофилид Киева наблюдается высокий уровень инфицированности внутриклеточной бактерией *Wolbachia*, который составляет $80 \pm 12,7$, $93 \pm 4,5$ и $67 \pm 4,5$ % в сборах 2007, 2008 и 2009 годов соответственно.

Литература

1. Горячева И.И. Бактерии рода *Wolbachia* — репродуктивные паразиты членистоногих // Успех. совр. биол.— 2004.— Т.124.— №3.— С. 246–259.
2. Hilgenboecker K., Hammerstein P., Schlattmann P., Telschow A., Werren J.H. How many species are infected with *Wolbachia*?—A statistical analysis of current data // FEMS Microbiol Lett.— 2008.— V.281.— P. 215–220.
3. Mateos M., Castrezana S.J., Nankivell B.J., Estes A.M., Markow T.A., Moran N.A. Heritable Endosymbionts of *Drosophila* // Genetics.— 2006.— Vol.174.— P. 363–376.
4. Werren J. H. Biology of *Wolbachia* // Annu. Rev. Entomol.— 1997.— Vol.42.— P. 587–609.
5. Hoffmann A. A., Clancy D. and Duncan J. Naturally-occurring *Wolbachia* infection in *Drosophila simulans* that does not cause cytoplasmic incompatibility // Heredity.— 1996.— Vol.76.— P. 1–8.

6. *Hoffman A.A., Hercus M., Dagher H.* Population dynamics of the *Wolbachia* infection causing cytoplasmic incompatibility in *Drosophila melanogaster* // *Genetics*.— 1998.— V.148.— P. 221–231.

7. *Clark M.E., Anderson C.L., Candler J. et al.* Widespread prevalence of *Wolbachia* in laboratory stocks and the implications for *Drosophila* research // *Genetics*.— 2005.— V.170.— P. 1667–1675.

8. *Weeks A.R., Turelli M., Harcombe W.R., Reynolds K.T., Hoffmann A.A.* From parasite to mutualist: Rapid evolution of *Wolbachia* in natural populations of *Drosophila* // *PLoS Biol.*— 2007.— 5(5): e114. doi:10.1371/journal.pbio.0050114.

9. *Серга С.В., Проценко А.В., Жук О.В., Козерецкая И.А.* *Wolbachia* sp. и соотношение полов в природных популяциях *Drosophila melanogaster* Украины // *Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології*: Зб. наук. пр. / Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І.Вавилова.— К.: Логос, 2007.— Т.1.— С. 304–308.

10. *Ballard J. W.O.* Sequential Evolution of a Symbiont Inferred From the Host: *Wolbachia* and *Drosophila simulans* // *Mol. Biol. Evol.*— 2004.— 21(3).— P. 428–442.

11. *Илинский Ю.Ю., Захаров И.К.* Эндосимбионт *Wolbachia* в Евразийских популяциях *Drosophila melanogaster* // *Генетика*.— 2007.— Т.43, №7.— С. 905–915.

12. *Гершензон С.М.* Аналитический обзор исследований по популяционной генетике, проведенных в Национальной академии наук Украины.— Киев.— 1996.— 72 с.

Резюме

В работе произведен анализ уровня инфицированности природной популяции дрозофилид Киева в сборах трех лет. Анализ проводился методом ПЦР с использованием специфических праймеров. Результаты показали высокий уровень инфицированности исследуемой популяции в течении периода исследования.

У роботі здійснено аналіз рівня інфікованості природної популяції дрозофілід Києва у зборах трьох років. Аналіз проводився методом ПЛР з використанням специфічних праймерів. Результати показали високий рівень інфікованості досліджуваної популяції на протязі періоду досліджень.

The work presents the results of an analysis of the infection rate in a natural drosophilid population from Kyiv based on samples collected during three years. The analysis employed PCR using specific primers. The results demonstrate a high level of infection of the investigated population during the whole period of the study.

СИГИДИНЕНКО Л.И., КИРПИЧЕВА И.В.

*Луганский национальный аграрный университет,
Украина, 91008, г. Луганск, ЛНАУ, e-mail: kirinopsis@rambler.ru*

ЭКОТИП LUGANSK (LUG0) АРАБИДОПСИСА ТАЛЯ

В настоящее время в таких мировых центрах по сохранению коллекций арабидопсиса как Nottingham Arabidopsis Stock Center (NASC, UK); American Biological Resource Center (ABRC, USA); Sendai Arabidopsis Seed Stock Center (SASSC, Japan) поддерживается множество экотипов (географических рас) арабидопсиса Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.). Экотипы называют по городам или географическим пунктам, где они найдены (Landsberg, Dijon,

Enkhaim, Columbia и др.). В большинстве случаев морфологических различий между ними нет.

Весной 2005 г. в Станично-Луганском районе Луганской области была найдена популяция растений *A. thaliana*, названная экотипом Lugansk (Lug0). Однако внешне растения этой популяции отличались от растений дикого типа (WT) (экотипа Landsberg, Columbia и др.), так что даже возникли определенные сомнения в видовой принадлежности этих растений.

Настоящая работа посвящена установлению видовой принадлежности найденных растений и изучению их морфологических особенностей.

Материалы и методы

В исследованиях использованы экотип Landsberg (La0) и мутантная линия *gll-1*, семена которых получены нами из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Center, NASC) [1], а также растения экотипа Lugansk. Исследования проводили на гербарном материале и в лаборатории светокультуры Луганского НАУ. Растения выращивали по известной методике [2].

Результаты и обсуждение

Примерно половина растений Луганской популяции *A. thaliana* в сравнении с обычными растениями WT имела жесткий (“эректоидный”) стебель, а также сильное опушение. Эти растения более ксероморфные, чем Landsberg. Нами также было замечено, что переход к цветению у растений Lug0 сильно затягивается в обычных условиях культивирования. При культивировании в лаборатории светокультуры яровые растения WT *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., относящиеся к сем. *Brassicaceae*, зацветают на второй месяц после посева семян. Растения Lug0 обычно зацветали на третий месяц. Иногда переход к цветению затягивался от трех месяцев до полугода. У части растений (~10%) вообще не наступал период цветения.

При определении видовой принадлежности нужно использовать не только морфологические различия, но и генетический критерий вида — скрещиваемость-нескрещиваемость, отсутствие или наличие репродуктивной изоляции между спорными таксонами. По этому поводу Майр Э. [3] отмечал, что “степень морфологических различий совершенно бесполезна в качестве мерила при определении видового статуса, если она не используется в сочетании с такими биологическими критериями, как популяционная принадлежность, скрещиваемость и репродуктивная изоляция”. Линней К. привел перечень признаков, которые мало пригодны в качестве видоспецифических. По Линнею: “В высшей степени изменчивыми и редко постоянными являются окраска, запах, вкус, волосистость, курчавость, махровость, уродство”. “Опушение — маловажное отличие,.. поэтому к опушению и колочкам без крайней необходимости прибегать не следует” [4].

В этой связи для определения видовой принадлежности Lugansk было проведено скрещивание в следующей комбинации ♀*gll-1* × ♂Lug0. Описание линий, использованных для скрещивания, представлено в таблице.

Характеристика линий, использованных для скрещивания

Линия	Название	Фенотип
<i>gll-1</i>	<i>Glabra</i>	Волоски на розеточных листьях и стеблях отсутствуют
Lug0	Lugansk	Растения покрыты волосками, причём на розеточных листьях преимущественно разветвлённые волоски

Генотип P_1 — *gll-1gll-1*, генотип P_2 — *GL1GL1*. Генотип F_1 от скрещивания родительских линий *GL1gll-1*. В F_1 наблюдалось полное доминирование признаков нормального или дикого типа (*gll-1 < GL1*): растения были покрыты волосками, причём розеточные листья преимущественно разветвлёнными. В F_2 расщепление происходит по моногибридной схеме 3:1. Из выборки в количестве 196 растений F_2 доля особей, гомозиготных по аллели *gll-1*, составляет 49 растений, то есть $\sim 1/4$ (25%).

Схема скрещивания

P	♀ <i>gll-1gll-1</i>	×	♂ <i>GL1GL1</i>
	голые растения		опушенные растения
F_1	<i>GL1gll-1</i>		
	опушенные растения		
F_2	3 <i>GL1- :</i>		1 <i>gll-1gll-1</i>
	опушенные растения		голые растения

Гипотеза о расщеплении в отношении 3:1 в F_2 не отвергается ($\chi^2 = 2,77$, $\chi^2_{st} = \{3,8-6,6-10,8\}$, $\chi^2 < \chi^2_{st}$ ($0,05 < p$)). Генетический критерий вида свидетельствует, что экотип Lugansk несомненно относится к *A. thaliana*.

Растения линии *gll-1* практически голые, только на стеблевых листьях имеются отдельные трихомы. Розеточные листья растений линии Lugansk сильно опушены преимущественно разветвлёнными волосками с примесью простых.

В исходной популяции экотипа Lugansk были обнаружены растения двух типов. Встречались растения с эректоидным стеблем и зубчатыми краями листьев (их насчитывалось $\sim 50\%$). Найдены также растения с полегающим стеблем и цельной листовой пластинкой. Эти различия объясняются генетическим полиморфизмом в исходной популяции. В дальнейшем был сделан отбор растений с эректоидным стеблем и зубчатыми краями листьев. Отбор был сделан с целью получения необычной линии, поскольку в существующих коллекциях мировых научных центров отсутствуют экотипы с аналогичным фенотипом.

Характерной морфологической особенностью экотипа Lugansk, отличающей его от других экотипов, является эректоидный стебель. Растения

не лежат даже при высоте ~30 см. У розеточных листьев экотипа Lug0 верхушка тупая, основание клиновидное, форма листовой пластинки розеточных листьев овальная, так же как и у экотипа La0 (длина превышает ширину в 1,5–2 раза) [5].

Растения Lugansk значительно сильнее опушены, чем Landsberg. Как ранее отмечалось, опушение листьев представлено преимущественно разветвленными волосками с примесью простых.

Важной отличительной особенностью изучаемого экотипа являются края листовых пластинок. У розеточных листьев края пластинок зубчатые и волнистые. Края листовых пластинок стеблевых листьев так же зубчатые.

Обнаружение экотипа Lug0 с нехарактерными для *A. thaliana* особенностями подтверждает представления Н.И. Вавилова о виде как о системе, включающей нередко огромное количество форм [6, 7]. Для вскрытия генетического полиморфизма видов он предлагал использовать исследование естественных популяций (что сделано в настоящей работе) и мутагенез. Рассмотрение мутаций *A. thaliana* выходят за рамки настоящей статьи.

Выводы

1. Экотип Lugansk (Lug0) несомненно относится к *A. thaliana*, поскольку свободно скрещивается с линией *g11-1*, дает плодовитое потомство с расщеплением в F_2 в отношении 3:1.

2. Экотип Lugansk отличается от многих других экотипов *A. thaliana*, поддерживаемых в мировых центрах арабидопсиса, эректоидным стеблем, зубчатыми краями листьев, более плотным опушением, поздним переходом к цветению.

Литература

1. *Seed List*. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre.— Nottingham: The University of Nottingham, 1994.— 147 p.
2. Соколов И.Д., Шеліхов П.В., Соколова Т.І. та інші. Генетика. Практикум.— Київ: Арістей, 2003.— 176 с.
3. Майр Э. Популяции, виды и эволюция.— М.: Мир, 1974.— 460 с.
4. Линней К. Философия ботаники.— М.: Наука, 1989.— 456 с.
5. Жуковский П. М. Ботаника.— М.: Колос, 1982.— 623 с.
6. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система.— Л.: Наука, 1967.— С. 91.

Резюме

Экотип Lugansk (Lug0) арабидопсиса Таля отличается от многих других экотипов этого вида, поддерживаемых в мировых центрах арабидопсиса, эректоидным стеблем, зубчатыми краями листьев, более плотным опушением, поздним переходом к цветению.

Екотип Lugansk (Lug0) арабидопсису Таля відрізняється від більшості інших екотипів цього виду, які підтримуються у всесвітніх центрах арабидопсису, еректоїдним стеблем, зубчатыми краями листя, щільнішим опушенням, пізнім переходом до цвітіння.

The ecotype of Lugansk (Lug0) of *Arabidopsis thaliana* differs from many other ecotypes of this species, supported in the world centers of *A. thaliana*, erecta stem, dentatus margins of leaves, more dense trichomes covering, late passing to flowering.

СКАЖЕННИК М.А., ВОРОБЬЕВ Н.В., КОВАЛЕВ В.С., ПШЕНИЦЫНА Т.С.
*Всероссийский научно-исследовательский институт риса
Россия, 350921, Краснодар, н/о Белозерное, arrr-kub@mail.ru*

ОЦЕНКА СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА РИСА НА ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ

Рис в России возделывается в самой северной зоне рисосеяния, поэтому культивируются сорта среднеспелые и скороспелые с длиной вегетационного периода 110–120 дней. Однако и эти сорта при ранних посевах нередко подвергаются воздействию холода в период получения всходов, что ведет к изреживанию посевов, к снижению урожая зерна. В связи с этим в институте проводится селекция по созданию более холодостойких сортов. В основе повышенной холодостойкости лежат биохимические механизмы, связанные с повышенным накоплением в зародышах нуклеиновых кислот, белков, сахаров и других важнейших соединений, обеспечивающих в период прорастания семян высокий уровень обмена веществ в их тканях [1, 2]. О более высокой холодостойкости судят по скорости их прорастания при температуре 14 °С и длине coleoptily у проростков. В лаборатории физиологии и биохимии разработан специальный метод определения холодостойкости, позволяющий ежегодно оценивать 400–700 селекционных образцов на данное свойство.

В институте создан ряд относительно холодостойких сортов — Лиман, Регул, Лидер, Северный, занимающих значительные площади на производственных посевах. Они позволяют начать сев риса в более ранние сроки сева, а уборку их посевов завершить до наступления осенней неблагоприятной погоды.

Цель исследования

Оценка новых сортообразцов на холодостойкость по скорости их прорастания при температуре 14 °С и длине coleoptily у проростков и совершенствование методики оценки образцов риса на устойчивость к пониженной температуре в фазе прорастания семян для выделения форм, обеспечивающих получение хороших всходов при посеве риса в ранние сроки.

Материалы и методы

В качестве объектов исследования использовали сортообразцы из селекционного, контрольного питомников и конкурсного сортоиспытания ВНИИ риса. Оценка образцов риса на холодостойкость в фазу прорастания семян проводилась с использованием двух показателей: скорости прорастания семян и интенсивности роста проростков при пониженной температуре +14 °С [3]. В лабораторных условиях изучалась связь показателей силы роста семян сортообразцов риса с массой проростков при пониженной температуре для совершенствования методики оценки на этот признак.

Результаты и обсуждение

При селекции риса на холодостойкость значение имеет массовая оценка селекционного материала на этот неблагоприятный фактор среды, ежегодно

Результаты оценки образцов риса на холодостойкость

Классификация образцов по холодостойкости	Количество образцов, шт.
Устойчивые	24
Среднеустойчивые	153
Неустойчивые	521
ИТОГО	698

проводимая в лаборатории физиологии и биохимии. В 2008–2009 гг. лабораторным методом проанализировано 698 образцов селекции ВНИИ риса. Из них выделено 24 устойчивых и 153 среднеустойчивых образцов (табл. 1).

Как отмечалось, для определения холодостойкости сортов и селекционных образцов во ВНИИ риса разработан простой и надежный лабораторный способ — по скорости роста проростков. При этом семена риса проращиваются на увлажненной фильтровальной бумаге в термостате при температуре 14 °С. Фиксируется средняя скорость наклевывания семян (по Пиперу), которая зависит от химического состава зерновок, особенностей структуры их покровных оболочек и других факторов, мало связанных с холодостойкостью сортов. Для совершенствования методики оценки дополнительно исследовалась биомасса проростков риса. На 18 сутки опыт завершается и определяется скорость образования биомассы проростков по формуле:

$$C = \frac{W}{18 - t_1},$$

где С — скорость образования биомассы проростков, мг/сутки; W — сырая масса 100 проростков на 18 сутки опыта; t_1 — время наклевывания семян, сутки.

Некоторые показатели силы роста семян одиннадцати российских сортообразцов риса представлены в табл. 2. Как видно, наряду со скоростью прорастания тесную связь с величиной проростка имеет его масса и скорость её образования.

Коэффициент корреляции между массой проростков, полученных в лабораторных условиях в день окончания опыта, и соответствующей им величиной проростка, составил $0,80 \pm 0,20$, а со скоростью образования биомассы он составил $0,74 \pm 0,22$. Отсюда следует, что эти показатели позволяют проводить объективную оценку образцов риса на холодостойкость.

Выводы

1. Установлена связь показателей силы роста семян сортообразцов риса с массой проростков и скоростью её образования при пониженной температуре, что позволяет совершенствовать методику оценки к этому стрессовому фактору.

Таблица 2

Показатели силы роста семян сортобразцов риса и их связь с холодостойкостью

Образец	Величина проростка на 15 суток, см	Скорость прорастания в сутках	Скорость роста в сутках	Масса 100 шт. проростков, мг	Скорость образования биомассы проростков, мг/сутки	Балл холодостойкости
2018	0,50	5,64	12,4	785	63,3	4
2072	0,41	5,87	12,1	720	59,5	4
2118	0,42	6,50	11,5	645	56,1	4
2121	0,41	6,08	11,9	850	71,4	4
2998	0,43	6,12	11,9	545	45,8	4
3691	0,42	6,44	11,6	765	65,9	4
4246	0,46	6,08	11,9	845	71,0	4
2176	0,43	5,84	12,2	645	52,3	4
2613	0,60	4,64	13,4	1245	92,9	5
2828	0,59	5,09	12,9	955	74,0	5
3776	0,56	5,84	12,2	925	75,8	5
Коэфф. корр. величины проростка с посевными свойствами		-0,84±0,18	0,84±0,18	0,80±0,20	0,74±0,22	—

2. Оценка селекционного материала на холодостойкость по скорости их прорастания при температуре 14 °С и длине coleoptilia у проростков позволяет отобрать наиболее перспективные формы на этот признак.

Литература

1. Воробьев Н.В. Физиология прорастания семян риса. Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук.— М. ТСХА., 1986.— 31 с.
2. Воробьев Н.В. Физиологические основы прорастания семян риса и пути повышения их всхожести / Н.В. Воробьев.— Краснодар, 2003.— 76 с.
3. Скаженник М.А. Методы физиологических исследований в рисоводстве / М.А. Скаженник, Н.В. Воробьев, О.А. Досеева.— Краснодар, 2009.— 24 с.

Резюме

Оценка образцов риса на холодостойкость по скорости их прорастания, интенсивности роста проростков и их массе позволяет отобрать наиболее перспективные формы на этот признак.

Estimation of rice samples for cold tolerance by speed of their germination, intensity of sprouts growth and their mass allows to select the most perspective forms for this trait.

СОКОЛОВСЬКА-СЕРГІЄНКО О.Г., КІРІЗІЙ Д.А., КРУПА Н.М.

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,

Україна, 03022, Київ, вул. Васильківська, 31/17, e-mail: monitor@ifrg.kiev.ua

ГЕНОТИПНІ ВІДМІННОСТІ РЕАКЦІЇ НА ПОСУХУ СО₂-ГАЗООБМІНУ РОСЛИН ПШЕНИЦІ, КОНТРАСТНИХ ЗА ПРОДУКТИВНІСТЮ

У процесі фотосинтезу створюється 90–95% органічної маси рослин. Інгібування фотосинтезу в умовах посухи є важливим чинником зниження продуктивності та втрат врожаю сільськогосподарських культур [1]. Пригнічення асиміляції СО₂ при помірній посузі обумовлюється частковим змиканням продихів [2]. Більш жорстка та тривала посуха призводить до суттєвих порушень фотосинтетичного метаболізму, непродихового лімітування фотосинтезу, обумовленого в першу чергу окиснювальним стресом [5]. Реакції рослинного організму, які забезпечують його стійкість до посухи, різноманітні і не однаково проявляються у різних сортів пшениці [2]. У зв'язку з цим метою нашої роботи було вивчити дію ґрунтової посухи на водний режим, фотосинтетичний СО₂-газообмін та зернову продуктивність у двох сортів озимої пшениці, різних за продуктивністю.

Матеріали та методи

Об'єктами досліджень слугували сорти озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) різної продуктивності: високопродуктивний сорт Фаворитка та менш продуктивний — Миронівська 808. Рослини після зимівлі вирощували у посудинах Вагнера, які вміщували 10 кг ґрунту, удобреного НРК (по 2 г діючої речовини на посудину). Вологість ґрунту підтримували на рівні 60% повної вологоємності. У фазу колосіння — початок цвітіння припиняли полив рослин в посудинах дослідного варіанта. Через дві доби вологість ґрунту у посудинах знизилась до 30% і підтримувалась дозованим поливом на цьому рівні. На 10-у добу після початку експерименту відновлювали полив дослідних рослин до рівня контрольних (60% ПВ). Протягом періоду посухи та на наступний день і через тиждень після відновлення поливу визначали параметри водного режиму і СО₂-газообміну прапорцевого листка.

Водний дефіцит визначали за стандартною методикою [4]. Вимірювання інтенсивності фотосинтезу і фотодихання невідокремлених від рослини прапорцевих листків проводили за допомогою інфрачервоного газоаналізатора ГІАМ-5М, транспірації — термоелектричним мікропсихрометром при температурі 25 °С та інтенсивності ФАР 400 Вт/м². Джерелом світла була лампа розжарювання типу КГ-2000 з водяним фільтром. Показники газообміну та листову провідність для СО₂ розраховували згідно зі стандартною методикою [3]. Інтенсивність фотодихання оцінювали за максимумом виділення СО₂ в перші 60 с після затемнення листка. Повторність визначення вмісту води і водного дефіциту була десятикратна, параметрів газообміну — чотирикратна. Дані оброблені статистично.

Результати та обговорення

Зниження вологості ґрунту до 30% ПВ на 2-у добу після припинення поливу не викликало суттєвих змін водного дефіциту листків в обох досліджуваних сортів (рис. 1, А). У подальшому обмеження поливу призводило до поступового збільшення водного дефіциту: на 4-у добу посухи водний дефіцит зріс в 2 рази у Миронівської 808 та 1,5 рази у Фаворитки в порівнянні з контрольними варіантами. На 9-у добу після припинення поливу водний дефіцит зріс у 4,3 рази у Миронівської 808 і у 3 рази — у Фаворитки.

Інтенсивність фотосинтезу прапорцевих листків (рис. 1, Б) протягом досліджуваного періоду в оптимальних умовах вологозабезпечення у високопродуктивного сорту Фаворитка була в середньому на 36% вищою, ніж у Миронівської 808. Із наростанням посухи цей показник стрімко зменшувався в рослин обох сортів, але у Фаворитки все ж залишався вищим, ніж у Миронівської 808. Так, на 7-у добу ґрунтової посухи інтенсивність видимого фотосинтезу у Фаворитки зменшилась на 67%, а у Миронівської 808 — на 87% в порівнянні з контролем. Зі збільшенням тривалості посухи практично повністю інгібувалася асиміляція CO_2 у Миронівської 808, а у Фаворитки ще спостерігалася деяка активність цього процесу. Відновлення інтенсивності фотосинтезу після поновлення поливу у Фаворитки було швидшим і повнішим, ніж у Миронівської 808.

Сорт Фаворитка в оптимальних умовах вологозабезпечення характеризувався вищою листковою провідністю, ніж сорт Миронівська 808 (рис. 2, А). Одним із перших лімітуючих чинників зниження фотосинтезу в умовах ґрунтової посухи є закриття продихів, що відбивається у зменшенні листкової провідності. Ґрунтова посуха призводила до зниження продихової провідності прапорцевого листка в обох сортів, дещо більшого у Миронівської 808. Після поновлення поливу у дослідних рослин сорту Фаворитка відновлення листкової провідності було швидшим і повнішим, в той час як у Миронівської 808 листкова провідність відновилася лише на 75 %.

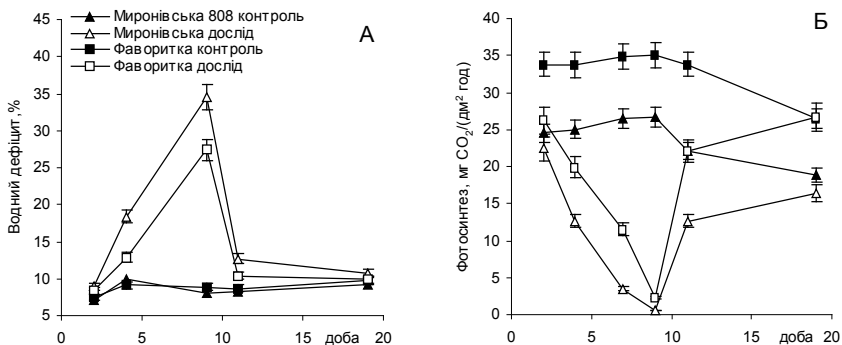


Рис. 1. Вплив ґрунтової посухи на водний дефіцит (А) та інтенсивність фотосинтезу (Б) прапорцевого листка рослин озимої пшениці

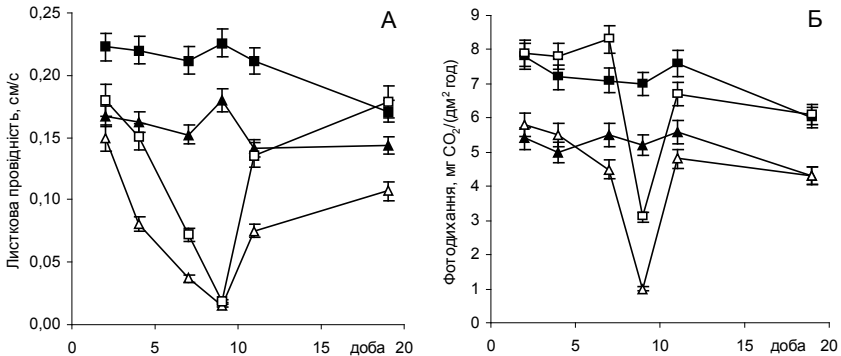


Рис. 2. Листкова провідність (А) та інтенсивність фотодихання (Б) прапорцевого листка рослин озимої пшениці різної продуктивності в умовах ґрунтової посухи та поновлення поливу

Інтенсивність фотодихання на початку ґрунтової посухи у вивчених сортів дещо зростала (рис. 2, Б). Але на 7 добу після припинення поливу у дослідних рослин Миронівської 808 інтенсивність фотодихання знизилася на 20% від контрольного варіанта, а у Фаворитки фотодихання продовжувало зростати. Тривала посуха (9-а доба) пригнічувала фотодихання в обох сортах: у Миронівської 808 — на 80%, у Фаворитки — на 56% в порівнянні з контрольними варіантами. Після відновлення поливу інтенсивність фотодихання прапорцевих листків у рослин дослідних варіантів обох сортів досягла контрольних показників.

Причиною інгібування фотосинтезу на початкових етапах посухи вважається зниження продишової провідності. Це зниження обумовлене дією АБК, що надходить по ксилемі з током води із кореня. Також зменшення швидкості асиміляції CO_2 при недостатньому вологозабезпеченні може викликатися непродиховим лімітуванням, за рахунок зниження швидкості регенерації РБФ у циклі Кальвіна, ефективності карбоксилювання, активності і кількості РБФК/О [2]. Показано, що зменшення синтезу РБФ обумовлене дефіцитом АТФ внаслідок зниження активності АТФ-ази. Зниження швидкості асиміляції CO_2 у рослин за умов м'якої і помірної посухи супроводжується посиленням фотодихання. Цей процес на початкових етапах розвитку посухи може сприяти утилізації надлишку відновлювальних еквівалентів у хлоропластах, запобігаючи фотоінгібуванню фотосинтетичного апарату на яскравому світлі.

У таблиці наведені дані про структуру продуктивності головного пагона рослин озимої пшениці досліджуваних сортів. В оптимальних умовах вологозабезпечення сорт Фаворитка характеризувалася вищими показниками усіх компонентів врожаю. Ґрунтова посуха зменшувала як вегетативну масу, так і зернову продуктивність дослідних рослин обох сортів, однак більше у сорту Миронівська 808. Маса зерна з колоса головного пагона зменшилася у

Структура продуктивності головного пагона сортів озимої пшениці в умовах ґрунтової посухи ($K_{\text{госп}}$ — показник господарської ефективності)

Варіанти	Маса, г			Кількість зерен у колосі, шт.	$K_{\text{госп}}$, %
	цілого пагона	зерна	1000 зерен		
Миронівська 808 контроль	3,9±0,04	1,75±0,07	49,3±0,09	36±0,9	44,9±0,5
Миронівська 808 дослід	2,8±0,05	1,20±0,05	35,5±0,06	34±0,6	42,9±0,6
Фаворитка контроль	4,38±0,03	2,23±0,08	50,0±0,18	45±0,7	50,9±0,7
Фаворитка дослід	3,76±0,03	2,03±0,12	44,5±0,82	46±0,6	54,0±0,8

дослідних варіантах Фаворитки на 9%, а у Миронівській 808 — на 31% порівнюючи з контрольними варіантами. У Миронівській 808 також спостерігалася тенденція до зниження озерненості, а у Фаворитки — ні. Тобто, зменшення зернової продуктивності в досліджуваних сортів було пов'язане, в основному, із зниженням маси зерна в колосі.

Висновки

Одержані дані свідчать, що високопродуктивний сорт Фаворитка в умовах ґрунтової посухи має нижчий водний дефіцит прапорцевих листків, ніж менш продуктивний сорт Миронівська 808. За оптимальних умов вологозабезпечення перший сорт характеризується більшою інтенсивністю CO_2 -газообміну та вищою продиховою провідністю, ніж другий. Нестача вологи пригнічувала фотосинтетичну асиміляцію CO_2 у досліджених сортів, проте в меншому ступені у сорту Фаворитка. Відновлення цих показників після поновлення поливу відбувалося швидше у сорту Фаворитка. Це свідчить, що рослини цього сорту в умовах помірної посухи здатні краще оптимізувати параметри водного режиму і підтримувати вищу активність фотосинтетичного апарату. У сорту Фаворитка в умовах посухи спостерігалась вища інтенсивність фотодихання, що сприяло кращому збереженню фотосинтетичного апарату рослин за дії стресора і уможливило швидше і повніше відновлення асиміляції CO_2 після поновлення поливу. Це забезпечило повнішу реалізацію потенціалу зернової продуктивності рослин сорту Фаворитка, ніж у сорту Миронівська 808.

Література

1. Морзун В.В., Киризий Д.А., Шадчина Т.М. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата // Физиология и биохимия культ. растений.— 2010.— 42, №1.— С. 3–22.
2. Стасик О.О. Реакція фотосинтетичного апарату C_3 -рослин на водний дефіцит // Физиология и биохимия культ. растений.— 2007.— 39, №1.— С. 14–27.
3. Фотосинтез и биопроductивность: методы определения / Под ред. А.Т. Мокроносова, А.Г. Ковалева.— М.: Агропромиздат, 1989.— 460 с.
4. Шматько И.Г., Григорюк И.А., Шведова О.Е. и др. Определение физиологической реакции зерновых культур на ухудшение водообеспеченности и повышение

температури: Метод. рекомендації / АН УРСР, Ін-т фізіології рослин. — Київ: Б.и., 1985. — 20 с.

5. Flexas J., Bota J., Galmes J. et al. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress // *Physiol. Plant.* — 2006. — 127. — P. 343–352.

Резюме

Встановлено, що рослини високопродуктивного сорту Фаворитка мали кращу здатність до підтримання водного статусу листків та інтенсивності фотосинтезу за умов посухи, ніж менш продуктивного сорту Миронівська 808. Це обумовило їх швидше відновлення після зняття стресових умов та повнішу реалізацію потенціалу зернової продуктивності. Обговорюється роль фотодихання у захисті фотосинтетичного апарату за посухи.

Установлено, что растения высокопродуктивного сорта Фаворитка имели лучшую способность к поддержанию водного статуса листьев и интенсивности фотосинтеза в условиях засухи, чем менее продуктивного сорта Мироновская 808. Это обусловило их более быстрое восстановление после снятия стрессовых условий и более полную реализацию потенциала зерновой продуктивности. Обсуждается роль фотодыхания в защите фотосинтетического аппарата при засухе.

It was determined that plants of high productive variety Favoritka had better ability to maintain their leaf water status and net assimilation rate under drought conditions than less productive variety Myronivska 808. This made for their quicker recovery after elimination of stress conditions and clearer realization of grain productivity potential. The role of photorespiration in defence of photosynthetic apparatus under drought is discussed.

ТКАЧОВ В.І., ГУЛЯЕВ Б.І., ЯРОШЕНКО О.А., ФАТКОВА Н.М.

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,

Україна, 03022, Київ, вул. Васильківська, 31/17,

e-mail: elen-yaroshenko@yandex.ru

СПОСІБ ОЦІНКИ ПОСУХОСТІЙКОСТІ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ЗМІНОЮ КОРЕНЕЗАБЕЗПЕЧЕНОСТІ РОСЛИН

Відомі способи оцінки стійкості сортів озимої пшениці до посухи на основі вимірювання окремих фізіологічних і біохімічних параметрів рослин. Так, згідно А.с. СРСР №1292680 А1, МКИ⁵ А 01 G 7/00 28.02.87 Бюл. №8 “Способ определения засухоустойчивости пшеницы”, посухостійкість визначають за змінами α -амілази після прогрівання протягом 20 хв. при температурі до +87 °С. За “Способом определения засухоустойчивости пшеницы” (А.с. СРСР №1207432 А1, МКИ⁴ А 01 G 7/00 30.01.86 Бюл. №4) посухостійкість сортів пшениці визначають за кількості поглинутого рослинами калію при експозиції рослин протягом 8 годин при інтенсивності світла 20–25 тис. лк. Однак цей спосіб не враховує загальну кількість калію в рослині. Відомий також “Способ отбора засухоустойчивых форм и сортов пшеницы” (А.с. СРСР №143436 А1, МКИ⁵ А 01 G 7/00 30.10.88 Бюл. №40), який ґрунту-

ється на визначенні співвідношення маси 1000 зерен досліджуваного сорту та посухостійкого стандарту після теплової обробки рослин при температурі від +35 до 38 °С. Зареєстрований “Способ определения засухоустойчивости пшеницы”, за відношенням максимальної до мінімальної швидкості відновлення фероціаніду калія в хлоропластах, а також “Способ оцінки посухостійкості сортів озимої пшениці” (патент на винахід №45880 А, А 01 G 7/00 15.04.2002 Бюл. №4), що ґрунтується на визначенні фізіолого-біохімічних параметрів рослин і відрізняється тим, що як показник посухостійкості використовують величину енергетичного заряду аденозинфосфатної системи флагових листків, причому сорти, які мають величину цього показника в межах 0,50–1,00, віднесені до посухостійких, а сорти з величиною цього показника в межах від 0 до 0,50 — до слабостійких до посухи.

Однак усі зазначені способи оцінки генотипів пшениці за посухостійкістю потребують для виконання досить складних, довготривалих та трудомістких біохімічних і біофізичних аналізів, а за останнім способом — аналізів, пов’язаних з використанням тонкошарової хроматографії та скандувального спектрофотометра Camag TLC Scanner 11.

Разом з тим, посухостійкість польових культур, зокрема пшениці, суттєво залежить від дії дефіциту води на кореневу систему рослин, що визначає перерозподіл поживних речовин та асимілятів між органами. Тому нами запропоновано спосіб оцінки посухостійкості озимої пшениці на ранніх фазах розвитку за зміною коренебезпеченості рослин у вигляді відношення мас сухої речовини надземної частини за дії ґрунтової посухи, яка створюється шляхом зниження вологості ґрунту від 70% до 25% повної вологоємності (патент на винахід №48032 А 01 67/00 10.03.2010 “Способ оцінки посухостійкості озимої пшениці” Ткачов В.І., Гуляев Б.І.).

Відмінними ознаками запропонованого способу є:

— можливість масової оцінки різних сортів і ліній озимої пшениці на стійкість до посухи;

— проведення оцінки посухостійкості на ранніх етапах онтогенезу рослин озимої пшениці.

Матеріали і методи

Нами проведено лабораторні дослідження по вивченню відносної до контролю дії короткочасної посухи (протягом 7 діб) у фазі 2–4 листків на масу коренів та масу надземної частини рослин старого сорту Миронівська 808 (слабопсухостійкий як стандарт) та нових високопродуктивних інтенсивних посухостійких сортів Фаворитка, Поліська 90 і Донський напівкарлик.

Рослини озимої пшениці сортів Миронівська 808, Фаворитка, Поліська 90 та Донський напівкарлик вирощували в посудинах на 800 г сухого ґрунту (сірий лісний опідзолений чорнозем) в лабораторних умовах при температурі повітря 21–24 °С, вологості повітря 70–75%, при природній освітленості 20 тис. лк та при природному фотоперіоді. Вологість ґрунту на контролі підтримували на рівні 70% від повної вологоємності (ПВ). Кількість рослин на посудину — 20, повторність кожного варіанта — 4. У фазі 2–4 лист-

ків в дослідному варіанті (посуха) вологість ґрунту знижували до 25% ПВ і підтримували на цьому рівні протягом 7 діб.

Результати і обговорення

Встановлено (табл.), що короткочасна посуха викликає зменшення сухої маси як коренів, так і надземної частини рослин для всіх сортів, крім сорту Донський напівкарлик. Для слабкостійкого сорту Миронівська 808 спостерігається також зменшення відношення сухих мас кореня до надземної частини (до 22% від контролю). Однак, для посухостійких сортів Фаворитка, Поліська 90, Донський напівкарлик відношення мас зростає (до 36% від контролю), що свідчить про підвищену коренебезпеченість даних сортів в умовах дефіциту води.

Таким чином, запропоновано спосіб оцінки посухостійкості сортів озимої пшениці за зміною коренебезпеченості рослин у вигляді відношення маси сухої речовини коренів до маси сухої речовини надземної частини рослин за дії ґрунтової посухи у фазі 2–4 листків, яка створюється шляхом зниження вологості ґрунту від 70% повної вологоємності на контролі до 25% під час посухи тривалістю 7 діб, причому до непосухостійких відносять сорти, у яких відношення цих мас під дією посухи знижується (до 22% від контролю), а до посухостійких — сорти, у яких цей показник зростає (до 36% від контролю).

Таблиця

Маса сухої речовини надземної частини проростків (Мнз) і коренів (Мк) в г, співвідношення Мк/Мнз, відношення цих показників на варіантах посуха/контроль (П/К) у фазі 2–4 листків

Варіант	Мнз	Мк	Мк/Мнз
Миронівська 808			
Контроль (К)	22+2	10+1	0,45+2
Посуха (П)	17+2	6+1	0,35+2
П/К	0,77	0,60	0,78
Фаворитка			
Контроль (К)	24+2	9+1	0,38+2
Посуха (П)	15+2	8+1	0,53+2
П/К	0,62	0,89	1,39
ПК(Фав/Мирон)	—	1,48	1,78
Поліська 90			
Контроль (К)	19+1	9+1	0,47+1
Посуха (П)	15+1	8+1	0,53+1
П/К	0,79	0,89	1,13
П/К(Пол/Мирон)	—	1,48	1,45
Донський напівкарлик			
Контроль (К)	18+1	9+1	0,50
Посуха (П)	19+1	10+1	0,53
П/К	1,05	0,89	1,06
П/К(Дон/Мирон)	—	1,48	1,36

Технічним результатом є можливість масової оцінки різних сортів і ліній рослин пшениці з популяції за ступенем їх стійкості до ґрунтової посухи на ранніх етапах онтогенезу при виконанні селекційних робіт по створенню нових сортів та ліній озимої пшениці із підвищеною посухостійкістю або робіт по районуванню нових сортів за цією властивістю.

Резюме

Розроблено спосіб оцінки посухостійкості сортів озимої пшениці за зміною коренезабезпеченості рослин у вигляді відношення мас сухої речовини коренів до сухої речовини надземної частини за дії ґрунтової посухи, причому до непосухостійких відносять сорти, у яких відношення цих мас через 7 діб посухи знижується, а до посухостійких — сорти, у яких відношення мас зростає.

Разработан способ оценки засухоустойчивости сортов озимой пшеницы по изменению корнеобеспеченности растений в виде отношения масс сухого вещества корней к сухому веществу надземной части под действием ґрунтовой засухи, причем к незасухоустойчивым относят сорта, у которых отношение этих масс через 7 дней засухи снижается, а к засухоустойчивым — сорта, у которых отношение масс возрастает.

The method of drought-resistance estimation of winter wheat according to change of root's provision of plants in the guise of correlation of root's dry mass to above ground dry mass under drought have been devised, kinds are believed to unsteady, if correlation of these masses brings down in 7 days of drought, and kinds are believed to drought-resisting, if correlation of masses increases.

**ХАРИТОНОВ Е.М., ЛОТОЧНИКОВА Т.Н., ЛОТОЧНИКОВ С.В.,
ТУМАНЬЯН Н.Г.**

*Всероссийский научно-исследовательский институт риса РАСХН,
Россия, 350921 Краснодар, п/о Белозёрное, e-mail: arrri kub@mail.ru*

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОРТОВ СЕЛЕКЦИИ ВНИИ РИСА ПО ТЕХНОЛОГИЧЕСКИМ И БИОХИМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ КАЧЕСТВА ЗЕРНА И КРУПЫ

Селекция риса в нашей стране поднялась на новый более высокий уровень за короткий промежуток времени. С 1990 года селекционными учреждениями России создано более 30 сортов риса. Современные сорта отвечают высоким технологиям возделывания: обладают иммунитетом к поражению болезнями, устойчивостью к полеганию и осыпанию, равномерностью созревания, лёгкостью обмолота, способностью сопротивляться трещинообразованию в период вегетации, уборки, при транспортировании, сушке, очистке, обеспечивая выход крупы более 70% и содержание в нём целого ядра 67–69%.

Создание новых сортов, отвечающих возрастающим требованиям производителей, переработчиков и потребителей необходимо осуществлять с

учётom изменчивости их хозяйственно-ценных признаков. Рис среди зерновых культур выделяется тем, что употребляется в пищу в виде целых зёрен, с этим и связаны определённые требования, предъявляемые к его качеству. В зависимости от погодно-климатических условий сезона возделывания наблюдается изменчивость консистенции эндосперма рисовой зерновки: плотности, прочности, микротвёрдости и химического состава, однако сортовые особенности сохраняются. При наличии мучнистых пятен в зерновке их расположение и характер остаются неизменными. Стекловидные зерновки по сравнению с полустекловидными и мучнистыми имеют более высокое содержание белка и амилозы. Положительное влияние повышенного содержания белка на структуру эндосперма однозначно. Оно характеризуется более равномерным его распределением по зерновке, передавая ей дополнительные прочностные характеристики, делая устойчивой к трещинообразованию. Высокое содержание белка снижает клейкость сваренной крупы, обеспечивая рассыпчатую консистенцию, привлекательный внешний вид и повышенную питательную ценность готового продукта.

Белок зерна риса состоит из альбуминов, глобулинов, проламинов и глютелинов. По питательной ценности и усвояемости они стоят на первом месте среди белков других злаков и наиболее близки к протеину животного происхождения. Количество и качество белков риса обусловлено произрастанием культуры в состоянии постоянного затопления. Качественный состав белка характеризуется наличием всех незаменимых аминокислот. Наибольшая изменчивость содержания белка наблюдается в сортах риса японского подвида.

Трещиноватость — специфическое свойство зерна риса, имеющее высокую изменчивость. Устойчивость или восприимчивость (предрасположенность) к процессу трещинообразования связана с генетической особенностью, структурными и физико-химическими свойствами эндосперма. Наибольшей устойчивостью к образованию трещин обладают высокостеклоидные зерновки с повышенным содержанием белка (до 8–11%). В отличие от крахмала в структуре рисового белка присутствуют дисульфидные (SS), сульфгидрильные (SH) и ковалентные связи, придающие зерновке прочность, упругость и эластичность.

Количественным признаком технологических свойств зерна риса является общий выход крупы. Процесс шлифования характеризуется удалением плодовых и семенных оболочек, зародыша и частично алейронового слоя, что снижает питательную ценность крупы, определяемую содержанием белка, липидов, витаминов и минеральных веществ, которые в основном сосредоточены в поверхностных слоях рисовой зерновки и зародыше. Хорошо шлифованная крупа имеет обеднённый состав, но обладает большей стабильностью при хранении и лучшей усвояемостью в отличие от нешлифованного и слабошлифованного риса.

Генотипическую и агроклиматическую изменчивость сортов риса по технологическим и биохимическим признакам качества зерна и крупы

изучали в течение 10 лет. Оценку изменчивости сортов проводили с использованием методов вариационной статистики, дисперсионного и регрессионного анализов. Изменчивость показателей качества была определена путём вычисления коэффициентов вариации для каждого из 10 сортов по 9 исследуемым признакам (таблица): изменчивость массы 1000 абсолютно сухих зёрен (а.с.з.) была незначительной и варьировала от $V = 2,1$ у сорта Кубань 3 до $6,9\%$ у сорта Дружный. По абсолютному значению крупности зерна наибольшей массой 1000 а.с.з. обладают среднезёрные сорта риса Амелист, Регул, Курчанка.

Плёнчатость характеризуется низкой изменчивостью от $V = 2,5$ у сорта Лиман до $V = 5,1\%$ у сорта Нафант. Наибольшей абсолютной величиной плёнчатости характеризуются длиннозёрные сорта риса Индус, Нафант и Изумруд.

Стекловидность, также как масса 1000 а.с.з. и плёнчатость, обладает слабой изменчивостью от $V = 1,5$ у сорта Нафант до $V = 7,0\%$ у сорта Кубань 3. Самыми высокими значениями стекловидности отличаются длиннозёрные сорта риса.

Сильной изменчивостью характеризуется признак трещиноватость с колебаниями от $V = 29,4$ у сорта Лиман до $95,9\%$ у сорта Курчанка. Наибольшие значения трещиноватости отмечены у короткозёрных сортов риса, за исключением сорта Рапан.

Общий выход крупы обладает самой слабой изменчивостью, коэффициенты вариации лежат в пределах от $V = 0,9$ у сорта Дружный до $V = 2,9\%$ у сорта Нафант. По абсолютным величинам самые высокие значения общего выхода крупы принадлежат короткозёрным сортам риса.

Сильной, но менее значительной изменчивостью, чем трещиноватость, обладает выход целого ядра (эти величины высоко и отрицательно коррелируют между собой). Выход целого ядра изменяется от $V = 5,8$ у сорта Рапан до $V = 23,3\%$ у сорта Лиман. Наибольшие значения абсолютных величин по выходу целого ядра принадлежат среднезёрным сортам риса.

Средней изменчивостью и средними значениями коэффициентов вариации характеризуются сорта по содержанию белка в зерне и крупе. Варьирование содержания белка в крупе несколько выше, чем в зерне. Об этом свидетельствуют и значения коэффициентов вариации, величина которых находятся в пределах от $V = 3,2$ у сорта Изумруд до $7,6\%$ у сорта Амелист. Содержание белка в зерне варьирует от $V = 4,5$ у сорта Дружный до $V = 12,2\%$ у сорта Нафант. Самое высокое содержание белка в зерне и крупе по абсолютной величине принадлежит короткозёрным сортам риса.

Изменчивость индекса зерновки по значениям коэффициентов вариации можно отнести к средним: от $V = 2,1\%$ — сорт Рапан до $7,0\%$ — сорт Изумруд.

Изменчивость каждого из изученных сортов специфична и требует применения специальных методов для её изучения. Анализ изменчивости количественных признаков означает прежде всего — вскрытие её структуры, то есть оценку вкладов факторов, определяющих это варьирование. Струк-

Таблица 1
Изменчивость сортов риса по технологическим и биохимическим признакам зерна и крупы за десятилетний период

Сорт	Масса 1000 а.с.з., г		Пленчатость, %		Стекловидность, %		Трещиноватость, %		Общий выход крупы, %		Выход целого ядра, %		Индекс зерновки, l/b		Сод-е белка в зерне, %		Сод-е белка в крупе, %	
	X	V, %	X	V, %	X	V, %	X	V, %	X	V, %	X	V, %	X	V, %	X	V, %	X	V, %
Линдан	25,4	2,4	16,4	2,5	82,3	5,2	45,1	29,4	70,5	1,5	69,3	23,3	1,8	3,4	9,8	5,6	8,8	7,9
Рапан	24,9	2,4	18,1	4,1	95,2	2,5	9,3	59,1	69,7	1,7	94,3	5,8	2,0	2,1	10,6	3,9	9,2	6,9
Дружный	23,9	6,9	16,6	2,8	84,5	5,1	28,2	34,4	69,3	0,9	77,7	17,2	2,1	5,0	9,7	4,6	8,4	4,5
Кубань 3	27,7	2,1	18,3	4,0	85,9	7,0	31,2	54,2	68,6	1,9	79,1	15,7	1,7	3,9	9,7	6,0	7,6	7,6
Курчанка	26,6	2,4	16,8	2,9	94,8	2,5	9,8	95,9	69,9	1,7	89,3	11,9	2,2	3,7	9,4	5,2	8,1	6,4
Регул	27,6	3,2	17,8	2,6	94,3	2,6	11,6	73,9	68,9	1,3	88,3	9,9	2,4	3,0	8,7	4,1	5,4	9,5
Аметист	27,7	5,3	17,5	3,2	88,1	3,7	16,5	53,2	68,7	1,0	86,2	8,7	2,2	3,0	10,5	7,6	7,8	9,5
Индус	20,6	2,6	17,5	2,8	95,8	2,8	5,3	55,6	65,3	2,1	85,7	5,9	3,2	2,1	8,5	3,3	5,2	7,0
Нафанг	24,2	6,3	17,4	5,1	95,2	1,5	11,5	45,0	64,4	2,9	78,4	8,3	3,3	5,6	9,9	6,0	4,9	12,2
Изумруд	23,7	3,6	18,7	3,9	96,3	2,3	16,4	72,6	64,9	2,1	72,2	16,3	3,2	7,0	8,9	3,2	6,3	10,2
НСР ₀₅	1,12		0,56		2,7		7,19		1,05		4,32		0,11		0,31			0,38

тура изменчивости технологических и биохимических признаков включает в себя как генотипические эффекты (вклады), так и эффекты модификационного варьирования. Межсортовая изменчивость отражает различия групповых генотипов сортов и характеризуется как генотипическая. Изменчивость между годами оценки отражает эффекты факторов среды и интерпретируется как агроклиматическая. Методом изучения структуры изменчивости является дисперсионный анализ, позволяющий количественно оценить вклады генотипических, средовых факторов и эффект их взаимодействия. Исследуемый материал не был однородным, а представлял группы сортов, сформированных по двум направлениям селекции. Одно из них определяло индекс или размер зерновки и включало три группы сортов риса: короткозёрные, среднезёрные и длиннозёрные. Второе направление заключалось в распределении сортов по срокам вегетации.

Как известно, любая селекция не может не затрагивать генотип сорта в целом из-за наличия так называемых «интегрированных полигенных систем» (Животовский Л.А., 1984), что приводит к варьированию комплексов коррелированных признаков. Таким образом, возникал вопрос — оказала ли влияние селекция на значения технологических и биохимических признаков качества зерна и крупы? Ответ был получен при проведении двухфакторного дисперсионного анализа. Для большинства признаков вклады генотипических различий значительно превышали вклады различий среды и их взаимодействия.

Для групп сортов, отличающихся по индексу зерновки, наблюдалась общая закономерность, выраженная в более высокой доле эффектов (вкладов) различий сортовых генотипов и взаимодействия генотип \times среда, по сравнению с эффектами различий для групп сортов по периоду вегетации.

Литература

1. Алешин Е.П., Алешин Н.Е. Рис.— М., 1993.— 504 с.
2. Аниканова З.Ф., Тарасова Л.Е. Рис: сорт, урожай, качество.— М.: Колос, 1979.— 111 с.
3. Гуцин Г.Г. Ботаническая классификация риса вида *Oryza Sativa* L.— Культурного или посевного // Труды ВНИИ риса.— 1972.— Вып. 2.— С. 16–26.
4. Дзюба В.А. Генетика риса.— Краснодар, 2004.— 283 с.

Резюме

Показана изменчивость сортов риса по технологическим и биохимическим признакам зерна и крупы. Сорта с повышенным содержанием белка в зерне обладают более высокими технологическими характеристиками зерна и кулинарными достоинствами крупы. Отражены доли вкладов генотипической и агроклиматической изменчивости сортов риса.

Variability of rice varieties according to technological and biochemical traits of grain and milled rice is showed. Varieties with increased protein content in grain have higher grain technological characteristics and cooking quality of milled rice. Influence of genotypic and agroclimatic variability of rice varieties is studied.

ЧУГУНКОВА Т.В., РОЗУМНА Л.Ф.

*Інститут фізіології рослин і генетики НАН України
Україна, 03022, Київ, вул. Васильківська, 31/17*

РІСТ, ВРОЖАЙНІСТЬ ТА СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ПІСЛЯ ОБРОБКИ НАСІННЯ ЕЛІСИТОРАМИ

Одним із екологічно безпечних шляхів захисту рослин є використання біогенних та абіогенних еліситорів, які безпосередньо не знешкоджують збудників хвороб, а активують утворення у тканинах рослин антипатогенних продуктів [1–3]. Серед великої кількості речовин — активаторів захисних реакцій рослин проти хвороботворних організмів — можна виділити екзополісахариди із культурального середовища збудників хвороб [4, 5], а також продукт деацетилювання природного полісахариду хітину — хітозан [6–8]. Вивчаються також різні хімічні сполуки, які можуть виступати в якості активних компонентів препаратів для захисту рослин. Еліситори, залежно від концентрації, викликають різні типи стійкості до хвороб. Один із них базується на утворенні некрозів та фітоалексинів. Він локальний і не тривалий. Інші типи стійкості досягаються під час обробки рослинних тканин низькими дозами еліситору. Саме цей тип захисту пов'язаний із явищем індукованої стійкості, яка має системний і тривалий характер.

Деякі еліситори застосовують для передпосівної обробки насіння з метою стимулювання росту рослин і збільшення їх продуктивності, оскільки поряд із індукцією стійкості, вони виявляють рістрегулювальну активність. Метою нашої роботи було вивчення дії еліситорів біогенної природи на ростові процеси та врожайність рослин пшениці та буряків.

Матеріал та методика

Насіння м'якої ярої пшениці сорту Зимоярка обробляли хітозаном, а також екзополісахаридом (ЕПС), одержаним із культуральної рідини збудника бактеріальної плямистості листя *Pseudomonas syringae* pv. *artata*. ЕПС застосовували у концентраціях 150 мг/л та 500 мг/л. Хітозан у концентраціях 500 мг/л та 1000 мг/л використовували у комплексі з глютаміновою кислотою. Насіння пшениці обробляли еліситорами протягом 16 год, висушували і висівали у дослідному господарстві. У фазі виходу в трубку проводили обприскування рослин пшениці водними розчинами ЕПС (100 мг/л) та хітозану (250 мг/л). Досліди проводили у чотирьох повторностях на ділянках розміром 10 м².

Насіння цукрових та кормових буряків обробляли водними розчинами ЕПС в концентраціях 100, 250, 500, 750 та 1000 мг/л. В якості контролю використовували насіння, оброблене водою.

Результати досліджень

Аналізували висоту та розвиток рослин пшениці, оброблених різними концентраціями еліситорів. На початкових етапах розвитку рослин різниці між ними не спостерігали. Однак, у кінці вегетації, перед збиранням врожаю, висота рослин у варіантах з обробкою насіння екзополісахаридом із *Pseudo-*

monas syringae pv. *artata* та хітозаном, була в середньому меншою, ніж у контролі (91,2 см та 94,8 см, відповідно).

Результати підрахунку насінневої продуктивності рослин пшениці сорту Зимоярка свідчать про певний вплив еліситорів на цей показник (табл. 1). Врожайність пшениці на оброблених ділянках була вищою, ніж на відповідних контрольних. При обробці насіння ЕПС більш ефективною виявилась концентрація 500 мг/л. Хітозан краще впливав на урожайність пшениці у концентрації 1000 мг/л. В цілому, хітозан виявився більш ефективним для рослин пшениці, ніж екзополісахарид, виділений із збудника бактеріальної плямистості листя буряків, про що свідчать показники приросту врожаю у порівнянні з контролем. Слід зазначити, що еліситори достовірно не впливали на такі показники структури врожаю як довжина колоса, кількість колосків у колосі, кількість зерен в колосі, маса зерна з колосу та інші. Разом з тим, стійкість рослин пшениці, оброблених еліситорами, зростала, особливо до таких хвороб як буро іржа та септоріоз.

Досліджували вплив позаклітинного полісахаридного елісатора, одержаного після штучного вирощування збудника *Pseudomonas syringae* pv. *artata*, на стійкість до хвороб рослин цукрових і кормових буряків. Для перевірки індукованої еліситором стійкості рослин буряків до бактеріальної плямистості листя їх інфікували збудником в польових умовах через 2,5 міс. після висіву обробленого насіння. Проводили зараження 40–50 рослин у кожному варіанті, на одній рослині не менше 3–4 листків. Сприйнятливість рослин до бактеріальної інфекції оцінювали за 5-бальною шкалою. За 1 бал вважали поодинокі ураження на листковій пластинці, за 2, 3, 4, 5 балів — утворення плям на 25, 50, 75 і 100% листкової поверхні відповідно. Облік захворювання на бактеріоз здійснювали через 1, 3 та 6 тижнів після зараження.

Обробка еліситором насіння буряків сорту Білоцерківський одонасінний 45 значно гальмувала розвиток хвороби. Уражених листків у дослідних варіантах через тиждень після інфікування було істотно менше, ніж у контролі. Найбільшою ця різниця була після обробки насіння ЕПС у концентраціях 500 і 750 мкг/мл. Так, кількість неураженого листя у варіанті з використанням

Таблиця 1

Насіннева продуктивність рослин пшениці сорту Зимоярка після обробки еліситорами

Варіанти обробки	Середній урожай з ділянки, кг	
	М±m	приріст врожаю, %
ЕПС-150 мг/л	4,032 ± 0,21	1,38
ЕПС-500 мг/л	4,110 ± 0,08	3,5
Контроль — вода	3,977 ± 0,20	
Хітозан — 500 мг/л	4,359 ± 0,15	8,2
Хітозан — 1000 мг/л	4,504 ± 0,14	11,8
Контроль — вода	4,027 ± 0,25	

елісатора у концентрації 500 мкг/мл складала 95%, тоді як у контролі вона була на рівні 12%. Що стосується розвитку хвороби, то у рослин, що виростили з насіння, обробленого ЕПС, ураженість листків становила 2 і 3 бали, в той час як у контролі розвиток хвороби був на рівні 2–5 балів.

Аналізували також рослини інбредних ліній цукрових буряків, оброблених екзополісахаридом. Для цього насіння інбредних ліній замочували у розчинах елісатора в концентраціях 250, 500 і 750 мкг/мл, оскільки ці концентрації виявились кращими при гальмуванні розвитку бактеріозу у цукрових буряків сорту Білоцерківський однонасінний 45. Розвиток бактеріозу при штучному інфікуванні рослин буряків інбредних ліній наведено в табл. 2.

Одержані дані підтвердили, що найбільш оптимальною дозою елісатора, що значно знижує ураженість цукрових буряків бактеріозом, є 500 мкг/мл. При застосуванні цієї концентрації для передпосівної обробки насіння досягається захист рослин від захворювання на бактеріоз. У більшості випадків розвиток хвороби був на рівні 1–2 балів. Лише у лінії 150₁₄ виявлено 1,7% рослин з розвитком хвороби у 3 бали. Контрольні рослини при штучному інфікуванні майже всі уражувались бактеріозом, найбільш поширеною була ураженість листя, яка становила 3 бали.

Аналізували динаміку розвитку бактеріозу після штучного зараження збудником рослин сортів та ліній буряку. Встановлено, що системна стійкість, індукована елісатором, є тривалою. ЕПС пригнічував процес некрозу листків, проте повного захисту від ураження збудником у діапазоні концентрацій 100–1000 мкг/мл не виявлено.

Відомо, що заходи, спрямовані на одержання індукованої стійкості, орієнтовані не на абсолютний захист, а на відносний, проте стабільний. У цьому

Таблиця 2

Розвиток бактеріозу при штучному інфікуванні збудником інбредних ліній цукрових буряків

Лінії	ЕПС, мкг/мл	Кількість інфіков, листіків, шт.	Кількість ураженого листя (%) через 3 тижні після штучного зараження збудником					
			1 бал	2 бала	3 бала	4 бала	5 балів	неуражені
150 ₁₄	250	140	23,7	31,5	15,2	—	—	29,6
	500	160	18,4	26,1	1,7	—	—	53,8
	750	145	20,5	26,7	3,5	—	—	49,3
214 ₄	250	150	25,3	30,5	11,8	—	—	32,4
	500	180	16,2	20,7	—	—	—	63,1
	750	165	21,5	28,8	3,2	—	—	46,5
МС-2	250	145	18,8	31,5	13,7	—	—	36,0
	500	160	26,0	22,3	—	—	—	51,7
	750	150	22,5	27,5	3,5	—	—	46,5
Контроль	H ₂ O	180	12,0	22,8	38,5	18,7	3,0	5,0

разі допускається розвиток збудника до межі, яка не наносить економічних збитків. Тобто принцип такого захисту ґрунтується не на тотальному знищенні фітопатогенів, а на регуляції їх чисельності до господарсько-невідчутного рівня.

Для перевірки, чи не зумовлені захисні властивості полісахариду його прямою дією на бактерії, бактеріальну суспензію (10^7 клітин/мл) додавали до розчинів полісахариду в концентраціях 100, 250, 500, 750 мкг/мл і залишали на 4, 6, 8, 12, 24 год. Визначали кількість живих бактерій, висіваючи їх на агаризоване середовище. Виявилось, що ЕПС безпосередньо не пригнічував життєдіяльність збудника, тобто він не є біопестицидом.

Існують різні уявлення щодо механізмів дії еліситорів. Вважаємо, однією з причин підвищення стійкості рослин буряків до захворювань під дією елісотору може бути їх більша здатність продукувати фітоалексини, які відіграють важливу роль в імунитеті рослин. Ймовірно також індукування експресії “захисних” генів і синтезу різноманітних білкових сполук, що контролюють захисні механізми, які забезпечують стійкість рослин до фітопатогенів.

Неспецифічна відповідь рослин на інфікування різними видами патогенів може бути зумовлена тим, що велика кількість білків і фітоалексинів продукується рослиною під дією майже всіх еліситорів. У феномен неспецифічності значний внесок робить і взаємодія різних сигнальних систем.

Таким чином, використання хітозану та полісахаридного елісотору із *Pseudomonas syringae* pv. *artata* приводило до підвищення насінневої продуктивності рослин пшениці та забезпечувало захист рослин буряків від фітопатогенів.

Література

1. *Озерецковская О.Л.* Индуцирование устойчивости растений биогенными элиситорами фитопатогенов // Прикл. биохимия и микробиология.— 1994.— 30, №3.— С. 325–339.
2. *Тарчевский И.А., Чернов В.М.* Молекулярные аспекты фитоиммунитета // Микология и фитопатология.— 2000.— 34, вып.3.— С. 1–10.
3. *Deen R., Kuc I.* Induced systemic protection in plant // Trends in Biotechnol.— 1985.— 3, №5.— Р. 125–129.
4. *Веремейченко С.Н., Здоровенко Г.М.* Особенности строения и иммуномодулирующие свойства липополисахаридов бактерий рода *Pseudomonas* // Прикл. биохимия и микробиология.— 2008.— 44, №6.— С. 632–641.
5. *Чугункова Т.В., Губанова Н.Я., Розумна Л.Ф.* Полисахаридні еліситори як стимулятори імунітету буряків // Физиология и биохимия культ. растений.— 2004.— 36, №6.— С. 478–484.
6. *Pospieszny H., Chirkov S., Atabekov J.* Induction of antiviral resistance in plant by chitosan // Plant Sci.— 1991.— 79.— Р. 63–68.
7. *Nge K., Nwe N., Chandkrachang S., Stevens W.* Chitosan as a growth stimulator in orchid tissue culture // Plant Sci.— 2006.— 170.— Р. 468–474.
8. *Ильина А.В., Куликв С.Н., Чаленко Г.И., Герасимова Н.Г., Варламов В.П.* Получение и исследование моносахаридных производных низкомолекулярного хитозана // Прикл. биохимия и микробиология.— 2008.— 44, №5.— С. 606–614.

Резюме

Досліджено вплив хітозану та екзополісахариду із *Pseudomonas syringae* pv. aptata на особливості росту, продуктивність та стійкість рослин пшениці та буряку. Встановлено позитивний вплив хітозану у концентрації 500 мг/л і 1000 мг/л на насінневу продуктивність рослин ярої пшениці. Екзоцеллюлярний полісахарид із збудника бактеріальної плямистості листя буряків у концентрації 500 мкг/мл сприяв захисту рослин від фітопатогенів при штучному їх зараженні.

Исследовано влияние хитозана и экзополисахаридов из *Pseudomonas syringae* pv. aptata на особенности роста, продуктивность и устойчивость растений пшеницы и свеклы. Установлено положительное влияние хитозана в концентрации 500 мг/л и 1000 мг/л на семенную продуктивность растений яровой пшеницы. Экзоцеллюлярный полисахарид из возбудителя бактериальной пятнистости листьев свеклы в концентрации 500 мкг/мл способствовал защите растений от патогенов при искусственном их заражении.

The effect of chitosan and exopolysaccharides of *Pseudomonas syringae* pv. aptata on growth characteristics, productivity and resistance of wheat and beet has been investigated. The positive effect of chitosan in a concentration of 500 mg/l and 1000 mg/l on the seed production of plants of spring wheat were placed. Extracellular polysaccharide of the pathogen of bacterial leaf spot of beets at a concentration of 500 µg/ml contributed to the protection of plants against pathogens in artificial infecting them.

ЮДАНОВА С.С.¹, ЦАРЕВА Л.Е.², МАЛЕЦКИЙ С.И.¹

¹ *Институт цитологии и генетики СО РАН,*

Россия, 630090, Новосибирск, пр. Лаврентьева, 10; e-mail: sonia_y@ngs.ru

² *Алтайский Государственный Аграрный Университет,*

Россия, 656049, Барнаул, пр. Красноармейский, 98

ВЛИЯНИЕ ЭПИМУТАГЕНА 5-АЗАЦИТИДИНА НА ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Эпимутаген 5-азациитидин (5-azaC) — ингибитор фермента метилтрансферазы, осуществляющего реакцию метилирования молекул ДНК. 5-azaC приводит к изменению паттерна метилирования генома (свойства метилома клеточных ядер), чему сопутствуют наследуемые эпигенетические изменения¹: размеры растений, ветвление побегов, время вступления в фазу цветения, пол цветков и др. [1, 2]. На протяжении ряда лет нами проведены исследования влияния 5-azaC на различные признаки у сахарной свеклы: миксоплоидность клеточных популяций, раздельно-сростноцветковость (РЦ–СЦ), время вступление в фазу цветения и содержание сахара в корне и др.

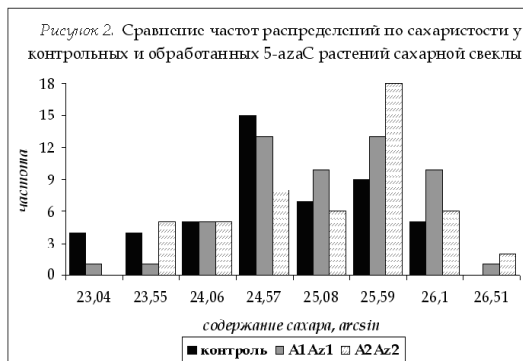
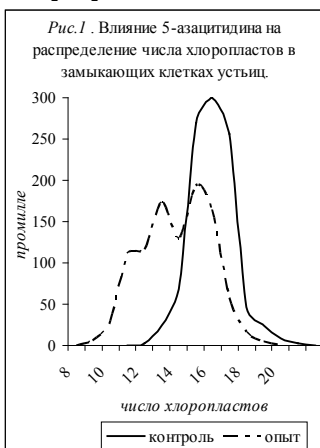
Миксоплоидия. Новое растение начинается с одной клетки, имеющей одно ядро и некоторое число внутриклеточных органелл. Если бы механизм

¹ К эпигенетическим относятся те факторы, которые не изменяют порядок нуклеотидов в молекулах ДНК, но влияют на наследственную изменчивость признаков.

“клеточной наследственной памяти” был безупречен, то в ряду последовательных клеточных делений число органелл в дочерних клетках было бы точно таким же, как и у прародительской клетки. Между тем отмечена изменчивость числа органелл как в меристематических (миксоплоидия), так и в специализированных популяциях клеток (полисоматия). Миксоплоидия — вариация числа гаплоидных наборов в ядрах клеток [3, 4]. Наблюдать геномные и пластомные изменения (объем клеток, массу клеточных ядер, число органелл и пр.) можно как прямым, так и косвенным методами. У сахарной свеклы существует хорошая корреляционная связь между размером ядра и числом хлоропластов в замыкающих клетках устьиц [5, 6]. Специфика замыкающих клеток устьиц состоит в том, что в этой ткани отсутствует полисоматия, устьичные клетки наследуют все свойства материнских (линейные размеры, пloidность ядер, число внутриклеточных органелл и пр.), поскольку развиваются непосредственно из верхнего слоя апикальной меристемы и в дальнейшем уже не претерпевают делений [7].

Изучение воздействия 5-azaC на уровень миксоплоидности в популяции замыкающих клеток устьиц проводили у растений межлинейного гибрида ms704-8×741-21 (рис. 1). Под влиянием 5-азацидина достоверно ($P>0,99$) снизилось число хлоропластов на клетку: контроль — $14,98\pm0,06$; опыт — $12,89\pm0,01$; изменился диапазон (контроль 11–20, опыт 8–18) и возросла дисперсия распределения (1,63 — контроль; 3,99 — опыт). Исходя из закона о ядерно-плазменных отношениях: изменение числа клеточных органелл коррелирует с изменениями объема ядра и цитоплазмы [5, 6], 5-azaC не только изменяет число органелл на клетку, но и снижает размер клеток.

Содержание сахара. На рисунке 2 представлены распределения по уровню сахаристости у линии мсСОАН-5 (A_0 , контроль) и в ряду смежных поколений однородительской репродукции² после обработки 5-azaC: A_1Az_1 и A_2Az_2 — поколения однократного и двукратного однородительского



размножения. Процентное содержание сахара определяли с помощью сахариметра СУ-4 по стандартной методике [8]. При статистической обработке для нормализации распределений проценты переводили в арксинусы: $\varphi = \arcsin \sqrt{p}$, где p — содержание сахара в корнях. Сравнение этих распределений свидетельствует о достоверности различий между вариантами ($P > 0,99$): $t=2,45$ (A_0 и A_1Az_1); $t=2,32$ (A_0 и A_2Az_2) [9]. По нашему мнению, тенденция в увеличении содержания сахара в корне связана с тем, что 5-azaC вызывает снижение объема клетки.

РЦ-СЦ признак. Цветоносный побег свеклы — совокупность сложных фитомеров: в пазухах отдельных прицветников закладывается не одна, а две и более число цветочных почек, образующих впоследствии “соцветие-клубочек”. Число цветков в соцветиях-клубочках подвержено изменчивости как в пределах отдельного растения, так и между растениями. Эта изменчивость определяется как генотипом растения, так и условиями произрастания: при неблагоприятных условиях число цветков в соцветиях несколько ниже, чем при благоприятных. У РЦ растений в пазухах прицветников закладываются одиночные цветки, формируя на цветоносных побегах простые фитомеры. Первые наблюдения по наследованию РЦ признака показали, что он является рецессивным и наследуется по моногибридной схеме. Однако в более позднее время исследователи пришли к выводу о нестабильности экспрессии РЦ признака в популяциях и в смежных поколениях. Это привело к необходимости рассмотреть парадигму эпигенетического наследования РЦ-СЦ признака [10–12]. Для описания изменчивости по признаку РЦ-СЦ идентифицируют цветковые метамеры на центральном и побегах первого порядка: 3_2-2_3 — на центральном побеге преобладает фракция метамеров с тремя цветками, но встречаются двуцветковые метамеры (3_2); на побегах первого порядка доминирует фракция метамеров с двумя цветками, а в миноре представлена фракция метамеров с тремя цветками (2_3). Растения с цветковыми метамерами 2_1-1_2 , 1_2-1_2 , 1_2-1 и $1-1$ на побегах относили к РЦ фенотипам, а растения с большим числом цветков в метамерах к СЦ фенотипам.

В таблице 1 представлены результаты наблюдений за признаком РЦ-СЦ у линии СОАН-5 в поколениях A_0 (исходные растения), A_0Az_0 (растения A_0 , обработанные 5-azaC), A_1 (апозиготическое поколение A_0 растений) и A_1Az_1 (апозиготическое поколение растений A_0Az_0). На цветоносных побегах у исходных растений наблюдалась изменчивость по типам цветковых метамеров: от 3_4-3_2 до 2_1-2_1 (СЦ-фенотип). Обработка эпимутагеном (поколение A_0Az_0) снизила уровень сростноцветковости у опытных растений (A_0Az_0) и привела к появлению четырех растений РЦ фенотипа (2_1-1_2 и 1_2-1_2). Статистическое сравнение распределения фенотипов с помощью G-критерия [13] в поколениях A_0 и A_0Az_0 свидетельствует о достоверности различий ($G=21,592$, $P > 0,99$). Отметим, что в течение многолетнего наблюдения за

² Семенная репродукция, при которой завязывание семян происходит без участия пыльцевого родителя называют одноподительским, агамоспермным или апозиготическим.

Таблица 1

Наследование типов метамеров цветоносных побегов у сахарной свеклы после обработки 5-azaC (2003–2004 гг.)

Варианты	Фенотипы метамеров цветоносных побегов (число растений)									Итого
	СЦ фенотипы						РЦ фенотипы			
	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	
A ₀	2	8	27	0	16	15	0	0	0	
A ₀ Az ₀	0	2	12	0	10	27	1	3	0	55
A ₁	3	10	23	9	15	19	0	0	0	79
A ₁ Az ₁	0	0	1	0	5	3	8	10	15	42

репродукцией линии СОАН-5 и ее стерильного аналога мсСОАН-5 (с 1969 года) не было зафиксировано ни одного случая появления растений РЦ фенотипов. Наметившаяся тенденция снижения числа цветков в метамерах в поколении $A_{\sigma}Az_0$ сохранилась и в дочернем поколении (A_fAz_1). Если в поколении $A_{\sigma}Az_0$ доля растений РЦ фенотипа составила 7,69% (4 из 52), то в поколении A_fAz_1 — 76,2% (32 из 42), т.е. доля растений РЦ фенотипов в дочернем поколении возросла десятикратно по сравнению с родительским поколением $A_{\sigma}Az_0$ ($G = 66,75$, $P > 0,999$). Различия в характере метамеризации имеют место и в двух популяциях — A_1 и A_fAz_1 ($G = 112,2286$, $P > 0,999$). Таким образом, 5-azaC изменяет морфогенетические процессы ветвления и формирования соцветий на побегах.

Динамика цветения и формирования цветоносных побегов. Наблюдения показали, что растения, обработанные 5-azaC (опыт) на 30–40 суток зацветали раньше, чем контрольные (табл. 2). Статистическая оценка различий [13] подтвердила, что 5-azaC достоверно ускоряет время вступления растений в фазу цветения ($G=5,488$; $G_{0,95}=3,8$, $df=1$). Во всех вариантах опыта, встречаются три типа растений: “цветущие” (на цветоносных побегах закладывается множество цветков), “холостяки” (развивается цветоносный

Таблица 2

Влияние обработки растений 5-azaC на динамику цветения и формирование цветоносных побегов

Вариант	Начало цветения		Типы растений*			Всего раст.
	18.06–17.07	18.07–16.08	“Цветущие”*	“Холостяки”*	“Упрямыцы”*	
Контроль	—	3	3	4	5	12
Опыт	5	2	7	1	2	10

* “Цветущие” — растения формируют цветоносный побег, на котором закладывается множество цветков.

“Холостяки” — растения формируют цветоносный побег, но цветки на нем не закладываются.

“Упрямыцы” — растения формируют только розетку листьев без цветоносного побега.

побег, но цветы на побеге не закладываются) и “упрямцы” (формируется только розетка листьев без цветоносного побега). В опыте наблюдается тенденция увеличения доли цветущих растений, но статистическая проверка свидетельствует о недостоверности различий ($G=4,718$, $0,90 < P < 0,95$).

Как следует из приведенных фактов, 5-azaC оказывает достоверное влияние на долю цветущих растений в выборке и ускоряет время вступления растений в фазу цветения. Кроме ускорения сроков начала цветения и формирование цветоносных побегов, 5-azaC приводит к увеличению побегообразования — ветвление побегов второго порядка у опытных растений выражено в гораздо большей степени, чем в контроле [14]. В итоге у растений с обильным ветвлением резко возрастает число цветков на растениях.

Благодарности. Настоящая работа выполнена при поддержке Интеграционного гранта СО РАН №99 и гранта РФФИ 10-04-00697.

Литература

1. Janousek, B., Siroky Ju., Vyskot B. Epigenetic control of sexual phenotype in dioecious plant, *Melandrium album* // Mol. Gen. Genet. 1996. v.250. p. 483–490.
2. Fields M.A., Amyot L.M. Evaluating the potential of using 5 — azacytidine as an epimutagen // Can. J. Bot. 1999. v.77. p. 1617–1622
3. Ризер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М.: “Колос”, 1968. 230 с.
4. Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 1. Изменчивость в онтогенезе // Биополимеры и клетка. 1994. т.10. №6. с. 5–35.
5. Панин В.А., Панина Е.Б., Зосимович В.П., Лутков А.Н. Методика массового получения и отборов тетраплоидных форм сахарной свеклы // Киев: изд-во АН УССР.— 1962.— 41 с.
6. Savitsky H.I. Effectiveness of selection for tetraploids plants in C0 generation on the basis of the number of chloroplasts in stomata // Am. Soc. of Sugar Beet Technologists. 1966. v.13. no.8, p. 655–661
7. Хржановский В.С. Система покровных тканей // В кн. Курс общей ботаники.— М.: “Высшая школа”, 1976, с. 81–88.
8. Петербургский А.В. Практикум по агрономической химии. М.: Колос, 1968.— 496 с.
9. Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск. СО АН СССР — 1961.— 365 с.
10. Мельцер Р. Наследование признака раздельноплодности у сахарной свеклы. В кн.: Генетика сахарной свеклы. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1984.— С. 60–65.
11. Малецкий С.И., Шавруков Ю.Н., Мглинец А.В. Наследование признака раздельно-сростноцветковости // Одноростковость свеклы. Эмбриология, генетика, эмбриология. Новосибирск: Наука Сибирское отделение, 1988.— С. 79–131.
12. Малецкий С.И. Эпигенетическая изменчивость признака раздельно-сростноцветковости у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Эпигенетика растений. Новосибирск, ИЦиГ СО РАН, 2005.— С. 195–207.
13. Weber E. Test zum Prüfen der Unabhängigkeit diskreter Zufallgrößen // Grundriss der Biologischen Statistik. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1986.— P. 200–219.
14. Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И. Влияние 5-азациитидина на ветвление цветоносных побегов сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Цитология и Генетика, 2006 т.40, №6.— С. 15–20.

Резюме

В работе представлены данные влияния изменения паттерна метилирования генома на различные признаки растений. Обработка 5-azaC индуцирует наследуемые эпигенетические и эпипластомные изменения у сахарной свеклы по следующим признакам: миксплоидность клеточных популяций, содержание сахара в корне, раздельно-сростноцветковость (РЦ-СЦ), время вступление в фазу цветения.

The paper presents a data of influence of genome methylation pattern on different characters of sugar beet. 5-azaC treatment induce inherited epigenetic and epiplastom changes: it influences on the number of sub-cellular organelles in cytoplasm, on sugar content in roots, on choriflowered-symflowered (mono- and polygerm) character, hastens the early flowering of sugar beet, decreases the amount of not-flowering plants (flowerless, stemless).

ЯНЧУК В.І., МАМАЛИГА В.С.

*Вінницький національний аграрний університет,
Україна, 21008, Вінниця, вул. Сонячна, 3, yanvlad@rambler.ru*

КОРЕЛЯЦІЙНО-РЕГРЕСІЙНИЙ АНАЛІЗ ОЗНАК НАСІННЄВОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ *MEDICAGO SATIVA* L.

Вивчення структури популяцій за кількісними ознаками передбачає встановлення між ними зв'язків. Такий аналіз має важливе значення в селекційній роботі. Він дає можливість використати його для вирішення задач практичної селекції, пов'язаних з:

- а) виявленням відмінностей між сортами чи групами сортів;
- б) аналізом структури спряженої мінливості корелюючих ознак;
- в) вивченням впливу різних факторів на величину і напрямок зв'язку корелюючих ознак.

Коефіцієнти фенотипових кореляцій мають, як відомо, не тільки складну генотипову, але й паратипову обумовленість [1]. Значний практичний інтерес має виявлення кореляцій між морфологічними і господарсько — цінними ознаками [2], що дає можливість проводити непрямий добір. Наявність тісних негативних зв'язків між ознаками може створювати і певні ускладнення в селекції. В цих ситуаціях при поліпшенні однієї ознаки іде погіршення іншої. У цукрових буряків, наприклад, добір за масою коренеплоду супроводжується зниженням вмісту цукру [2].

Багатьма дослідниками [1, 2] відмічається значна мінливість коефіцієнтів кореляції в залежності від сортових особливостей та умов зовнішнього середовища. Багаточисельні дані показують, що між двома ознаками може існувати від'ємна генотипова кореляція, тоді як фенотипова може бути позитивною. В більшості випадків кореляції між ознаками виникають на основі плейотропного ефекту не одного, а багатьох генів, які складають генні системи, сформовані в процесі еволюції.

Жученко А. А. [3] показав, що коефіцієнти кореляцій при певних умовах можуть бути ефективно використані в селекційному процесі при індивідуальних і масових, непрямих і прямих оцінках напрямків зміни досліджуваних ознак. Встановлення характеру і напрямків кореляційних зв'язків між ознаками, які визначають пристосованість рослин до конкретних умов середовища, відіграє також важливу роль в побудові оптимальних моделей сорту і агроценозу, виборі методів селекції, розробці принципів диференційованої агротехніки, тобто комплексного вирішення задач по підвищенню загальної і специфічної адаптивності видів, які культивуються, в цілому.

Матеріали і методи

В наших дослідженнях був проведений кореляційний аналіз між основними ознаками насінневої продуктивності (*число продуктивних стебел рослини — ЧПС, число китиць на рослині — ЧКР, число квіток в китиці — ЧКК, число бобів в китиці — ЧБК, число насінин в бобі — ЧНБ і маса насіння з рослини — МНР*) у 18 сортозразків різного еколого-географічного походження.

На першому етапі нами був проведений кореляційний аналіз зв'язків між ознаками у всіх зразків по кожному року досліджень окремо. Дані аналізу показали, що величина і, навіть, напрямок кореляційних зв'язків між ознаками насінневої продуктивності в значній мірі залежить від умов року. Причому, у різних сортозразків зміни спряженості ознак по роках не завжди мають однакову спрямованість. Все це значно утруднювало можливості представлення отриманих результатів в узагальненій формі.

З подібними труднощами зустрічались і інші дослідники [3], і тому користувались усередненими показниками.

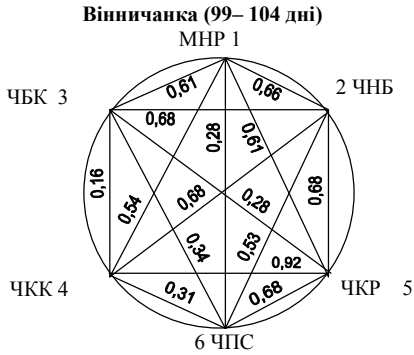
Нами також були використані середні показники кореляції різних ознак за три роки досліджень.

Результати та обговорення

Встановлено, що між ознаками насінневої продуктивності існують позитивні кореляційні зв'язки, тіснота яких визначається їх ієрархією в комплексі зв'язків з результируючою ознакою (маса насіння з рослини), сортовими особливостями і обумовлена мінливістю ознак по роках, тривалістю вегетаційного періоду (рис.).

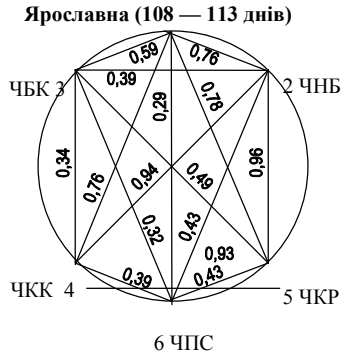
Спочатку ми зупинимось на розгляді загальних тенденцій і тісноти зв'язків між окремими ознаками, а потім відмітимо особливості прояву їх в окремих зразків. Ознака "*число продуктивних стебел рослини*" позитивно корелювала з іншими п'ятьма ознаками. Значення коефіцієнтів кореляції в цілому були невисокими. Так, між найближчими в ієрархії ознаками — числом китиць на рослині і числом квіток в китиці — коефіцієнти кореляції коливались в межах $r = 0,4-0,6$. Ще менше ($r = 0,3-0,5$) дана ознака корелювала з числом бобів в китиці, числом насінин в бобі і масою насіння рослини.

У сорту Йигева-118 відмічений невисокий зв'язок числа продуктивних стебел з числом китиць на рослині і числом квіток в китиці, де коефіцієнти у сортів становили 0,13 і 0,19 відповідно, а у сортів Місцева і Мега вони були найвищими. Ознака "*число китиць на рослині*" найбільш тісно корелю-



$$R_{1,23} = 0,714$$

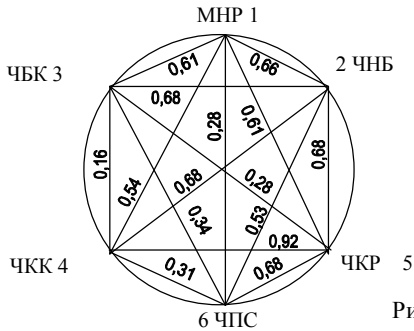
$$Y_{xz} = 3,012 + 0,638 X - 0,157 Z$$



$$R_{1,23} = 0,827$$

$$Y_{xz} = 0,928 + 0,907 X + 0,081 Z$$

Gulus (121 — 133 дні)



$$R_{1,23} = 0,780$$

$$Y_{xz} = 1,002 - 0,019 X + 1,759 Z$$

Рис. Кореляційні зв'язки між окремими ознаками насіннєвої продуктивності у сортів люцерна різних груп скоростиглості

вала ($r = 0,68-0,98$) з числом квіток у китиці і в меншій мірі з числом насінин в бобі ($r = 0,43-0,87$) (за виключенням сорту Ярославна) і масою насіння рослини ($r = 0,61-0,77$). Невисокий позитивний зв'язок ця ознака мала з числом бобів в китиці ($r = 0,20-0,60$). Тісний позитивний зв'язок ($r = 0,60-0,87$) спостерігався між ознаками “число квіток в китиці” і “числом насінин в бобі” та “масою насіння з рослини” ($r = 0,60-0,70$). Дещо вищими були коефіцієнти кореляції між цими ознаками у сортів Ярославна, Vertus і Місцева.

Коефіцієнт кореляції між числом бобів в китиці і числом насінин в бобі був позитивним, але невисоким — на рівні $0,40-0,50$. Найбільш тісний зв'язок між цими ознаками був виявлений лише у сортозразків Sverge, Vella, AU-PX, Szarvase-1 і Gulus ($r = 0,58-0,80$).

Ознака “*маса насіння з рослини*” позитивно корелювала з числом бобів в китиці і числом насінин в бобі. Коефіцієнти кореляції були на рівні $0,6-$

0,7. Отже, можна говорити про те, що між ознаками насінневої продуктивності в цілому існують позитивні кореляційні зв'язки. Разом з тим, між окремими групами ми бачимо посилення або послаблення цих зв'язків. Особливо це проявляється в окремі роки досліджень. Мінливість кореляційних зв'язків між близько структуризованими ознаками може посилювати або послаблювати тісноту кореляції між іншими ознаками.

Можливість краще зрозуміти взаємовплив різних ознак на прояв кореляційного зв'язку в системі зв'язків дають частинні та множинні коефіцієнти кореляції. Це можна продемонструвати прикладом мінливості показників кореляції між першою (маса насіння) і другою (число насінин в бобі) ознакою у сорту Вінничанка в залежності від якоїсь однієї чи двох інших. Нижче для прикладу приведемо частинні коефіцієнти кореляції різних комбінацій ознак: $r_{12,3} = 0,52$; $r_{12,4} = 0,48$; $r_{12,5} = 0,36$; $r_{12,6} = 0,63$; $r_{12,3,4} = 0,06$; $r_{12,4,6} = 0,71$; $r_{12,5,6} = 0,38$ і т.д.

Із приведених на рисунку кореляційних зв'язків можна бачити, що результуюча ознака — урожай насіння — має найбільш тісні кореляційні зв'язки з числом бобів в китиці і числом насінин в бобі. В таблиці 1 приведені частинні та множинні коефіцієнти кореляції між цими трьома ознаками насінневої продуктивності для всіх вивчених сортотразків.

Таблиця 1

Частинні та множинні коефіцієнти кореляції деяких господарсько-цінних ознак у різних сортотразків люцерни

Сортотразки	$r_{12,3}$	$r_{13,2}$	$r_{23,1}$	$R_{1,2,3}$
Вінничанка	0,470±0,092	0,375±0,096	0,296±0,099	0,714
Йггева-118	0,503±0,098	0,230±0,099	0,309±0,097	0,645
№152	0,362±0,096	0,498±0,089	0,240±0,100	0,703
Жидруне	0,592±0,098	0,360±0,114	0,077±0,122	0,718
Mega	0,519±0,131	0,592±0,124	0,002±0,154	0,789
Ellerslaie-1	0,583±0,124	0,619±0,119	-0,060±0,152	0,826
Vika	0,661±0,084	0,176±0,110	0,259±0,108	0,753
Vertus	0,737±0,081	0,589±0,097	-0,264±0,116	0,843
Місцева	0,548±0,118	0,556±0,117	0,057±0,141	0,804
Ярославна	0,716±0,080	0,490±0,099	-0,109±0,114	0,827
Sverre	0,407±0,108	0,436±0,107	0,302±0,113	0,714
Vella	0,720±0,095	0,202±0,135	0,314±0,130	0,849
Verko	0,685±0,080	0,488±0,096	-0,123±0,109	0,797
Globus	0,594±0,098	0,499±0,106	0,011±0,122	0,780
AU-PX	0,354±0,129	0,537±0,117	0,360±0,129	0,795
Gulus	0,565±0,091	0,144±0,109	0,573±0,089	0,803
Szarvase-1	0,450±0,124	0,529±0,118	0,258±0,134	0,806
Orca	0,575±0,142	0,390±0,160	0,137±0,172	0,745

Приведені дані показують, що тіснота кореляційного зв'язку між двома ознаками в значній мірі залежить від якоїсь третьої. Розглядаючи першу колонку, можна бачити зменшення тісноти зв'язку між масою насіння рослини і числом насінин в бобі в залежності від числа бобів в китиці.

Така ж тенденція спостерігається по кореляції між масою насіння і числом бобів в китиці в залежності від числа насінин в бобі (колонка 2 табл. 1). При цьому можна бачити і сортові відмінності. В одних сортів зменшення тісноти кореляцій проявляється слабше, у інших — сильніше.

В останній колонці приводяться коефіцієнти множинної кореляції, де показана тіснота зв'язку маси насіння з рослини із двома іншими ознаками — числом бобів в китиці і числом насінин в бобі.

Дані аналізу показують, що між сортами існують певні відмінності. У одних сортів коефіцієнт множинної кореляції має нижче значення, у інших він досить високий. Цей коефіцієнт ще більш наочно показує, що рівень насінневої продуктивності рослин у всіх сортів визначається впливом цих двох ознак.

Приведені значення коефіцієнтів кореляції дозволяють судити лише про ступінь зв'язку у варіації двох чи декількох перемінних величин, або їх тісноту зв'язку, але не дозволяють судити про те, як кількісно міняється одна величина в залежності від зміни іншої. Відповідь на це питання можуть дати розраховані нами рівняння лінійної регресії, які дозволяють визначити значення функції в залежності від значення аргументу у різних сортів (табл. 2).

Таблиця 2

Рівняння лінійної та множинної лінійної регресії для різних сортозразків люцерни

Сортозразок	$Y_x = a + R_1 X$	$Y_z = a + R_2 Z$	$Y_{xz} = a + R_1 X + R_2 Z$
Вінничанка	$Y_x = 3,071 + 0,546 X$	$Y_z = 4,994 + 0,608 Z$	$Y_{xz} = 3,012 + 0,638X - 0,157Z$
Йигева 118	$Y_x = 0,430 + 0,911 X$	$Y_z = 0,811 + 1,862 Z$	$Y_{xz} = 0,941 - 0,062X + 1,965Z$
№152	$Y_x = 2,221 + 0,862 X$	$Y_z = 2,654 + 1,680 Z$	$Y_{xz} = 1,821 + 0,258X + 1,364Z$
Жидруне	$Y_x = 1,661 + 0,617 X$	$Y_z = 2,434 + 1,061 Z$	$Y_{xz} = 2,118 + 0,185X + 0,761Z$
Mega	$Y_x = 4,999 + 0,040 X$	$Y_z = 4,402 + 0,222 Z$	$Y_{xz} = 3,652 + 0,075X + 0,238Z$
Ellerslaie-1	$Y_x = 4,00 + 0,268 X$	$Y_z = 2,452 + 0,889 Z$	$Y_{xz} = 3,856 + 0,224X + 0,996Z$
Vika	$Y_x = 1,004X - 0,836$	$Y_z = 4,135 + 0,766 Z$	$Y_{xz} = -1,234 + 1,161X - 0,198Z$
Vertus	$Y_x = 0,677 + 0,597 X$	$Y_z = 2,113 + 0,814 Z$	$Y_{xz} = 1,118 + 0,382X + 0,309Z$
Місцева	$Y_x = 1,256X - 4,474$	$Y_z = 0,647 + 1,281 Z$	$Y_{xz} = 3,903 + 0,922X + 0,522Z$
Ярославна	$Y_x = 0,960X - 1,058$	$Y_z = 4,403 + 0,740 Z$	$Y_{xz} = 0,928 + 0,907X + 0,081Z$
Sverre	$Y_x = 0,209 + 0,701 X$	$Y_z = 1,504Z - 0,859$	$Y_{xz} = 1,242 + 0,362X + 0,925Z$
Vella	$Y_x = 0,267 + 0,743 X$	$Y_z = 2,765 + 1,046 Z$	$Y_{xz} = 0,581 + 0,619X + 0,201Z$
Verko	$Y_x = 1,183 + 0,679 X$	$Y_z = 1,943 + 1,510 Z$	$Y_{xz} = 0,628 + 0,340X + 1,007Z$
Globus	$Y_x = 0,717 + 0,527X$	$Y_z = 1,435 + 1,171 Z$	$Y_{xz} = 1,050 + 0,530X + 0,616Z$
AU-PX	$Y_x = 8,446 + 0,114X$	$Y_z = 6,073 + 0,379 Z$	$Y_{xz} = 7,227 - 0,222X + 0,558Z$
Gulus	$Y_x = 0,464 + 0,828 X$	$Y_z = 0,949 + 1,731 Z$	$Y_{xz} = 1,002 - 0,019X + 1,759Z$
Szarvase-1	$Y_x = 1,436 + 0,572 X$	$Y_z = 2,313 + 1,046 Z$	$Y_{xz} = 0,203 + 0,468X + 0,586Z$
Orca	$Y_x = 5,743 + 0,02 X$	$Y_z = 5,211 + 0,165 Z$	$Y_{xz} = 5,496 + 0,050X + 0,204Z$

Рівняння першої колонки показують залежність маси насіння рослини від числа бобів в китиці, а в другій колонці — від числа насінин в бобі. У більшості сортів збільшення числа бобів в китиці або числа насінин в бобі сприяє підвищенню насінневої продуктивності. Але є такі сортозразки, у яких для підвищення насінневої продуктивності вимагається значне збільшення другої ознаки.

В останній колонці представлені рівняння множинної лінійної регресії, які описують рівень насінневої продуктивності в залежності від числа бобів в китиці і числа насінин в бобі. З приведених даних можна бачити, що в окремих сортів, наприклад, у Вінничанки, насіннева продуктивність більше залежить від числа бобів в китиці, а у сортів Йигева-118, AU-PX, Ellerslaie-1 і Gulus — від числа насінин в бобі. У сорту Vika спостерігається значне збільшення числа бобів в китиці. У решти сортів підвищення рівня насінневої продуктивності можна забезпечити збільшенням двох ознак. Хоча і тут є свої відмінності, зумовлені більшим впливом тієї чи іншої ознаки.

Висновки

Таким чином, проведені дослідження показали, що між такими корелятивно зв'язаними ознаками як число продуктивних стебел і число китиць на рослині існує середній рівень міжпопуляційної та внутрішньопопуляційної мінливості. Між ознаками “число квіток в китиці”, “число бобів в китиці” і “число насінин в бобі” існує низький рівень міжпопуляційної і середній внутрішньопопуляційної мінливості.

За ознакою “маса насіння з рослини” виявлений середній рівень міжпопуляційної і високий — внутрішньопопуляційної мінливості.

При відсутності чіткої дивергенції сортозразків люцерни за ознаками насінневої продуктивності селекційне їх покращання повинно базуватися на використанні внутрішньопопуляційної мінливості.

Виявлений поліморфізм окремих популяцій люцерни (Vertus, Vella, Ellerslaie-1) за такими ознаками як “число квіток в китиці”, “число бобів в китиці” і “число насінин в бобі”. В цьому відношенні особливої уваги заслуговує сорт Ярославна, у якого цей поліморфізм найбільш чітко виражений (коефіцієнти повторюваності становили відповідно 0,41, 0,43 і 0,77), що, очевидно, зумовлено частковою його автогамією.

Показано, що результуюча ознака — насіннева продуктивність — в значній мірі залежить від досягнутого рівня селекційного покращання, головним чином, двох її складових — “число бобів в китиці” і “число насінин в бобі”. Можливості добору за цими ознаками складають 10–15%.

Література

1. *Рокицкий П.Ф.* Введение в статистическую генетику. Минск: Вышейшая школа.— 1974.— 440 с.
2. *Лысенко Н.И.* Относительная скорость роста семядольных листьев сахарной свеклы — информативный параметр для прогнозирования гетерозиса // IV съезд генетиков и селекционеров Украины. Часть 3. Тезисы докл.— К.: 1981.— С. 198–199.

3. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца.— 1980.— 587 с.

4. Помогайбо В.М., Чекалин Н.М., Изучение самонесовместимости и самосовместимости у люцерны. Использование насыщающих скрещиваний и самосовместимости в селекции сельскохозяйственных растений.— К.: Наукова думка.— 1975.— С. 195–202.

5. Помогайбо В.М. Изучение взаимосвязи между признаками у синегибридной люцерны // Цитология и генетика.— 1981.— Т.15.— №4.— С. 58–60.

Резюме

При відсутності чіткої дивергенції сортозразків люцерни за ознаками насінневої продуктивності селекційне їх покращення повинно базуватися на використанні внутрішньопопуляційної мінливості. Насіннева продуктивність в значній мірі залежить від досягнутого рівня селекційного покращення, головним чином, двох основних складових — “число бобів в китиці” і “число насінин в бобі”.

При отсутствии строгой дивергенции сортообразцов люцерны по признакам семенной продуктивности селекционное их улучшение должно базироваться на использовании внутривнутрипопуляционной изменчивости. Семенная продуктивность в значительной степени зависит от достигнутого уровня селекционного улучшения, главным образом двух составляющих — “количество бобов в соцветии” и “количество семян в бобе”.

At absence strict divergention Grade a sample of Lucerne to attributes of seed efficiency their selection improvement should be based on use Inside population of variability. The seed efficiency substantially depends on the achieved level of selection improvement mainly two compound — “quantity of beans in flowers” and “quantity seeds in a bean”.

RÁCZ F., HIDVÉGI S., SZPKE C., HADI G., PÁL M., MARTON C.L

*Agricultural Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences,
P.O.B. 19. Martonvásár, 2462 Hungary, email: raczfe@mail.mgki.hu*

POLLEN PRODUCTION OF INBRED MAIZE LINES IN DIFFERENT YEARS

The majority of maize varieties and hybrids are able to produce adequate quantity of viable pollen under various ecological circumstances, and pollen production cannot be considered as a limiting factor as far as yield is concerned (Duvick, 1997, Westgate *et al.*, 2003). However, extreme abiotic stress factors may cause flowering asynchronism, reducing the chance of fertilization or may generate the production of less viable pollens in lower quantity.

Plants are the most susceptible to decreased water supply right before and during the process of flowering. Water deprivation often results in the disorder of pollen production or even the complete lack of it (Hall *et al.* 1980, Herrero and Johnson, 1980), or may delay the development of style. The response of genotypes depends on the extent of stress, and the inherited traits of the genotype under

stress. Inbred lines are especially vulnerable to stress factors, which is manifested in pollen production and the viability of pollen grains as well.

Due to the negative correlation between pollen production and grain yield, the number of new inbred lines with tassels of insufficient size, characteristics and unsatisfactory pollen production has increased, risking safe seed production. Plant breeders often select for small tassel size to reduce the dominance of tassels over cobs (Fisher *et al.* 1987). Westgate and Basetti (1991) found that inadequate pollen production caused by small tassel size reduced yield during top cross seed production. According to Ulibelarrea *et al.* (2002) little information is available on the pollen production of modern hybrids, while tassels are significantly smaller than in the past.

Methods

Between 2002 and 2005, the pollen production of 19 inbred lines and 2 sister line crosses of Martonvásár were examined in three repetitions in split-split-plot arrangement in Martonvásár. Data were analysed using multifactorial analysis of variance in accordance with the instructions of Sváb (1967).

The soil of the field of experiment is clayey with residual forest soil. The size of plots was 3.8 m^{-1} . Artificial fertilizer containing nitrogen, phosphorus and potassium in the rate of 1:1:1 was spread on the field in the quantity of 300 kg/ha. Chemical weed control was carried out before and after emergence, and mechanical weed control was also applied.

The average temperature in June 2002 was $1.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ higher than the 30 years' average, and the amount of precipitation also exceeded the average of many years by 23 mm. The number of hot days (19) was high as well. The distribution of precipitation was uneven as most of the rainfall occurred during the second decade of the month.

The year 2003 was extremely droughty in Hungary, however, this deficiency in precipitation did not occur during flowering in July, but in August. The average monthly temperature in July was only $0.2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ higher than the 30 years' average. The amount of precipitation exceeded the average by 15.4 mm. The number of hot days was 12, therefore, this year was unfavourable in terms of flowering. The distribution of precipitation was beneficial this year.

In July 2004 precipitation was 7.8 mm less than the 30 years' average, while the average monthly temperature was $1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ lower than that. In July 2005 precipitation exceeded the 30 years' average by 23 mm, while the average monthly temperature was $0.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$ lower than that. The distribution of rainfall was more favourable in July 2005. In 2004 there were 12 extremely hot days, while in 2005 there were 9 of it. Altogether, the wet weather of July 2005 with its average hot temperatures can be considered as more advantageous concerning the flowering of maize.

Pollen was collected in pollen bags in each plot from 5 plants of the same flowering stage. The collecting of pollen was started on the day when the first anthers appeared on the tassels' main branches. Measurements were carried out until there was no measurable quantity of pollen in the bags any more. Pollen was cleaned of impurities (anthers, insects, etc.) using fine-meshed screen.

Results and discussion

Our aim was to determine the pollen producing ability of the inbred lines examined and the effect of the year of production as an environmental factor on pollen production. The total pollen production of inbred lines as well as the duration of pollen production were analysed.

Genotype had significant effect on pollen production on an average of both experimental years (Fig. 1). The total average pollen production of the experiment is 0,651 g/plant. Line_1 proved to be the most productive with its pollen production of 1,58 g/plant, while HMV5408 gave the smallest amount of pollen (0,21 g/plant) during the flowering period.

The year of production also had a significant effect on pollen production. Considering the average of the genotypes examined, pollen production was highest in the year 2004 (0.8 g/plant), and lowest in 2002 (0.51 g/plant) (Fig. 2).

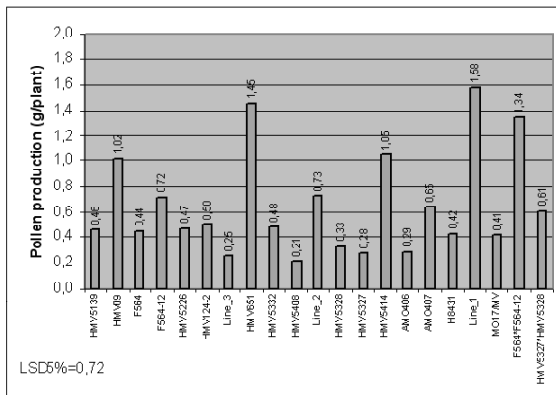


Figure 1: Pollen production of inbred lines

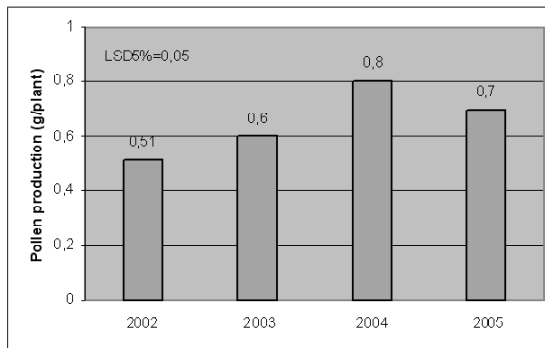


Figure 2: The effect of the year of production on the pollen production of inbred lines

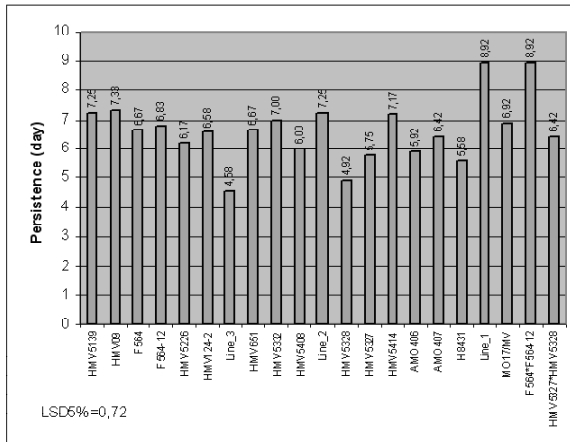


Figure 3: Persistence of inbred lines

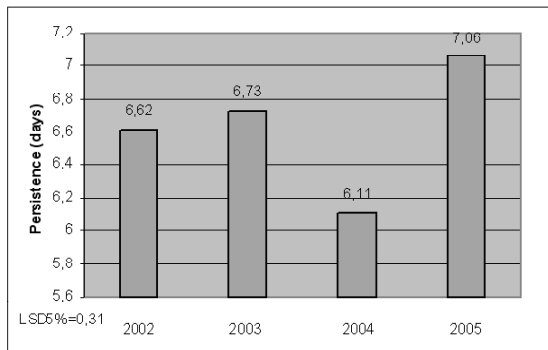


Figure 4: The effect of the year of persistence of inbred lines

Concerning persistence, significant difference was found among inbred lines on an average of the two years examined (Fig. 3). The average duration of measurable pollen shed was 6.631 days. Line_1 and F564*F564-12 were found to shed pollen for the longest time (8.92 days), while line_7 tasselled for the shortest period (4.58 days).

The year of production had significant effect on persistence as well. In 2005 pollen shed lasted 0.43 days longer on average and 0.95 days longer than in 2004 (Fig. 4). Although the differences are considerable from the aspects of agronomy, they are statistically significant.

The values are influenced not only by the absolute values of temperature and precipitation but their distribution in time as well.

Conclusions

The results of our four-year experiment show that the pollen production of the inbred lines examined was significantly influenced by both genotype and the year of production.

Similarly to the amount of pollen produced, genotype and the year of production had significant effect on persistence as well.

Wet and average hot July with more uniform distribution of precipitation promotes pollen production and the duration of pollen shed.

References

Duvick, D. N. (1997): What is yield? In G.O. Edmeades *et al.* (ed.) Developing drought and low N tolerant maize. P.332-335. Proc. Symposium, El Batan, Mexico, CIMMYT

Fisher, K.S. G.O. Edmeades, E.C. Johnson, (1987): Recurrent selection for reduced tassel branch number and reduced leaf-area density Crop. Sci. 27:1150-1187.

Hall, A.J., Ginzo, H.D., Lemcoff, J.H., Soriani, A. (1980): Water-stress before and during flowering in maize and its effects on yield, its components, and their determinants Z. Acker. Und Pflanzenbau, 149: 287-298.

Herrero, M.P., Johnson, R.R.(1980): Crop. Sci., 20:796-800.

Sváb, J. (1967): Biometriai módszerek a mezőgazdasági kutatásban. (Biometric methods in agricultural research.) Mezőgazdasági Kiadó

Uribelarrea, M. Carcova, J. Otegui, M.E. Westgate, M.E. (2002): Pollen production, pollination dynamics, and kernel set in maize Crop. Sci. 42:1910-1918.

Westgate, M. E.-Basetti, P. (1991): Proc. 45th Annual corn and sorghum research conf. American Seed Trade Assoc., p. 12-28.

Westgate, M. E.-Lizaso, J.-Batchelor, W. (2003): Quantitative relationships between pollen shed density and grain yield in maize Crop Sci. 43: 934-942.

АВАКЯН Э.Р., КУМЕЙКО Т.Б., ОЛЬХОВАЯ К.К.

Всероссийский научно-исследовательский институт риса

Россия, 350921, Краснодар, п.о Белозерное, arrri_kub@mail.ru

ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА РИСА К ПИРИКУЛЯРИОЗУ ПО СОДЕРЖАНИЮ КРЕМНЕЗЕМА

Одним из важнейших направлений в селекции риса является выведение сортов устойчивых к пирикуляриозу. Гриб *Piricularia Oryzae* Savara поражает посевы риса, и потери урожая при этом могут превышать 30%. Обладая мощным ферментативным аппаратом, грибок воздействует на клетку, что приводит к нарушению целостности растительного организма, проявляющемуся не только в механическом повреждении, но и в расстройстве физиолого-биохимического метаболизма, конечным результатом которого может быть гибель растения. Растение риса — саморегулирующаяся система, способная во многих случаях справиться с неблагоприятными внешними воздействиями, если они не носят запредельный характер.

Важным показателем устойчивости риса к пирикуляриозу является содержание кремнезема (SiO_2), которое можно определять в листовых пластинках (проростков, вегетирующих растений), покровных чешуях зерновок риса. Кремний функционально играет важную роль в метаболизме растения. Присутствие его в тканях риса обеспечивает их высокую механическую прочность. Утолщение кремне-целлюлозного слоя эпидермальных тканей повышает устойчивость к болезням и вредителям. Сложный комплекс, который кремний образует с другими компонентами клеточной стенки, устойчив к энзимам патогена, что препятствует проникновению гиф гриба пирикулярии и других грибов внутрь клетки; кремний повышает окислительно-восстановительный потенциал клеточного сока риса, ингибируя развитие патогена. Определение содержания (SiO_2) в различных органах и тканях риса позволит отобрать и использовать затем в селекционной практике исходный материал с заведомо ценными признаками — устойчивостью к болезням и вредителям, к полеганию, к повышенным — пониженным температурам, к засолению и, как следствие, с повышенной продуктивностью.

Цель исследования

Изучить влияние содержания кремнезема в селекционных образцах риса на устойчивость к пирикуляриозу.

Материалы и методы

В качестве объектов исследования использовали сорта и сортообразцы коллекции ВНИИ риса. Содержание кремнезема определяли весовым методом [1].

Результаты и обсуждение

В листовых пластинках проростков сортов и сортообразцов риса содержание кремнезема различно. У устойчивых форм оно выше, чем у восприимчивых и варьирует в пределах от 4 до 7%. Так, устойчивые формы Аметист,

Лиман, Хазар, Изумруд, Лидер, ВНИИР 7609, ВНИИР 7607 содержали SiO_2 4,01; 6,10; 6,20; 5,50; 6,20; 4,30; 4,01% соответственно. У неустойчивых форм ВНИИР 7617, ВНИИР 7653, ВНИИР 7679, ВНИИР 7718, ВНИИР 18 оно составляло 2,40; 3,60; 3,40; 2,70; 3,40% соответственно. Аналогичный характер по содержанию кремнезема наблюдали в покровных чешуях изучаемых сортов риса. Так, в покровных чешуях сортов и сортообразцов Регул, ВНИИР 7717, ВНИИР 7819, Аметист, Лиман, ВНИИР 8125, Хазар, Лидер содержание SiO_2 составляло 15,30; 15,70; 16,00; 16,30; 16,70; 17,10; 18,05; 19,90%, а в зерновках — 0,18; 0,13; 0,16; 0,28; 0,15; 0,17; 0,17; 0,09% соответственно. Полученные результаты исследований по оценке исходного материала риса на данный признак позволяют отбирать соответствующие формы с повышенным содержанием SiO_2 для дальнейшей селекционной работы.

Выводы

Содержание кремнезема в образцах (листовые пластины проростков, покровные чешуи) выше у устойчивых к пирикулярриозу форм, чем у неустойчивых.

Оценка исходного материала на устойчивость к пирикулярриозу по содержанию кремнезема позволяет отобрать наиболее перспективные формы на этот признак.

Литература

1. *Yoshida S. Laboratory manual for Physiological studies of rice // 2-nd ed. Los Banos Laguna Philippines, 1979.— P. 70.*

Резюме

Експериментально показано підвищенне вмісту кремнезема в листових пластинках проростків рису, покровних чешуях різних за стійкістю к пирикулярриозу форм рису і можливості використання цього показателя для оцінки вихідного селекційного матеріалу.

Higher SiO_2 content in rice germinant lamina and cover chaff of different blast resistant rice forms and possibilities of using this trait in evaluation initial breeding material have been experimentally showed.

АДАМЕНКО Д.М., ПОЛЩУК В.В., ЯЦЕНКО А.О., СУХАНОВ С.В.

Інститут коренеплідних культур НААН України,

Україна, 20300, м. Умань, вул. Інтернаціональна, 4, e-mail: fiss2000@um.ck.ua

ВИХІД МАТОЧНИХ КОРЕНЕПЛОДІВ ЗС КОМПОНЕНТА БУРЯКУ ЦУКРОВОГО ЗАЛЕЖНО ВІД ГУСТОТИ ПОСІВІВ

Важливою ланкою при вирощуванні насіння гібридів буряку цукрового є вирощування маточних коренеплодів компонентів гібрида. При цьому головним завданням є одержання якомога більше вирівняних кондиційних садивних коренеплодів.

Головним фактором, який впливає на врожайність, коефіцієнт розмноження і якість насіння буряку цукрового є вихід маточних коренеплодів з одиниці площі посіву, який залежить від густоти рослин у період збирання. У насінництві використовують садивні коренеплоди масою від 150 г до 600 г. При цьому встановлено, що маса коренеплодів істотно впливає на морфологічні ознаки насінника. Так, на насінниках, які були вирощені з коренеплодів масою 30–100 г формувалось 5–6 квітконосних пагонів, а у рослин, які отримані з коренеплодів масою 150–600 г нараховувалось до 10 квітконосних пагонів. Врожай насіння та його якість певною мірою зумовлюються масою маточних коренеплодів [1].

Насінники, вирощені з коренеплодів масою 10–50 г поступаються за врожайністю насінникам, які були вирощені з крупних коренеплодів (понад 150 г) на 12–13%. Даний недолік компенсується щільною схемою садіння дрібних коренеплодів, що є особливо актуальним при розмноженні вихідних селекційних матеріалів [1].

Тому однією з головних селекційних робіт, уміле виконання яких є основою культури буряку цукрового і зумовлює майбутні її результати слід вважати добір маточних коренеплодів. При цьому слід зазначити, що велике значення надається формі коренеплодів, їх розмірам і продуктивним властивостям, які зумовлені агротехнікою вирощування і спадковими особливостями. Крупні коренеплоди, збільшуючи число стебел, ослаблюють силу кожного окремого з них. Менша кількість стебел у дрібних коренеплодів компенсується більш енергійним галуженням їхніх квітконосних верхівок. Тому врожай насіння на одне основне стебло (першого порядку) зростає зі зменшенням маси коренеплоду, особливо в сприятливих умовах вегетації.

При культурі маточних коренеплодів своєчасність сівби — важливий фактор, який зумовлює повноту, потужність і рівномірність сходів, густоту стояння рослин перед збиранням, вихід посадкових коренеплодів [2].

Матеріали і методи

Варіанти досліду закладали влітку, а саме наприкінці першої декади липня, відповідно до рекомендацій щодо застосування літніх посівів, завдяки яким вдається отримувати біологічно активні коренеплоди, не уражені хворобами (церкоспороз та борошниста роса) [3].

Метою досліджень було встановлення зв'язку виходу кондиційних коренеплодів з густотою посівів 3С компоненту гібридів буряку цукрового. При цьому було вивчено варіанти з густотою стояння рослин — 5 шт./м.п. (110–111 тис. шт./га) — варіант 1; 8 шт./м.п. (160–170) — варіант 2; 10 шт./м.п. (210–220 тис. шт./га) — варіант 3. Контрольний варіант закладали з густотою стояння рослин — 5 шт./м.п. в рекомендовані для буряка строки (1–2 декади квітня). Густоту рослин формували вручну після отримання повних сходів.

Площа ділянки — 13,5 м², повторність — триразова. Кондиційними вважали коренеплоди, маса яких на момент збирання (третьа декада жовтня) становила 50–300 г.

У польових умовах на маточних посівах ЗС компонента буряку цукрового визначали:

- рівномірність розміщення рослин після одержання повних сходів;
- густоту рослин у фазі першої пари листків та перед збиранням коренеплодів;
- ураженість хворобами та пошкодження шкідниками [4];
- фракційний склад маточних коренеплодів за масою: до 50 г, 50–100 г, 100–150 г, 150–200 г, 200–250 г, 250–300 г та 300 г і більше.

Результати та обговорення

Як відомо, лінії О-типу отримують в умовах примусового самозапилення, яке призводить до зниження показників продуктивності, в тому числі і насінневої (кількість зібраного насіння з одного насінника мізерна). Тому важливим питанням є отримання якомога більшої кількості кондиційних садивних коренеплодів при розмноженні компонента гібридів.

Одержання більшої кількості кондиційних коренеплодів з одиниці площі — шлях до підвищення коефіцієнту виходу посадкового матеріалу і коефіцієнту розмноження насіння, що є особливо цінним при розмноженні вихідних селекційних матеріалів. Це підтверджено досвідом насінництва гібридів буряку цукрового багатьох країн, де для садіння використовуються невеликі коренеплоди масою 20–200 г [5].

Спостереження за динамікою появи сходів дало змогу встановити, що за сівби ЗС компонента буряку цукрового весняним посівом на 4-й день обліку було зафіксовано 2,2 шт./м погонний рядка, водночас як за літнього строку сівби було 3,1 рослини ЗС компоненту на метр погонний (табл. 1).

Суттєвої різниці в інтенсивності появи сходів залежно від строків сівби не спостерігали.

Розмноження компонентів вихідних форм слід спрямовувати на найбільш повну реалізацію спадкових особливостей генотипу. Це насамперед зумовлено густотою і рівномірністю розміщення рослин, агротехнікою вирощування, збирання та зберігання коренеплодів. Важливим, при цьому, є дотримання оптимальної густоти та рівномірності розміщення рослин, що значно впливає на вихід ділових коренеплодів, їх біологічну і насінневу продуктивність. Також слід враховувати, що при пониженій густоті рослин отримуємо коренеплоди зі збільшеною масою, що негативно впливає на якість механізованого садіння насінників. Однак, ці труднощі усуваються або зменшуються при вирощуванні коренеплідного матеріалу масою 200–300 г [6].

Таблиця 1

Динаміка появи сходів залежно від строків сівби ЗС компоненту

Строк сівби	Кількість сходів, шт./м погонний, на день:		
	4-й	10-й	14-й
Весняний	2,2	9,8	11,2
Літній	3,1	10,2	12,6

Таблиця 2

Фракційний склад маточних коренеплодів за масою одного коренеплоду, г

Густота стояння рослин	Відсоток коренеплодів за масою						
	<50	50–100	100–150	150–200	200–250	250–300	>300
5 шт./м. п. — весняний посів	—	7,3	9,2	12,2	18,3	42,9	10,1
5 шт./м. п.	1,2	11,2	25,8	42,1	15,3	3,5	0,9
8 шт./м. п.	4,6	13,4	27,6	38,6	13,6	2,2	—
10 шт./м. п.	6,8	16,6	30,5	30,6	13,6	1,9	—

Літні посіви впливають на ступінь розвитку рослин перед збиранням. Через різну тривалість періоду вегетації посівів при літній сівбі маса листків значно перевищує масу коренеплодів. Це свідчить, що ростові процеси у коренеплодах при даних строках сівби тривають до самого збирання.

Нашими дослідженнями встановлено, що коренеплоди, отримані від літніх посівів були вирівняні за масою (табл. 2). Найбільший вихід маточних коренеплодів при цьому отримано, в основному, за рахунок збільшення коренеплодів масою 50–100 г. Кількість листків на одній рослині перед збиранням за весняних строків сівби становила 16–23 шт., за літнього посіву — 18–26 шт.

Також слід зазначити, що за вищезгаданих строків сівби селекційних матеріалів створюються сприятливіші умови для росту і розвитку рослин, що позитивно позначається на підвищенні енергії проростання та прискорює появу сходів. Окрім того, рослини маточних буряків стійкіші до ураження кореневими гнилями, що сприяє кращому збереженню у зимовий період.

Це дає підстави зробити висновок, що при загущеному розміщенні рослин в рядку їх коренеплоди мали здебільшого ксеноморфну структуру, з середньою вагою на 25–30% нижчою, ніж при звичайній густоті стояння рослин. Вихід кондиційних коренеплодів, при цьому, становив 65–70% від загальної кількості зібраних з ділянки рослин.

У варіанті з густотою стояння рослин 160–170 тис. шт./га вихід кондиційних коренеплодів був дещо більшим і становив 70–75% від загальної кількості та відмічено більшу кількість рослин масою 150–250 г.

Найбільшу кількість кондиційних коренеплодів отримано при загальному прийнятій густоті стояння рослин — 110–111 тис. шт. на гектар — 75–85% з середньої масою коренеплоду до 200 гр.

Висновки

Для отримання кондиційних маточних коренеплодів з високим коефіцієнтом виходу якісного насіння слід формувати густоту стояння рослин з таким розрахунком, щоб на момент збирання вона становила 110–111 тис. шт. на гектар. При густоті стояння рослин 5 шт./м.п. на момент збирання можливе отримання коренеплодів вагою більш як 300 гр., що може привести до зменшення коефіцієнту виходу кондиційних коренеплодів.

При висаджуванні коренеплодів масою 50–100 і 100–150 г, отриманих за загущеного вирощування маточників, садивний матеріал буде використано на 93,2%, а коефіцієнт виходу кондиційних коренеплодів збільшиться в 1,5 рази.

Література

1. *Чернышов А.Т.* Повышение эффективности использования посадочных корнеплодов и продуктивности гибридных семян / А.Т. Чернышов, Н.В. Куликова // Сахарная свекла.— 2008.— №3.— С. 18–19.
2. *Сологуб Ю.М.* Способи підвищення коефіцієнта виходу маточних коренеплодів / Ю.М. Сологуб // Цукрові буряки.— 2006.— №3.— С. 14–15.
3. *Мельник Д.С.* Пересадний метод вирощування насіння цукрових буряків: маса і густина пересаджуваних маточників / Д.С. Мельник // Цукрові буряки.— 2007.— №4.— С. 6–7.
4. Методика державного сортовипробування сільськогосподарських культур: Загальна частина / Під ред. В.В. Волкодава.— К., 2000.— Вип.1.— 100 с.
5. *Зуєв М.М., Курило В.Л., Гумендик М.Я.* Вплив густоти рослин на агрофізичні параметри коренеплодів і якість збирання // Цукрові буряки.— 2001.— №2(20).— С. 12–14.
6. *Роїк М.* Буряки / М. Роїк.— К.: ХХІ вік—РА ТРУД.— Київ, 2001.— 320 с.

Резюме

Важливою ланкою селекційних досліджень зі створення гібридів буряка цукрового є розмноження вихідних селекційних матеріалів. При цьому, враховуючи малу кількість насіння селекційних зразків, головним завданням є одержання якомога більше вирівняних кондиційних садивних коренеплодів. В статті наведено результати досліджень з вивчення питання виходу кондиційних коренеплодів ЗС компоненту залежно від густоти стояння рослин на момент збирання коренеплодів.

Важным звеном селекционных исследований по созданию гибридов сахарной свеклы есть размножение исходных селекционных материалов. При этом, учитывая малое количество семян селекционных образцов, главной задачей есть получение как можно большего количества кондиционных маточных корнеплодов. В статье приведены результаты исследований изучения вопроса выхода кондиционных корнеплодов ЗС компонента относительно густоты стояния растений на момент уборки.

Reproduction of parent selection plants is an important parts of the selection research in creating hybrids of sugar beet. Considering the limited quantity of seeds in the selection plants is the main task in getting most of the conditioned planting roots. The article gives the research results in the study of the conditioned planting roots yield of O-type depending on the crop density at the harvest moment of roots.

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

*Селекционно-генетический институт-Национальный центр семеноведения
и сортоизучения УААН, Украина, 65036, Одесса, Овидиопольская дорога, 3,
olgamolod@ukr.net; adam@paco.net*

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ОСНОВНЫХ БИОХИМИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ СЕМЯН НУТА, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ИХ ПИТАТЕЛЬНУЮ ЦЕННОСТЬ

Нут (*Cicer arietinum* L.) является исключительно древней культурой, широко распространенной во многих странах Европы, Азии и Африки. Нут везде используется как пищевое растение. Белок нута характеризуется более высокими пищевыми достоинствами по сравнению с белками других бобовых культур. Кроме того, мука нута широко используется в кондитерской промышленности как добавка к различным пищевым смесям для повышения их пищевой и вкусовой ценности [1].

Исходя из этого, основной задачей данного исследования было изучение количественного и качественного состава основных биохимических компонентов семян нута — белков, липидов, углеводов и антипитательных веществ, определяющих их пищевую ценность, что даст возможность разработать новые подходы к решению проблемы использования нута в качестве продукта питания.

В работе представлен анализ коллекции 6 сортов нута, предоставленных отделом селекции, генетики и семеноводства зернобобовых культур СГИ. Содержание белка, жира, сахаров, клетчатки, зольных элементов, активность ингибитора трипсина (ИТ), липоксигеназы (ЛОГ) и лектинов в муке определяли стандартными методами [2, 3, 4]. Аминокислотный состав белков и компонентный состав сахаров определяли на анализаторах фирмы “Hitachi” и “Shimadzu” [5]. При фракционном разделении запасных белков нута на 7S и 11S фракции за основу был взят метод Попелло И.А., Сучкова В.В. и др. в нашей модификации [6].

В результате проведенных исследований показано, что взятые в изучение сорта нута, незначительно различаются по содержанию белка (min 17,4%, max 19,7%), однако по данным литературы, диапазон варьирования по этому показателю в семенах нута составлял от 15,0 до 29,6% (табл.). Учитывая то, что нут является, прежде всего продовольственной культурой, особый интерес представляют данные аминокислотного состава белка, так как питательная ценность семян определяется не только количеством белка, но и его сбалансированностью по аминокислотному составу.

Белки семян нута, как и белки других бобовых культур, по нашим данным, содержат незначительное количество серосодержащих аминокислот и триптофана, но зато много лизина, содержание которого сравнительно мало у зерновых культур. Кроме того, белки нута у сортов в данной коллек-

Биохимическая характеристика сортов нута

Сорт	Белок, %	Влага, %	Жир, % на с.в.	ИТ, г/кг	ЛОГ, ΔЕ/мг	Клетчатка, %	Зола, %	Углеводы, %	Лектины, мкг/(мг.б.) ⁻¹	Содержание, в % от белка	
										7S	11S
Ангей	19,7±0,23	8,5±0,057	7,7±0,045	1,49±0,02	0,43±0,005	3,3±0,02	3,0±0,05	50,1±0,79	0,0007±0,00001	35,0±0,23	41,1±0,45
Пегас	17,4±0,12	8,3±0,042	6,5±0,037	1,14±0,03	0,58±0,008	6,7±0,04	2,8±0,03	47,0±0,85	0,013±0,0005	28,9±0,19	26,6±0,29
Память	19,6±0,18	8,5±0,36	7,3±0,029	1,77±0,07	0,55±0,007	3,3±0,01	3,0±0,04	47,0±0,91	0,0024±0,0003	37,7±0,23	36,7±0,27
Розанна	18,6±0,19	8,5±0,043	7,5±0,036	1,56±0,04	0,54±0,003	3,6±0,03	2,9±0,01	46,8±0,76	0,0012±0,0002	35,9±0,32	43,8±0,37
Буджак	18,8±0,15	8,6±0,023	8,0±0,026	1,56±0,06	0,51±0,004	2,8±0,02	2,9±0,02	49,4±0,89	0,0023±0,0002	34,0±0,28	45,4±0,31
Триумф	17,6±0,13	8,1±0,14	7,4±0,031	1,42±0,03	0,67±0,009	3,5±0,03	2,8±0,03	50,5±0,85	0,0013±0,0003	35,5±0,24	44,5±0,32
Min	17,4	8,1	6,5	1,14	0,43	2,8	2,8	46,8	0,0007	28,9	26,6
Max	19,7	8,6	8,0	1,77	0,67	6,7	3,0	50,5	0,013	37,7	45,4
Среднее	18,6±0,39	8,4±0,074	7,4±0,20	1,49±0,084	0,55±0,031	3,8±0,57	2,9±0,036	48,4±0,70	0,34±0,019	34,5±1,21	39,7±2,91

ции также содержали в 1,5–2 раза меньше, чем у сои таких аминокислот, как тирозин, лизин и изолейцин. По содержанию других аминокислот белки нута можно характеризовать позитивно.

На сегодняшний день хорошо изучены запасные белки семян сои, гороха и фасоли, а о запасных белках других родов и видов бобовых культур известно немного. Глобулины семян *Cicer argetinum*, по данным Джексона и др.[7], аналогичны глобулинам семян *Pisum sativum* и *Vicia faba*. Они состоят из легумина (11S) и вицилина (7S). Качество белков семян нута, по данным литературы, определяется соотношением 7S и 11S фракций глобулинов, так как они характеризуются неодинаковым аминокислотным составом [8, 9, 10].

С помощью разработанного в лаборатории метода было проведено выделение 7S и 11S глобулиновых фракций с последующей идентификацией с использованием метода электрофореза в полиакриламидном геле. В результате проведенных исследований установлено, что сорта нута, взятые в изучение, отличались по содержанию 7S и 11S глобулинов. Содержание 7S глобулинов у сортов нута колебалось в интервале 28,7–37,7%, а по содержанию 11 S глобулинов отмечались более значительные сортовые различия 26,6–45,4% (табл.). Электрофоретический метод исследования 11S и 7S фракций, выделенных из семян нута, позволил выявить некоторые различия в компонентном составе этих белков. Как видно из данных электрофореграммы, 7S глобулиновая фракция в своём составе, в зависимости от сорта, содержит от 20 до 23 белковых компонентов, в то время как фракция 11S — от 21 до 25 белковых полос. При этом следует отметить, что хотя 7S и 11S глобулины, по данным электрофоретического анализа, состоят из 3-х основных белковых блоков с молекулярной массой 97–50, 50–35 и 35–25 кД, при этом они характеризуются неодинаковым их количественным распределением по белкам. Так, у фракции 11S основная масса белковых полос сосредоточена в средне- и низкобелковой зоне, в то время как у фракции 7S основная масса белковых полос регистрировалась в высоко- и среднебелковой зоне. Исключение составлял сорт Антей (1 трек), у которого отмечалось значительное содержание белков в зоне с молекулярной массой 19–25 кД (рис.).

В семенах нута отмечался высокий уровень суммарных углеводов и их содержание у изучаемых сортов колебалось в интервале 46,8–50,5%. Данные по изучению компонентного состава сахаров показали, что сорта нута значительно различались по содержанию таких олигосахаридов, как сахароза, стахиоза и рафиноза, количество которых необходимо учитывать при использовании семян нута для приготовления продуктов питания.

По содержанию жира нут занимает второе место после сои среди зернобобовых культур, при этом его суммарные липиды характеризуются высокими пищевыми достоинствами [8]. Содержание жира в семенах у изучаемых сортов нута колебалось в интервале от 6,5 до 8,5%. По уровню клетчатки выделялись сорта Пегас и Буджак (6,7 и 2,8% соответственно), а у остальных сортов её содержание находилось практически на одном уровне (табл.).

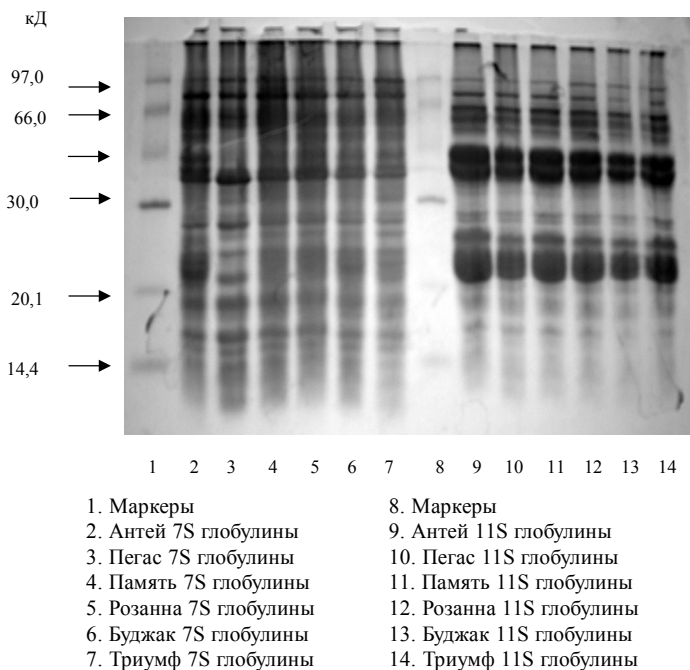


Рис. Электрофорез 7S и 11S белков нута в 15% ПААГ

К антипитательным веществам в семенах нута следует отнести ИТ, лектины и ЛОГ, которая участвует в окислении ненасыщенных жирных кислот и в-каротина, приводящем к появлению нежелательных привкусов и запахов в продуктах. Как показали наши исследования, содержание ИТ у изучаемых сортов нута колебалось в интервале 1,14–1,77 г/кг, что значительно ниже, чем в семенах сои и гороха. Активность лектинов в семенах нута очень низкая ($0,0007–0,013$ (мкг/мг.б)⁻¹). Электрофоретический анализ лектинов, выделенных из семян нута, позволил установить отсутствие полиморфизма по этим белкам. Активность ЛОГ в семенах нута у изучаемых сортов колебалась в интервале 0,4388–0,6402 ЕА, что практически соответствует уровню её активности в семенах сои (0,221–0,57 ЕА).

Анализируя представленные в статье данные, следует отметить, что по содержанию белка семена нута уступают семенам других бобовых культур. В тоже время они обогащены суммарными липидами, которые характеризуются высокими питательными достоинствами и обеднены клетчаткой, а, как известно, наличие этих двух факторов имеет большое значение при составлении пищевых рационов. Заслуживают внимания значительные сортовые различия по содержанию 7S и 11S белков, соотношение которых в запасных белках нута существенно влияет на его питательную ценность.

Полученные результаты представляют интерес для селекционеров, ведущих исследования в направлении создания сортов нута, обладающих высокой питательной ценностью.

Литература

1. *Клименко В.Г.* Белки семян нута.— Кишинев:Штиинца, 1978.— С. 198–245.
2. Инструкция к прибору Kjeltec Auto1030 Analyzer (“Tecator”, Швеция).
3. *Борисова И.Г., Чепуренко Н.В., Будницкая Е.В.* Разделение молекулярных форм липоксигеназы гороха / Биохимические методы.— М.— 1980.— С. 34–39.
4. *Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.И.* Методы биохимического исследования растений.— Ленинград: Агропромиздат, 1987.— 430 с.
5. Инструкции к анализатору аминокислот “Hitachi” и газовому хроматографу “Shimadzu”.
6. *Попело И.А., Сучков В.В., Грибнер В.Я., Толстогузов В.В.* Выделение и очистка 11S глобулинов из семян кормовых бобов и гороха // Прикладная биохимия и микробиология.— 1988.— Т.24, вып. 1.— С. 50–55.
7. *Jackson P., Boulter D., Thurman D.A.* A comparison of some properties of vicilin and legumin isolated from seed of *Pisum sativum*, *Vicia faba* and *Cicer arietinum*.— New Phytol.— 1969.— 68.— P. 25–31.
8. *Массе Д., Пернолле Д.К.* Химия и биохимия бобовых растений.— М.— 1986.— С. 111–193.
9. *Адамовская В.Г., Молодченкова О.О., Сичкарь В.И., Цисельская Л.Й., Сагайдак Т.В.* Сравнительная характеристика белково-ферментного комплекса семян сои и гороха/ Збірник наукових праць “Фактори експериментальної еволюції організмів”.— 2009.— Т.6.— С. 106–108.
10. *Алексеев А.Ю., Сичкарь В.И., Мусатова А.И.* Консерватизм глицина в семенах сои культурной и дикой уссурийской // Генетика.— 1985.— №7.— Т.21.— С. 1185–1191.

Резюме

Приведены результаты исследования количественного и качественного состава основных биохимических компонентов семян нута, определяющих их питательную ценность. Изучен компонентный состав основных белков глобулиновой фракции: легумина (11S) и вицилина (7S). Показаны значительные сортовые различия по содержанию 7S и 11S белков. Полученные результаты могут быть использованы селекционерами при отборе сортов нута с высокой питательной ценностью.

Наведені результати дослідження кількісного та якісного складу основних біохімічних компонентів насіння нуту, які визначають їх харчову цінність. Вивчений компонентний склад основних білків глобулінової фракції: легуміна (11S) та віциліна (7S). Показані значні сортові відмінності за вмістом 7S та 11S білків. Отримані результати можуть бути використані селекціонерами при відборі сортів нуту, які мають високу харчову цінність.

The results of research of quantitative and qualitative composition of basic biochemical components of chick pea seeds determining their nourishing value is adduced. Component composition of basic proteins of globulin fraction of legumin (11S) and vicilin (7S) is studied. It is showed that the varieties of chick pea substantially differentiate by content of 7S and 11S proteins. Obtained results can be used by breeders at the selection of chick pea varieties with high nourishing value.

АЛЕКСЕЕВА Е.И.

*ГНУ Центральный ботанический сад НАН Беларуси,
Беларусь, 220012, г. Минск, ул. Сурганова, 2В, helena_aleks@mail.ru*

ПЕРСПЕКТИВЫ ПЕРЕРАБОТКИ ЗЕРНА АМАРАНТА НА КРАХМАЛ

Производство и потребление крахмала в мире непрерывно растет и занимает одно из ведущих мест в экономике промышленно развитых стран. Для Белоруссии восстановление и увеличение объемов выработки крахмала становится проблемой, так как импорт этого продукта в последние годы составил более 70% его общего потребления. Поэтому вовлечение в переработку на крахмал отечественного зернового сырья — пшеницы, ржи и ячменя, а также нетрадиционных видов крахмалоносов является актуальной народно-хозяйственной задачей.

К наиболее перспективным видам нетрадиционного растительного сырья для получения крахмала и крахмалопродуктов относится амарант, содержащий уникальные по химическому составу полисахаридные, липидные, витаминные компоненты, микро и макроэлементы, биологически активные вещества.

Основные исследования и были направлены на возделывание, выведение новых сортов амаранта, перспективных для выращивания по климатическим условиям, создания экологически безопасных и прогрессивных технологий его переработки, реализуемых с минимальными производственными и энергетическими затратами.

Материалы и методы

В качестве объекта исследований и разработки технологии выделения крахмала были выбраны белосемянные сорта амаранта, вида *A. hypochondriacus*: Сэм, Крепыш и Кизлярец.

Сорт **Кизлярец** — растение высотой 117–161 см. Стебель ребристый. Кустистость слабая. Лист яйцевидно-эллиптический, светло-зеленый. Соцветие — метелка, амарантовой формы, прямая, средней плотности, желто-зеленая, при созревании — красная. Семена округлые, светло-желтые. Средняя урожайность сухого вещества — 77,2 ц/га. Vegetационный период от всходов до уборки на корм — 57–72 дня, на семена — 80–114 дней.

Сорт **Крепыш** — скороспелый сорт. Период от всходов до потребительской спелости 70–80 дней. Высота растения 120–140 см. Лист зеленый, нежный, сочный. Соцветие прямостоячее, плотность средняя, окраска от светло- до темно-коричневой с вкраплением красного цвета. В листьях содержится 14–15% белка. Урожайность зеленой массы 2,5–3 кг/кв.м, сухой массы — 0,25–0,3 кг/кв.м.

Сорта разработаны в ГНУ ВНИИССОК, Россия.

Сорт **Сэм** разработан в Харьковском Государственном аграрном университете им. В.В. Докучаева. Создан путем индивидуального отбора из образца

A. hypochondriacus (Panishmen). Занесен в Реестр сортов растений Украины в 2002 г.

Растение высотой до 128 см, стебель и листья красные. Метелка красная, развесистая, длиной 47 см. Среднеспелый — 110 дней. Содержимое белка в семенах — 19,5%, масла — 6,7%. Урожайность семян до 25 ц/га. Установлена противовоспалительная активность и протеактивный эффект масла относительно развития экспериментальной инсулинорезистентности.

Получение крахмала из зерна сорта Крепыш проводили на лабораторной установке “завод на столе”, с применением сернисто-кислотного и щелочного способов. Отличие сернисто-кислотного способа от щелочного заключалось в замочном реагенте. При сернисто-кислотном способе в качестве реагента для замачивания зерна использовался пиросульфит натрия, при щелочном — едкий натр.

Замачивание навески зерна (75 г) в 0,4%-ном растворе пиросульфита натрия в течение 48 часов при температуре 45–50 °С в стеклянных банках. Для поддержания стабильной температуры замочного реагента банки помещали в сушильный шкаф. В процессе замачивания содержимое банок периодически встряхивали для равномерного распределения замочного



Рис. 1. Принципиальная схема переработки зерна амаранта на лабораторной установке “завод на столе” по сернисто-кислотному способу

реагента между зёрнами. Соотношение массы зерна и раствора пиросульфита натрия составляло 1:3.

От замоченного зерна отделяли экстракт на капроновом сите №70. Затем зерно в измельчалось в блендере “Mulinex”, модель BS-7537, продолжительность составила 8 мин. В блендер к навеске замоченного зерна вводили 100 мл тёплой воды. Выделение из измельчённой массы мезги и промывку мезги от свободных зёрен крахмала осуществляли на капроновом сите №70 (размер ячеек 93 ± 9 мкм) восьмикратно, используя на каждую промывку 100 мл воды с температурой 35–40 °С. Промытую мезгу высушивали в сушильном шкафу при температуре 60 °С. Высушенную мезгу взвешивали и определяли в ней массовую долю сухих веществ и крахмала. Белково-крахмальную суспензию разливали в цилиндры и ставили в холодильник для отстаивания. Отделение белка и растворимых веществ от крахмала осуществляли на центрифуге К-70 Janetzki, частота вращения ротора которой составляет от 1000 до 6000 об/мин, а максимальный фактор разделения — 7300.

Исследовали процесс отделения белка и растворимых веществ от крахмала при частоте вращения ротора 1500, 3000 и 4000 об/мин.

Продолжительность обработки суспензии крахмала и белка в поле центробежных сил составляла 5 мин при 4000 и 3000 об/мин и 8 мин при 1500 об/мин.

Верхний слой (глютен) отделяли от слоя крахмала с помощью шпателя. Крахмал разводили тёплой водой в суспензию и повторно центрифугировали. От слоя осевшего крахмала шпателем отделяли верхний слой (глютен), крахмал разводили тёплой водой в суспензию и опять центрифугировали.

После третьего отделения глютена от крахмала, осадок крахмала разводили тёплой водой до концентрации сухих веществ 25 °Бр и обезживали под вакуумом на воронке Бюхнера до влажности 45–50% с целью отделения от крахмала растворимых веществ.

Обезвоженный крахмал высушивали в сушильном шкафу при температуре 45–48 °С, взвешивали и определяли в нём массовую долю сухих веществ и белка.

Концентрация сухих веществ в суспензии, поступающей на три ступени центрифугирования, составляла 9–10°Бр; рН суспензии — 4,1–4,3; температура — 35–40 °С.

Глютен, полученный при каждой очистке крахмала, находящегося в пробирке, объединяли и высушивали при температуре 60 °С, взвешивали и определяли в нём массовую долю сухих веществ и крахмала. Жидкий экстракт взвешивали, по рефрактометру УРЛ-1 определяли содержание сухих веществ в нём и находили количество сухих веществ этого продукта. Процессовую воду замеряли по объёму и по рефрактометру определяли в ней количество сухих веществ.

Отношение массы абсолютно сухих веществ крахмала, мезги, глютена, экстракта и процессовой воды к массе абсолютно сухих веществ навески

зерна, поступающего на замачивание, выраженное в процентах, называется выходом сухих веществ продуктов.

$$B = (P \cdot 100) / H, \%, \quad (1)$$

где В — выход продукта из сырья, %; П — масса сухих веществ полученного продукта (г, кг, т); Н — масса сухих веществ навески сырья, взятого для переработки (г, кг, т).

Для проведения морфологического анализа зерен крахмала были сделаны микрофотографии крахмала при увеличении 1: 5000 раз.

Результаты и обсуждение

При 1500 об/мин разделения суспензии на крахмальную и белковую фракции не наблюдалось, суспензия также не сгущалась; при 3000 об/мин осадок был неплотным, фильтрат имел высокую концентрацию сухих веществ.

При 4000 об/мин происходило сгущение суспензии и разделение осадка на белковую и крахмальную фракции.

Результаты переработки по сернисто-кислотному и щелочному способам приведены в таблицах 1 и 2.

Установлено, что при переработке зерна амаранта по сернисто-кислотному способу выход крахмала составил 41,9%, белка 0,78%, при переработке по щелочному способу — 37,6%, белка — 0,61%.

Таблица 1

Результаты переработки зерна амаранта по сернисто-кислотному способу

Продукты переработки зерна амаранта по сернисто-кислотному способу								
Экстракт	Мезга		Глютен		Крахмал		Процессовая вода	
выход, % к СВ зерна	выход, % к СВ зерна	массовая доля крахмала, % на СВ мезги	выход, % к СВ зерна	массовая доля крахмала, % на СВ глютена	выход, % к СВ зерна	массовая доля крахмала, % на СВ крахмала	выход, % к СВ зерна	массовая доля крахмала, % на СВ
11,6	17,6	24,9	24,5	51,8	41,9	0,78	4,4	27,3

Таблица 2

Результаты переработки зерна амаранта по щелочному способу

Продукты переработки зерна амаранта по щелочному способу									
Экстракт	Мезга		Щелочно-белковая жидкость		Глютен		Крахмал		Процессовая вода
выход, % к СВ зерна	выход, % к СВ зерна	массовая доля крахмала, % на СВ мезги	выход, % к СВ зерна	массовая доля крахмала, % на СВ	выход, % к СВ зерна	массовая доля крахмала, % на СВ глютена	выход, % к СВ зерна	массовая доля крахмала, % на СВ крахмала	выход, % к СВ зерна
9,4	16,8	23,7	17,6	59,0	15,3	49,7	37,6	0,61	3,3

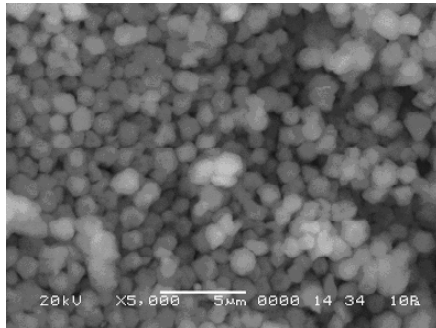


Рис. 2. Микрофотография крахмала амаранта при увеличении в 5000 раз

Выводы

Для промышленного производства крахмала большое значение имеет морфологические особенности крахмальных зерен перерабатываемого крахмалсодержащего сырья. Форма и размеры крахмальных зерен существенно влияют на выбор способов извлечения крахмала из растительного сырья. Результаты переработки семян амаранта на крахмал подтверждают закон Стокса, что чем крупнее зерна крахмала, тем быстрее они осаждаются.

Анализ микрофотографий при увеличении 1:5000 позволяет рассмотреть форму крахмальных зерен и характеризовать крахмал по принятой классификации как третий тип мелкозернистого крахмала третьего подтипа, так как содержание амилозы составляет менее 10%. Как видно, это крахмал с самыми маленькими гранулами среди всех изученных. Кроме того что гранулы амарантового крахмала очень маленькие (0,5–1,5 мкм, средний размер 1,1), они очень однородны по размерам и по форме, которая напоминает многогранники, за редким исключением гранул неправильной округлой формы.

Резюме

Зерна крахмала амаранта очень маленькие, поэтому получение крахмала из семян амаранта возможно при скорости вращения центрифуги 4000 об/мин в течении 8 мин и восьмикратной промывки. Потенциальная область использования — в качестве загустителя и структурообразователя в пищевых продуктах, таких как соусы, приправы, кетчупы, майонезы.

The grains of amaranths starch are very small, because that the process of starch izolation require high speed — 4000 rhm, during 8 min and eightfold flushing of water. The range of application of amaranth starth — stabilizer and gel-forming in food products, such as sauces, dressings, ketchups and mayonnaises.

АРТЮХОВА А.В., ГРИШИН С.Ю., ЗАЯКИН В.В., НАМ И.Я.

*Брянский государственный университет имени академика И.Г. Петровского
Россия, 241000, Брянск, ул. Бежицкая, 14. e-mail: nasteva@list.ru*

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ISSR-PCR ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА РАЗНЫХ ВИДОВ РОДА *LUPINUS*

Паспортизация и маркирование сортов растений имеет большое значение для селекции и семеноводства хозяйственно ценных культур. Для этих целей применяются различные методы: морфологические, биохимические, генетические. Фенологические и морфологические характеристики не всегда позволяют оценить необходимые для селекции признаки и параметры.

Анализ генотипов и сортов разных культур с помощью белковых маркеров часто сопряжен с трудностями, прежде всего связанными с недостаточным количеством разработанных белковых маркерных систем. Кроме того, для растений с низким уровнем межсортового полиморфизма использование белковых маркеров для сортовой идентификации не представляется возможным [1].

В настоящее время для изучения генетического полиморфизма разных видов растений применяются методы молекулярного маркирования генома [2]. Для этого разработаны методы полимеразно-цепной реакции с использованием различными типами праймеров. Хорошие результаты при работе с сельскохозяйственными культурами показало использование RAPD- и ISSR-праймеров [1, 2].

Люпин представляет собой важную зернобобовую культуру кормового и сидерального направления, с высоким содержанием запасных белков. В доступных литературных источниках удалось найти данные о маркировании и паспортизации лишь его видов [5], но не сортов. Методы молекулярной генетики могут помочь в селекционной работе, в проведении контроля качества семян. В Брянской области ведется селекция люпина 3 видов [3, 4].

Цель нашей работы заключалась в выявлении с использованием ISSR-праймеров полиморфизма внутри трех видов люпина, селекционная работа с которыми ведется в Брянской области.

Материалы и методы

Объектом исследования служили образцы трех видов малины — *Lupinus albus*, *Lupinus angustifolius*, *Lupinus luteus*. Все образцы предоставлены ВНИИ люпина.

ДНК выделяли из 300 мг свежих незрелых семян или из 100 мг сухих семян в трехкратной повторности. Сухие семена предварительно замачивали в воде в течение 20 минут для того, чтобы плотная оболочка разбухла и лучше удалялась. Выделение проводили фенольным методом [6] с некоторыми изменениями.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в четырехканальном ДНК-амплификаторе “Терцик” (“ДНК-технология”, Москва). Использовали

ISSR и RAPD-праймеры, синтезированные фирмой “Синтол” (Москва). Применялись ферменты и реактивы фирмы “СибЭнзим” (Москва).

Реакционная смесь для ПЦР объемом 20 мкл содержала следующие компоненты: 2 ед. Taq-полимеразы E338, 2 мкл SE-буфера AS, 5 mM MgCl₂, 0,25 mM каждого dNTP, 50 mM каждого из праймеров, 2 мкг тотальной геномной ДНК. Смесь покрывали 20 мкл вазелинового масла.

Условия амплификации были следующими: начальная денатурация 5 мин при 94 °С, 35 циклов: денатурация при 94 °С — 45 с, отжиг при рассчитанной температуре — 45 с, элонгация при 72 °С — 90 с; заключительная элонгация 7 мин при 72 °С.

Продукты ПЦР разделяли электрофорезом в 1,5% агарозном геле с буфером TBE в присутствии бромистого этидия и визуализировали при помощи прибора Gel-Doc XR фирмы Bio-Rad. В качестве маркера молекулярной массы использовали M27. Полиморфными считались фрагменты ДНК, присутствующие на электрофореграммах не всех сортов.

Длины полиморфных фрагментов измеряли с помощью программы QuantityOne, поставляемой в комплекте с Gel-Doc XR.

Результаты и обсуждение

Для изучения полиморфизма межмикросателлитных последовательностей ДНК образцов люпина использовали 19 ISSR-праймеров (табл. 1). Продукты амплификации не были получены для праймеров K37 и K38. При проведении ПЦР с этими олигонуклеотидами на электрофореграммах наблюдался низкомолекулярный шмер. Для всех остальных праймеров были получены продукты амплификации, каждый из них обеспечил амплификацию полиморфных фрагментов для различных видов. Праймеры IS4, IS5 оказались высокочувствительны к условиям проведения ПЦР.

Таблица 1

Характеристика используемых праймеров

№	Название праймеров	Последовательность нуклеотидов	№	Название праймеров	Последовательность нуклеотидов
1	UBC809	(AG) ₈ G	12	IS6	(AG) ₈ (Y)T
2	UBC810	(GA) ₈ T	13	K10	(AC) ₈ YG
3	UBC823	(TC) ₈ C	14	K11	(GA) ₈ YC
4	UBC824	(TC) ₈ G	15	K19	(AC) ₈ YA
5	UBC826	(AC) ₈ C	16	K22	(CA) ₈ GT
6	UBC840	(GA) ₈ YT	17	K27	(AG) ₈ C
7	IS1	(AG) ₈ (Y)G	18	K30	(TG) ₈ G
8	IS2	(AC) ₈ G	19	K34	(CT) ₈ G
9	IS3	(GA) ₈ C	20	K37	(GT) ₈ T
10	IS4	(CA) ₈ A	21	K38	(GT) ₈ YT
11	IS5	(CA) ₈ (R)C			

Полиморфные фрагменты ДНК сортов люпина узколистного обнаружены при использовании праймеров IS1, IS2, IS3, IS4, IS5, IS6, K10, UBC809, UBC810, UBC824. В среднем в каждом случае амплифицировалось 18 фрагментов, полиморфными оказывались от 1 до 10. Внутривидовой полиморфизм люпина узколистного составил около 25%.

При анализе сортов люпина желтого полиморфные фрагменты получили при использовании праймеров UBC809, UBC810, UBC824, UBC826, IS1, IS2. Каждый праймер позволял амплифицировать до 25 фрагментов, полиморфными оказались от 1 до 7. Отношение количества полиморфных к общему количеству амплифицируемых фрагментов для люпина желтого составило около 13%.

Анализ сортов люпина белого выявил амплификацию полиморфных фрагментов при применении праймеров UBC810, UBC823, UBC824, K10, K11. С помощью каждого из них получено по одному полиморфному фрагменту при среднем количестве полос 17. Полученное значение внутривидового полиморфизма люпина белого составляет 6%. Такой низкий результат связан с недостаточным количеством исходного материала.

В целях создания паспортов различных сортов люпина все данные о наличии полиморфных фрагментов у данного генотипа фиксировались в виде формулы сорта, в которой праймер, с которым получен данный фрагмент обозначили буквой латинского алфавита, а сам фрагмент — нижним

Таблица 2

Соответствие праймеров и букв латинского алфавита, используемых для записи полученных полиморфных фрагментов

Название праймера	IS1	IS2	IS3	IS4	IS5	IS6	K10	UBC809	UBC810	UBC823	UBC824	K10	K11
Символ	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	L	M	N

Таблица 3

Генетические формулы сортов люпина узколистного

Название сорта	Общая формула полиморфных фрагментов
Сидерат 38	$^{10}A_{320} \ ^1B_{860} \ ^1B_{450} \ ^1B_{370} \ ^{10}B_{210} \ ^{10}B_{180} \ ^0C_{670} \ ^1C_{655} \ ^0C_{640} \ ^{10}C_{590} \ ^0C_{550} \ ^1C_{520}$ $^{10}C_{490} \ ^1C_{450} \ ^1C_{320} \ ^1C_{210} \ ^{10}D_{600} \ ^{10}D_{340} \ ^0D_{320} \ ^1D_{310} \ ^1E_{440} \ ^{10}E_{400} \ ^1F_{860} \ ^1F_{750}$ $^1F_{640} \ ^{10}F_{550} \ ^1G_{1350} \ ^1G_{1150} \ ^1G_{480} \ ^{10}G_{420} \ ^{10}H_{1380} \ ^1H_{330} \ ^1I_{520} \ ^{10}I_{470} \ ^1I_{420} \ ^{10}I_{360}$ $^1I_{320} \ ^1I_{290} \ ^1L_{1150} \ ^{10}L_{770} \ ^1L_{680} \ ^{10}L_{570}$
СН 78-07	$^1A_{320} \ ^1B_{860} \ ^1B_{450} \ ^1B_{370} \ ^{10}B_{210} \ ^{10}B_{180} \ ^0C_{670} \ ^0C_{655} \ ^0C_{640} \ ^0C_{590} \ ^1C_{550} \ ^1C_{520}$ $^{10}C_{490} \ ^1C_{450} \ ^1C_{320} \ ^1C_{210} \ ^{10}D_{600} \ ^{10}D_{340} \ ^0D_{320} \ ^1D_{310} \ ^1E_{440} \ ^{10}E_{400} \ ^1F_{860} \ ^1F_{750}$ $^1F_{640} \ ^{10}F_{550} \ ^{10}G_{1350} \ ^{10}G_{1150} \ ^0G_{480} \ ^{10}G_{420} \ ^{10}H_{1380} \ ^1H_{330} \ ^1I_{520} \ ^{10}I_{470} \ ^1I_{420} \ ^{10}I_{360}$ $^1I_{320} \ ^1I_{290} \ ^1L_{1150} \ ^{10}L_{770} \ ^1L_{680} \ ^{10}L_{570}$
Снежить	$^?A_{320} \ ^1B_{860} \ ^1B_{450} \ ^{10}B_{370} \ ^{10}B_{210} \ ^{10}B_{180} \ ^0C_{670} \ ^1C_{655} \ ^0C_{640} \ ^1C_{590} \ ^{10}C_{550} \ ^1C_{520}$ $^{10}C_{490} \ ^1C_{450} \ ^1C_{320} \ ^1C_{210} \ ^1D_{600} \ ^?D_{340} \ ^1D_{320} \ ^0D_{310} \ ^1E_{440} \ ^{10}E_{400} \ ^1F_{860} \ ^0F_{750}$ $^1F_{640} \ ^1F_{550} \ ^1G_{1350} \ ^1G_{1150} \ ^0G_{480} \ ^{10}G_{420} \ ^1H_{1380} \ ^1H_{330} \ ^1I_{520} \ ^{10}I_{470} \ ^1I_{420} \ ^{10}I_{360}$ $^1I_{320} \ ^{10}I_{290} \ ^1L_{1150} \ ^{10}L_{770} \ ^1L_{680} \ ^1L_{570}$

индексом, соответствующим его молекулярному весу (табл. 2). Верхним индексом обозначали наличие (1) или отсутствие (0) фрагмента на электрофореграмме. Пример получаемых формул для трех сортов люпина узколистного приведен в табл. 3.

Выводы

Выявлен межвидовой и внутривидовой полиморфизм трех видов люпина узколистного, селекция которых проводится в Брянской области.

Метод ISSR-PCR можно использовать в целях молекулярного маркирования видов и сортов люпина, при создании генетических паспортов сортов этих видов при дальнейшем расширении набора праймеров.

Литература

1. Кочиева Е.З. Молекулярное маркирование сортов баклажанов (*Solanum melongena* L.) // Сельскохозяйственная биотехнология / Под. ред. Шевелухи В.С. 2000. Т.1.— С. 17–24

2. Tikunov Yu. M., Khrystaleva L. I. Application of ISSR markers in the genus *Lycopersicon* // *Euphatica*.— 2003.— №131.— С. 71–80.

3. Агеева П. А. Селекция узколистного люпина в Юго-западном регионе Центральной России: Дис. в виде науч. докл. канд. с.-х. наук / Всерос. НИИ люпина.— Брянск, 1998.— 47 с.

4. Лукашевич М. И. Селекционно-генетическое изучение исходного материала и результаты селекции люпина желтого: Дис. в виде науч. докл. докт. с.-х. Наук / Всерос. НИИ люпина.— Брянск, 1997.— 76 с.

5. Ainouche A.-K., Randall J. B. Phylogenetic relationships in *Lupinus* (Fabaceae: Papilionoideae) based on internal transcribed spacer sequences (ITS) of nuclear ribosomal DNA // *American Journal of Botany*.— 1999.— №86(4).— P. 590–607.

6. Дрейпер Дж. Генная инженерия растений: Лабораторное руководство / Пер. с англ / Дж. Дрейпер, Р. Скотта, Ф. Армитиджа, Р. Уолдена: Под ред. Дж. Дрейпера. Москва, 1991.

Резюме

Подобраны условия для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) с ISSR-праймерами на ДНК, выделенной из трех культурных видов люпина. Испытанные праймеры позволили выявить полиморфные фрагменты (от 1 до 10). При анализе сортов каждого из трех видов люпина по 19 праймерам полиморфные полосы составляли до 25%.

There were selected conditions for PCR with ISSR-primers for three lupine species. Tested primers had shown 1–10 polymorphic bands. Intraspecific polymorphism had reached 25%.

БАТУРИН С.О.,¹ АМБРОС Е.В.,² КУЗНЕЦОВА Л.Л.³

¹Институт цитологии и генетики СО РАН,

Россия, 630090, Новосибирск, пр-т Лаврентьева, 10, e-mail: SO_baturin@mail.ru

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Россия, 630090, г.

Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

³Новосибирский государственный аграрный университет, Россия, 630039,

Новосибирск, ул. Добролюбова, 160

МАТРОКЛИННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИ СКРЕЩИВАНИЯХ *FRAGARIA* × *POTENTILLA*

Межродовые скрещивания *Fragaria* × *Potentilla* проводились многими исследователями как с теоретической целью — выяснения филогенетических связей между двумя очень похожими родами, так и практической — интрогрессии ценных признаков представителей рода *Potentilla* в генофонд крупноплодной земляники *Fragaria* × *ananassa* Duch. ($2n=8x=56$). Большинство опытов по межродовой гибридизации имели успех лишь в том случае, если в качестве материнской формы были использованы представители рода *Fragaria*, и только в скрещивании *Potentilla* (*Duchesnea*) *indica* ($8x$) × *Fragaria* × *ananassa* ($8x$) авторы у 40 семян по морфологическим и молекулярным маркерам предположили гибридную природу (Marta et al., 2004). Образцы диплоидной лесной земляники *Fragaria vesca* при гибридизации с различными видами *Potentilla* дают сублетальные гибриды (Mangelsdorf, East, 1927; Jones, 1955; Ellis, 1962; Asker, 1971). При использовании тетраплоидного образца *F. vesca* в скрещиваниях с *Potentilla fruticosa* ($2n=14$) образуются триплоидные нецветущие гибриды, а с *Potentilla* (*Comarum*) *palustris* семена не завязываются (Ellis, 1962). Успешными оказались опыты по межродовой гибридизации с участием гексаплоидного вида *F. moschata* ($2n=42$). Так, S. Asker (1970) и W.H. MacFarlane Smith и J.K. Jones (1985), используя в качестве отцовского родителя *P. fruticosa* ($2n=14$), получили белоцветковые, но стерильные $4x$ гибриды, которые фенотипически были подобны материнской форме.

Подавляющее количество скрещиваний было проведено с использованием в качестве материнских форм различных октоплоидных образцов *Fragaria* r *ananassa* ($2n=56$). Причем полученные сеянцы, как правило, были двух типов — матроморфные (агамоспермного происхождения) с $2n=28, 56$ (Asker, 1971; Barrientos, Bringham, 1973; Jelenkovic et al., 1984) и ожидаемые гибриды. Однако межродовые гибриды были получены лишь в комбинациях, где в качестве опылителя использовались $2x$ образцы *Potentilla fruticosa* и $6x$ образцы *Potentilla palustris*. В комбинации скрещивания *F. ananassa* × *P. fruticosa* полученные гибриды были *Fragaria*-типа, имели ожидаемое число хромосом $2n=35$, полную стерильность и бледно-желтую либо белую окраску венчика цветка (Harland, 1957, цит. по Asker, 1971; Ellis, 1962; Jelenkovic et al., 1984; Niemirowicz-Szczytt, 1984; Sayegh, Hennerty, 1993). Особо следует отметить результаты скрещивания *F. ananassa* × *P. palustris*

(Ellis, 1962). Автору удалось получить 50 доживших до цветения гибридных сеянцев с $2n=49$. Гибриды по внешним признакам больше соответствовали *Fragaria*. Большинство растений были безусыми. Окраска лепестков цветка у гибридов была розовой — промежуточной между окраской венчика исходных видов. Практически все цветки были полностью мужскостерильные, и лишь некоторые проявили слабую степень женской фертильности, поскольку после опыления пылью земляники смогли образовать плоды с 3–5 семянками. В результате обработки (7х) гибридов колхицином было получено несколько растений с $2n=98$ с улучшенной фертильностью. На этих растениях развивались мелкие плоды с полноценными семянками. В дальнейшем J.R. Ellis были проведены бэккроссы с *F. ananassa*, которые позволили получить гибриды с более низким числом хромосом. Из них выделены первые зарегистрированные сорта Pink Panda (синоним “Frel”) и Serenata ($2n=58$). Таким образом, лишь межродовые гибриды, полученные J.R. Ellis (1962), благодаря матроклинному эффекту и частичной фертильности, получили дальнейшее применение в селекции при создании сортов двойного назначения — декоративно-ягодного. Цель данного исследования — оценить характер наследования признаков в семенных потомствах от скрещиваний *F. × ananassa* (8х) × *P. anserina* (4х) и *F. × ananassa* (8х) × *P. nepalensis* (6х).

Материал и методы исследования

В эксперименте в качестве материнских форм *Fragaria × ananassa* ($2n=8x=56$) использованы гибриды №Л-1-15-1, №96/10-78-4 и №7-29 из коллекции земляник лаборатории популяционной генетики растений ИЦиГ СО РАН. Эти гибриды имеют пестичный тип цветков и не требуют кастрации, что существенно упрощает процесс гибридизации. В качестве опылителей использовали местный экотип *Potentilla anserina* L. ($2n=4x=28$) и сеянцы *Potentilla nepalensis* Hook. ($2n=6x=42$), выращенные из семян, приобретенных в розничной торговле. Скрещивания образцов проводили в условиях экспериментального участка. До и после опыления цветения помещали в изолятор из прозрачного упаковочного целлофана. Опыление проводили однократно при помощи мягкой кисточки. Семена, полученные от скрещивания с *P. anserina* проращивали в земляной смеси и затем сеянцы выращивали на обычном агрофоне.

Семена от скрещивания с *P. nepalensis* проращивали на питательной среде МС (Murashige, Skoog, 1962). Для получения асептических всходов семена обрабатывали 70%-ным спиртом в течение 5 мин, стерилизовали 30%-ным раствором перекиси водорода в течение 15 мин, с последующим четырехкратным промыванием в стерильной дистиллированной воде. В условиях ламинарного бокса у стерилизованных семян при помощи биноклярного микроскопа МПС-1 отрезали микропилярную часть семени до рубчика. Разрезанные семянки, содержащие рубчик, высевали для проращивания на безгормональную среду МС с половинным содержанием минеральных солей и органических добавок, количеством сахарозы 2%. Разрезанные семена начинали прорасти на 5–7 день после посева. Проростки доращи-

вали от стадии первого настоящего листа до 4-х настоящих листьев на среде МС без регуляторов роста.

Для индукции побегообразования растения-регенеранты высаживали на среды МС, дополненные регуляторами роста: 6-безиламинопурин (БАП), α -нафтилуксусной кислотой (НУК), 6-фурфуриламинопурин (кинетином — Кн). Регуляторы роста вносили в среду для культивирования в следующих комбинациях: 0,25 мг/л БАП; 0,5 мг/л БАП; 0,93 мг/л НУК и 1,14 мг/л БАП; 1,5 мг/л БАП и 0,5 мг/л Кн. Культивирование проводили в условиях 16-ти часового фотопериода, при температуре днем 23–25 °С, ночью 16–18 °С, освещенности 4 клк.

Результаты и обсуждение

Многолетние исследования по гибридизации *F. × ananassa* (8x) × *P. anserina* (4x) нами проводятся с целью получения 8x агамоспермного потомства и изучения в этом потомстве характера генетической изменчивости (Baturin, Ambros, 1999). Межродовые гибриды в семенных потомствах *F. × ananassa* при таких скрещиваниях, как правило, отсутствуют, что делает межродовую гибридизацию удобным методом получения 8x агамоспермных потомков. Однако при использовании одной из материнских форм *F. × ananassa* — гибрида №Л-1-15-1 в скрещиваниях с *P. anserina*, наряду с матроморфными потомками с $2n=56$ был получен сеянец №85-4, который фенотипически несколько отличался от *F. × ananassa* по видовым признакам, хотя в целом имел признаки *Fragaria*-типа. Подсчет чисел хромосом в клетках корневой меристемы этого сеянца показал $2n=6x=42$ — промежуточное число хромосом между скрещиваемыми родительскими формами. У гибрида окраска венчика белая, образование усов обильное. Андроей и гинецей полностью редуцированы. Фенологические фазы гибрида совпадают с таковыми у *F. × ananassa*. Таким образом, по основным биоморфологическим признакам (тройчатый лист, габитус, тип цветоноса, строение цветка и др.) образец №85-4, имея межродовую природу происхождения, по внешним признакам близок к представителям рода *Fragaria*, т.е. проявляет матроклиный эффект в наследовании признаков. Ранее в скрещиваниях *F. × ananassa* × *P. anserina* удавалось получать лишь 8x матроморфные агамоспермные сеянцы (Asker, 1971; Jelenkovic et al., 1984) и единичные 4x сеянцы (Barrientos, Bringham, 1973).

С 2009 года нами начата работа по гибридизации *F. × ananassa* (8x) с *P. nepalensis* (6x) и *P. sanguinea* (8x). Скрещивания *F. × ananassa* (8x) × *P. sanguinea* оказались безрезультатными, в 26 опыленных цветках семянки не развились. Тем не менее, в скрещиваниях *F. ananassa* × *P. nepalensis* получены полноценные плоды и семена из 43 опыленных цветков. Завязываемость плодов составила у материнских форм *F. × ananassa* — гибрида №96/10-78-4 — 54,8%, а у гибрида №7-29 — 100%. Всего заложено на проращивание 223 семянки. Всхожесть семян, развившихся на плодах гибрида №96/10-78-4 составила 20,4%, а гибрида №7-29 — 70,4%. На ювенильной стадии большая часть всходов погибла. Причем выделяются две критические стадии

развития проростков на которых происходит их гибель — стадия семядолей и 3–4 настоящих листочков. В итоге получено 5 семян гибрида №7-29 и 4 семеница из семян гибрида №96/10-78-4. Полученные сеянцы распределились на два класса: 3 матроморфных сеянца с $2n=56$ — и 6 предполагаемых межродовых гибридов. Последние выглядят иначе, чем матроморфные сеянцы. Они имеют более выраженную антоциановую окраску черешка листа, вытянутые доли листовой пластинки с более многочисленными зубцами, отстоящее опушение черешков листа, хотя в целом соответствуют признакам *Fragaria*. В настоящий момент сеянцы растут в культуре *in vitro*. В дальнейшем они будут адаптированы к условиям выращивания в открытом грунте, где и будет окончательно подсчитано число хромосом в клетках корневой меристемы.

Из опубликованных сведений по гибридизации *Fragaria* × *Potentilla* использование в качестве опылителя *P. anserina* не дало положительного результата в получении межродовых гибридов (Jones, 1955; Asker, 1971; Barrientos, Bringham, 1973; Jelenkovic et al., 1984). Нам в скрещивании *F. ananassa* × *P. anserina* удалось получить межродовой гибриды с высокой зимо- и засухоустойчивостью, легко клонируемый благодаря высокой побегообразовательной способности, при этом полностью стерильный. Его фенотип соответствует родовым признакам *Fragaria*, свидетельствуя о матроклинном наследовании в данной комбинации скрещивания. Такое же наследование мы наблюдаем у предполагаемых гибридов в комбинации скрещивания *F. × ananassa* × *P. nepalensis*.

Таким образом, результаты наших экспериментов по гибридизации *Fragaria* × *Potentilla* вполне согласуются с полученными ранее сведениями (Smith, Jones, 1985; Sayegh, Hennerty, 1993; Marta et al., 2004). Выраженная летальность и сублетальность всходов в комбинации скрещивания *F. ananassa* × *P. nepalensis* была отмечена в одной из первых работ по гибридизации *Fragaria* × *Potentilla* (Mangelsdorf, East, 1927). Использование современных питательных сред открывает перспективы сохранения проростков межродового происхождения для дальнейшего изучения их наследственности. В целом следует отметить, что при гибридизации *Fragaria* × *Potentilla* у гибридов F_1 реализуется матроклиния, т.е. межродовые гибриды гораздо в большей степени несут признаки генома *Fragaria*, чем генома *Potentilla*.

Литература

1. Baturin S.O., Ambros E.V. The use of intergeneric crosses in strawberry breeding // Materials of the 7th Intern. Conf. Lednice, Czech Republic. — 1999. — P. 13–17.
2. Barrientos F., Bringham R. S. A haploid of an octoploid strawberry cultivar // HortScience. — 1973. — Vol.8. — P. 44.
3. Asker S. Some viewpoints on *Fragaria* × *Potentilla* intergeneric hybridization // Hereditas. — 1971, №67. — P. 181–190.
4. Ellis J.R. *Fragaria-Potentilla* intergeneric hybridization and evolution in *Fragaria* // Proc. Linnean Society of London. — 1962. — V.173. — P. 99–106.
5. Harland S. C. Cytogenetical investigations on soft fruits. — Progr. Rep. for the period ending 31 May 1957, Univ. Manchester, Dep. Bot., A.R.C. — 57. — 1957. — P. 347.

6. Jelenkovic G., Wilson M.L., Harding P.J. An evaluation of intergeneric hybridization of *Fragaria* spp. × *Potentilla* spp. as a means of haploid production // *Euphytica*.— 1984.— 33.— P. 143–152.
7. Jones J.K. Cytogenetic Studies in the Genera *Fragaria* and *Potentilla*.— Ph. D. thesis.— University of Manchester, UK.— 1955.
8. Mangelsdorf A.J., East E.M. Studies on the genetics of *Fragaria* // *Genetics*.— 1927.— 12.— P. 307–339.
9. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Physiol Plant*.— 1962.— 15.— P. 473–497.
10. Niemirowicz-Szczytt K. Morphological and cytological evaluation of progeny obtained from pollination of *Fragaria* × *ananassa* Duch. with *Potentilla* ssp. // *Acta Soc. Bot. Pol.*— 1984.— Vol.53.— №4.— P. 455–468.
11. Marta A., Camadro E., Dnaz-Ricci J., Castagnaro A. Breeding barriers between the cultivated strawberry *Fragaria* × *ananassa* and related wild germplasm // *Euphytica*.— Vol.136.— №2.— 2004.— P. 139–150.
12. Sayegh A., Hennerty M. Intergeneric hybrids of *Fragaria* and *Potentilla* // *Acta Horticult.*— 1993.— 348.— P. 151–153.
13. Smith M., Jones J.K. Intergeneric crosses with *Fragaria* and *Potentilla*. I. Crosses between *Fragaria moschata* and *Potentilla fruticosa* // *Euphytica*.— 1985.— 34.— P. 725–735.

Резюме

В результате межродовой гибридизации *Fragaria* × *Potentilla* получен один гибрид в комбинации скрещивания *F.* × *ananassa* (8x) × *P. anserina* (4x) и шесть предполагаемых гибридов в комбинации скрещивания *F.* × *ananassa* (8x) × *P. nepalensis* (6x). По фенотипу межродовые гибриды гораздо в большей степени сходны с *Fragaria*, чем с *Potentilla*.

A *Fragaria* × *ananassa* (8x) × *P. anserina* (4x) hybrid and six putative *F. ananassa* (8x) × *P. nepalensis* (6x) hybrids were obtained as a result of intergeneric *Fragaria* × *Potentilla* crosses. The bigeneric hybrids show mostly *Fragaria*-like characteristics.

ВИШНЕВСКАЯ Н.А., ФЕОКТИСТОВА А.С., СТРУННИКОВА О.К.

ГНУ ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии Россельхозакадемии,
Россия, Санкт-Петербург, ш. Подбельского, д. 3.
e-mail: Strunnikova@arriam.spb.ru

КОЛОНИЗАЦИЯ КОРНЕЙ ЯЧМЕНЯ АНТАГОНИСТИЧЕСКОЙ БАКТЕРИЕЙ *PSEUDOMONAS FLUORESCENS*

Применение антагонистических бактерий для снижения заболеваемости растений почвообитающими патогенами в настоящее время является одним из перспективных направлений защиты растений от болезней, вызываемых почвообитающими фитопатогенными грибами. Хорошо известны такие механизмы подавления фитопатогенов антагонистическими бактериями как:

конкуренция за углерод, азот и железо; индукция системной устойчивости; прямое ингибирование грибов бактериальными метаболитами. Предполагается также, что ризобактерии, используемые в качестве биоконтрольных штаммов, обладая высокой колонизирующей способностью, могут успешно конкурировать с фитопатогенными грибами за ниши на корнях.

Целью проводимых нами исследований было проследить за процессом колонизации бактериальным штаммом *P. fluorescens* корней ячменя и оценить как будет развиваться этот процесс в присутствии фитопатогенного гриба *Fusarium culmorum*.

Материалы и методы

Штамм *Pseudomonas fluorescens* 2137 был выделен с корней пшеницы. Gus-ген был введен в геном *P. fluorescens* 2137 с помощью Tn 5 транспозонного мутагена. Штамм 2137gus выращивали в течение суток на агаризованной картофельной среде (рН 7,0). Клетки дважды суспендировали в стерильной дистиллированной воде и осаждали центрифугированием.

Fusarium culmorum штамм 30 был выделен авторами из больного растения ячменя в Ленинградской области. *F. culmorum* выращивали на среде Чапека на ротационной чашке в течение 3 сут. Мицелий отделяли фильтрованием, макроконидии осаждали центрифугированием, промывали стерильной водой и вновь осаждали.

В качестве субстрата для выращивания ячменя использовали стерильный вермикулит. Во всех вариантах опыта в субстрат вносили питательную смесь для растений из расчета 250 мл раствора на 100 г вермикулита. В одном из вариантов в вермикулит внесли суспензию бактериальных клеток в количестве $5 \cdot 10^7$ /мл, в другом — суспензию макроконидий *F. culmorum* ($3 \cdot 10^5$ /мл), в третьем — суспензии клеток гриба и бактерии в тех же концентрациях. В течение эксперимента растения отбирали 10 раз, первые шесть дней — ежедневно. Корни ячменя очень аккуратно отделяли от вермикулита и просматривали под лупой для определения симптомов гнили. Для выявления *P. fluorescens* 2137gus свежие корни ячменя погружали в раствор, содержащий 5 мл 0,1 М фосфатного буфера (рН 7,0), 50 мкл 10% раствора SDS и 50 мкл 2% X-Gluc (5-бром-4-хлор-3-индолил- β -D-глюкуронид циклогексиламмониевая соль) и инкубировали 24 часа при 24 °С. После обработки колонии gus-маркированного штамма бактерии приобретали синюю окраску. Об интенсивности колонизации корней *P. fluorescens* судили по протяженности окрашенных участков, свидетельствовавших о присутствии 2137gus. Длину окрашенных участков измеряли и выражали в процентах относительно длины данного корня.

Результаты и обсуждение

Оценка протяженности окрашенных участков на корнях ячменя, свидетельствующих о присутствии бактериального штамма, показала, что интенсивность колонизации корней бактерией не постоянна и существенно изменяется по мере роста корня (рис. 1). Gus-маркированный штамм *P. fluorescens* уже в течение первых 24-х часов заселил значительную часть поверх-

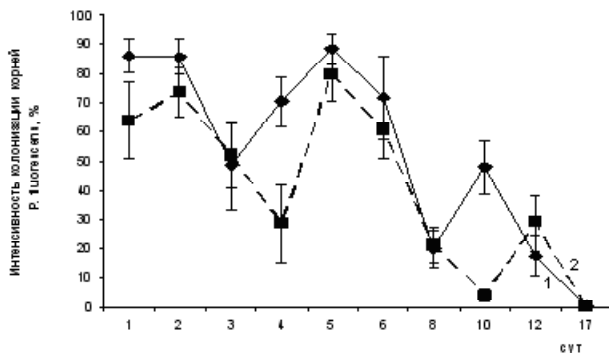


Рис. 1. Интенсивность колонизации *P. fluorescens* 2137gus корней ячменя при инокуляции вермикулита бактериальным штаммом (1) и совместно с *F. culmorum* (2)

ности корней. Высокая интенсивность колонизации корней бактерией сохранялась в течение двух суток. На 3-и сутки интенсивность колонизации снизилась, но вновь увеличилась на 5-е.

Мы не думаем, что колебания численности бактериального штамма на корнях обусловлены миграцией штамма с корней в субстрат и обратно. Возможно, что наблюдаемые различия в интенсивности колонизации связаны с гибелью и восстановлением популяции непосредственно на корнях. Гамалеро с сотрудниками (Gamalero et al., 2005) обнаружили снижение количества клеток штамма *P. fluorescens* 92gkG5 на корнях томата к 7 суткам наблюдения, по сравнению с третьими, при этом снижалось количество живых клеток и увеличивалось количество мертвых. Подобные колебания численности бактериального штамма на корнях могут быть обусловлены также и влиянием растения, например, цикличностью корневой экссудации. Стригуль и Кравченко (Strigul, Kravchenko, 2006), используя математическую модель, показали прямую зависимость между концентрацией органического субстрата, выделяемого корнями и численностью ассоциативных азотфиксирующих микроорганизмов в ризосфере. В любом случае уменьшение плотности заселения бактерией корней может привести к колонизации этих ниш фитопатогенным грибом.

В варианте совместной инокуляции вермикулита *P. fluorescens* 2137gus и *F. culmorum* сохранялась та же закономерность изменения интенсивности колонизации корней бактериальным штаммом, как и при инокуляции только бактерией (рис. 1). Однако в присутствии гриба в отдельные дни анализа интенсивность заселения корней бактерией была существенно снижена. Причем ингибирующее влияние *F. culmorum* в варианте совместной инокуляции проявилось в тот же период, когда наблюдалось снижение интенсивности колонизации корней 2137gus в варианте инокуляции только этим штаммом. Снижение колонизационной способности *Bacillus megaterium* и его мутантов

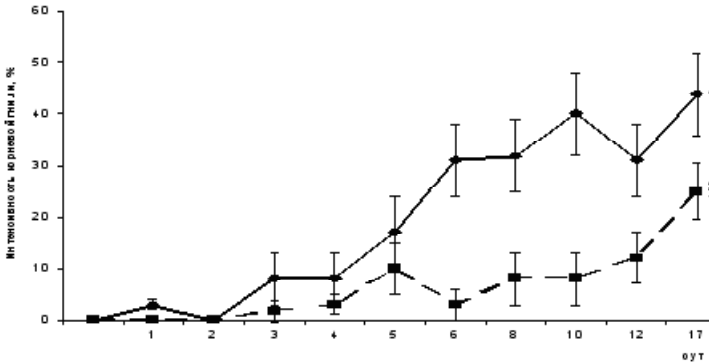


Рис. 2. Интенсивность развития корневой гнили ячменя (%) при инокуляции вермикулита *P. fluorescens* (1) и совместно *F.culmorum* и *P. fluorescens* (2)

в присутствии фитопатогенного гриба *Rhizoctonia solani* было показано исследователями на проростках сои (Zheng, Sinclair, 2000). Нотц и соавторы (Notz et al., 2002) установили, что фузариевая кислота, выделяемая штаммом *Fusarium oxysporum*, подавляет синтез антибиотика, продуцируемого биоконтрольным штаммом *Pseudomonas fluorescens* СНА0. Уменьшение продукции антибиотиков бактериальным штаммом может приводить и к снижению способности конкурировать за место на корне.

Внесение в вермикулит *F.culmorum* привело к постепенному увеличению интенсивности корневой гнили ячменя (рис. 2). Существенное снижение интенсивности болезни наблюдалось при совместном внесении в вермикулит *F. culmorum* и *P. fluorescens*. Несмотря на отмеченный факт снижения заселенности бактериальным штаммом корней ячменя в присутствии фитопатогенного гриба, инокуляция субстрата *P. fluorescens* привела к защите растений от корневой гнили.

Ранее нами была показана способность данного штамма подавлять развитие мицелия и макроконидий *F. culmorum* в почве (Струнникова и др., 2007, 2008).

По нашему мнению положительный результат от внесения *P. fluorescens* складывается не только из способности штамма ингибировать рост *F. culmorum* до колонизации корней, но и непосредственно влиять на рост растений. Способность данного штамма оказывать положительное влияние на ячмень в условиях фитопатогенного стресса была уже показана (Струнникова и др., 2008).

Таким образом, в стерильных условиях бактериальный штамм способен колонизировать до 90% поверхности корней. Однако в присутствии *F. culmorum* плотность колонизации *P. fluorescens* 2137gus корней снижается, что свидетельствует о способности фитопатогена оказывать влияние на биоконтрольный штамм и успешно конкурировать с ним за ниши на корнях.

Литература

1. Струнникова О.К., Шахназарова В.Ю., Вишневецкая Н.А., Чеботарь В.К., Тихонович И.А. Развитие и взаимоотношения *Fusarium culmorum* и *Pseudomonas fluorescens* в почве.— Микробиология.— 2007.— Т.76, №5.— С. 675–681.
2. Струнникова О.К., Шахназарова В.Ю., Вишневецкая Н.А., Чеботарь В.К., Тихонович И.А. Взаимоотношения *Fusarium culmorum* и *Pseudomonas fluorescens* в ризосфере и ризоплане ячменя.— Микология и фитопатология.— 2008.— Т.42, №1.— С. 70–77.
3. Gamalero E., Lingua G., Tombolini R., Avidano L., Pivato B. and Berta G. Colonization of Tomato Root Seedling by *Pseudomonas fluorescens* 92rkG5: Spatio-temporal Dynamics, Localization, Organization, Viability, and Culturability — Microbial Ecology. DOI: 10.1007/s00248-004-0149-9.— 2005.— V.50.— P. 289–297.
4. Notz R., Maurhofer M., Dubach H., Haas D., Defago G. Fusaric acid-producing strains of *Fusarium oxysporum* alter 2,4-diacetylphloroglucinol biosynthetic gene expression in *Pseudomonas fluorescens* CHA0 in vitro and in the rhizosphere of wheat — Appl. Environ. Microbiol.— 2002.— V.68.— P. 2229–2235.
5. Strigul N. S., Kravchenko L. V. Mathematical modeling of PGPR inoculation into the rhizosphere — Environmental Modelling&Software.— 2006.— V.21.— P. 1158–1171.
6. Zheng X.Y. Sinclair J. B. The effects of traits of *Bacillus megaterium* on seed and root colonization and their correlation with the suppression of *Rhizoctonia* root rot of soybean — BioControl.— 2000.— V.45.— P. 223–243.

Резюме

В стерильном вермикулите *P. fluorescens* 2137gus колонизировал 80–90% поверхности корней, однако в динамике интенсивность колонизации бактериальным штаммом корней существенно колебалась. В присутствии *F. culmorum* плотность заселения корней 2137gus в отдельные дни анализа снижалась, что свидетельствует о способности фитопатогена оказывать влияние на биоконтрольный штамм и успешно конкурировать с ним за ниши на корнях. Тем не менее, внесение в вермикулит *P. fluorescens* 2137gus привело к уменьшению количества больных растений.

In sterile vermiculite *P. fluorescens* 2137gus colonized 80–90% of barley roots surface. The essential fluctuation of colonization intensity of the roots by 2137gus was established. In *F. culmorum* presence the intensity of root colonization by 2137gus could be decreased. It is evidence that *F. culmorum* can influence *P. fluorescens* and compete with it for niches. Introduction *P. fluorescens* 2137gus into vermiculite led to decrease the intensity of fusarium root rot.

ГОЛОВАНЬ Л.В, ПУЗИК В.К.

Харківський національний аграрний університет імені В.В. Докучаєва,
Україна, 62483, Харківська обл., Харківський р-н, н/в Комуніст, L1985KL@mail.ru

ВПЛИВ РІЗНИХ ДОЗ МУТАГЕНУ НА ЕНЕРГІЮ ПРОРОСТАННЯ ТА ЛАБОРАТОРНУ СХОЖІСТЬ НАСІННЯ КВАСОЛІ ЗВИЧАЙНОЇ (PHASEOLUS VULGARIS L.)

У наш час основним завданням селекції квасолі є створення високопродуктивних сортів зі стабільним врожаєм незалежно від умов навколишнього середовища, стійких до хвороб і шкідників, придатних до механізованого збирання, з високим вмістом білка.

Для досягнення цього завдання використовують різні методи селекції — від класичних до сучасних. Серед значної кількості методів використовуваним є і залишається експериментальний мутагенез, який за останній час зазнав багато модифікацій та виділені нові методи. Наприклад, нині широко використовують у рослин Т-мутагенез пов'язаний зі специфічним вбудовуванням в геном ДНК рослин ділянки ДНК агробактерій зі чужорідним геном (Дайнеко та ін., 2007). Ці методи потребують наявності спеціалізованих лабораторій, а при роботі з певними видами рослин обов'язково необхідно враховувати їх регенераційну здатність (Лутова, 2005). Для більшості бобових дуже складно отримати рослини-регенеранти, тому метод фізичного мутагенезу порівняно з біотехнологічними підходами залишається відносно простим і використовуючи його в генетико-селекційних дослідженнях квасолі можна створювати вихідний матеріал зі зміненими морфологічними та біохімічними властивостями. Перевагою цього методу є те, що при опроміненні насіння дію мутагенного фактору спостерігають протягом усього періоду вегетації рослини. На початку проростання насіння відбувається зміна інтенсивності ростових процесів, які можна охарактеризувати енергією проростання та лабораторною схожістю. Ці показники одні з найбільш важливих показників чутливості рослин до дії мутагену на перших етапах органогенезу.

Роботи по використанню індукованого мутагенезу у селекції квасолі ведуться у світі починаючи з 30-х років минулого століття. За цей час отримано цінні сорти квасолі, які стійкі до мозаїки (С. Moh, J. Alan, 1964, Казанжи та ін., 1989), мають високий вміст білка (Станев, 1973), низький вміст олігосахаридів (Machaiiah, Pednekar, Thomas, 1999). У Німеччині шляхом опромінення був створений кущовий сорт Schefer's Universal (Кнапп, 1950).

Метою роботи було вивчення впливу різних доз опромінення на енергію проростання та лабораторну схожість насіння квасолі звичайної (*Ph. vulgaris*) різних сортів.

Матеріали і методи

Як вихідний матеріал у наших експериментах були використані сорти квасолі звичайної: Докучаєвська та Первомайська, насіння яких було оброблене гамма-променями у дозах 50 Гр, 100 Гр, 150 Гр, 200 Гр. Джерелом випромінювання слугував Co^{60} дистанційної установки "Theratron Elit-80" №847. Інтенсивність випромінювання становила 275,4ТБк (7442Ку). Для проведення дослідження з насіння квасолі цих сортів було сформовано одну контрольну та 4 дослідні групи насіння у кількості по 100 шт. Насіння розташовували під опромінювачем на відстані 80 см за умови повного обхвату насіння. Площа поля обробки складала 20х20 см. Експозиція змінювалася у залежності від дози: доза у 1 Гр на даному етапі досягається опромінювачем протягом 38 сек, тобто доза у 50 Гр досягається протягом 32 хв, доза у 100 Гр — 63 хв, доза у 150 Гр — 96 хв, та доза у 200 Гр — 126 хв.

Визначення енергії проростання та лабораторної схожості проводили згідно ГОСТу 12038-84. Для цього насіння (контроль+опромінене) висівали

у ростильні наповнені попередньо прокаленим піском на 2/3 їх висоти, насіння вдавлювали у пісок на глибину їх товщини. Пророщували у темряві при температурі 20–22 °С. Повторність чотирикратна. Енергію проростання визначала на 4-ту добу, шляхом підрахунку кількості нормально пророслих насінин, а лабораторну схожість на 7-му добу.

Статистичну обробку даних проводили двофакторним дисперсійним аналізом (Атраментова, 2008). Силу впливу факторів визначали за Плохінським (Плохінський, 1970).

Результати та обговорення

При вивченні впливу різних доз мутагену (гамма-промені) на насіння квасолі одержані результати дають змогу констатувати, що у діапазоні вивчених доз — 50, 100, 150, та 200 Гр — існує оберненопропорційна залежність між дозою опромінення та показниками енергії проростання та лабораторної схожості насіння; чим менша доза мутагену, тим вищі ці показники.

Значне зниження енергії проростання та лабораторної схожості спричинила обробка дозою у 200 Гр. Так, за дії гамма-променів у дозах 50–150 Гр енергія проростання змінювалась від 71 до 67% у сорту Докучаєвська, а при дозі у 200 Гр цей показник знизився до 59%. Що стосується лабораторної схожості цього сорту, то вона змінювалась від 74 до 62% залежно від дози. У контрольному варіанті енергія проростання становила — 77%, а лабораторна схожість — 78%.

У сорту Первомайська, нами відмічена аналогічна закономірність. Енергія проростання у варіантах з різними дозами — 50, 100, 150, та 200 Гр — змінювалась відповідно від 88 до 70%, а лабораторна схожість від 93 до 72%. На контролі відповідно 90% та 94%.

Результати показують, що енергія проростання та лабораторна схожість залежить від дози опромінення і сорту. Так, енергія проростання і лабораторна схожість сорту Первомайська залежно від дози опромінення становила від 88 до 70%, та від 93 до 72%, у сорту Докучаєвська ці показники становили від 71 до 59% та від 74 до 62%.

З даних результатів видно, що гамма-промені у дозах 50–150 Гр спричиняли лише віддалену загибель насіння, тоби як доза в 200 Гр викликала загибель майже 40% рослин. Порівнюючи два сорти між собою було виявлено більш пригнічувальну дію опромінення на сорт квасолі Докучаєвська.

Дисперсійний аналіз проведений нами показав, що енергія проростання різних сортів квасолі при використанні різних доз мутагену залежить від сорту (фактор А), дози мутагену (фактор В) та взаємодії цих факторів (АВ). Частка впливу факторів в досліді становила: фактор А — 53%, фактор В — 44%, взаємодія факторів (АВ) — 1%, інші фактори — 2%. (рис. 1).

Дисперсійний аналіз лабораторної схожості різних сортів квасолі при використанні різних доз мутагену залежить також від сорту (фактор А), дози мутагену (фактор В) та взаємодії цих факторів (АВ). Частка впливу факторів в досліді становила: фактор А — 58%, фактор В — 38%, взаємодія факторів (АВ) — 2%, інші фактори — 3%. (рис. 2).

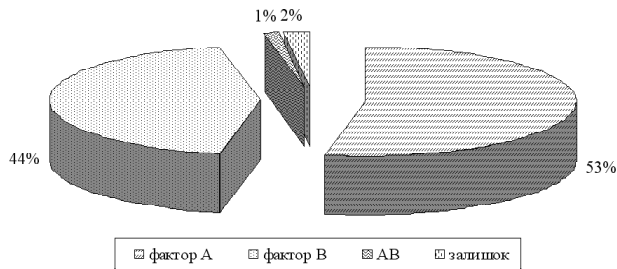


Рис. 1. Частка впливу факторів різних сортів квасолі на енергію проростання, %

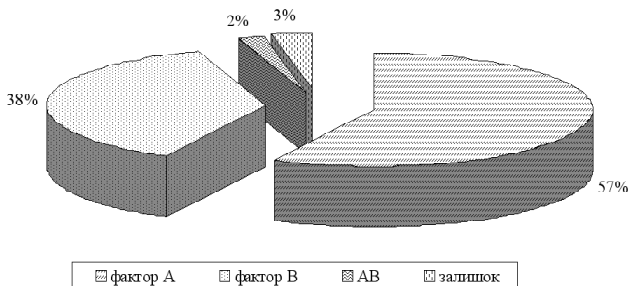


Рис. 2. Частка впливу факторів різних сортів квасолі на лабораторну схожість, %

Висновки

Таким чином, отримані результати показали, що енергія проростання та лабораторна схожість залежить від дози опромінення та сорту. При збільшенні дози опромінення спостерігається істотне збільшення показників схожості насіння у сортів Докучаєвська та Первомайська. У цих генотипів виявили зниження обох показників посівної придатності майже у 1,3 рази при максимальній дозі в 200 Гр.

Література

1. Атраментова Л.А., Утевская О.М. Статистические методы в биологии / Горловка, 2008. — 248с.
2. ГОСТу 12038-84
3. Дейнеко Е.В., Загорская А.А., Шумный В.К. Т-ДНК-индуцированные мутации у трансгенных растений // Генетика. — 2007. — Т.43, №1. — С. 5–17.
4. Казанжи В.Г., Литовченко Б.К., Кишка М.Н. Использование радиационного мутагенеза при селекции на устойчивость к болезням // Тезисы докладов. Бельцы, 1989. — С. 13–15.
5. Курлович Б.С., Реньева С.И. Генофонд и селекция зерновых бобовых культур (люпин, вика, соя, фасоль). СПб.: ВИР; 1995. — С. 391–395.
6. Лутова Л.А. Т-ДНК мутагенез — новый метод получения мутантов и клонирования генов / Идентифицированный генофонд растений и селекция. — СПб.: ВИР, 2005. — С. 615–628.

7. Плохинский Н. А. Биометрия // М.: Высшая школа; 1970.
8. Станева Б. Генетика на фасула // Фасульг в България. София, 1973.— С. 74–83.
9. Knapp E. Gr̄nfragen der experimentellen Mutatīnsansl̄sung in ihrer Bedeutung f̄r die praktische Pflanzenz̄chtung // Vortag. Pflanzenz̄chtung. Einbeck, 1950.— S. 1–20.
10. Moh C. C., Alan J. J. Bean mutant induced by ionizing radiation // Turrialba. 1964.— V. 14, №2.— P. 82–84.
11. Machaiah J. P., Pednekar M. D., Thomas P. Reduction in flatulence factors in mung beans (*Vigna radiata*) using low-dose gamma-irradiation // J.Sc. Food Agr.— 1999.— V. 79, №5.— P. 648–652.

Резюме

Изучали влияние различных доз мутагена (гамма-лучи) на энергию прорастания и лабораторную схожесть семян двух сортов фасоли обыкновенной Докучаевская и Первомайская. Отмечено, что действие данного экспериментального фактора привело к снижению этих показателей при увеличении дозы мутагена, а также зависимость реакции сорта от его генотипа.

The study of influence of different doses of mutagens (gamma-rays) is conducted on energy of germination and laboratory likeness of seed of two sorts of common bean ordinary (*Phaseolus vulgaris*): Dokuchaevska and Pervomayska. It is marked, that the action of this experimental factor resulted in the decline of these indexes at increase of dose of mutagen, and also dependence of reaction of sort on a factor depending on his genotype.

ГОРОВА Т. К., ЯВДИК І. М.

*Інститут овочівництва і баштанництва УААН, Україна, 62478,
п/в Селекційне Харківського р-ну, Харківської обл., ІОБ УААН,
e-mail: ovoch@intercomplex.kharkov.ua*

МІНЛИВІСТЬ УРОЖАЙНОСТІ ТА ХІМІЧНОГО СКЛАДУ РОСЛИН ПЕТРУШКИ КУЧЕРЯВОЇ В ЗАЛЕЖНОСТІ ВІД ДІЇ СИНТЕТИЧНИХ АНАЛОГІВ ФІТОГОРМОНІВ

Петрушка кучерява є унікальним джерелом комплексу вітамінів, мінеральних солей, ефірних олій, які беруть активну участь в регулюванні обміну речовин в організмі людини. Петрушка кучерява за ботанічною класифікацією поділяється на листову і кореневу у яких для вживання в їжу використовують корені, коренеплоди і розетку зелених листків. Виходячи з цього, головним науковим завданням є збільшення продуктивності і якості цієї цінної рослини за рахунок розширення асортименту та дії активізуючих речовин [1].

Стимулятори росту є невід'ємним елементом інтенсивних технологій. Останнім часом використовують біостимулятори росту і розвитку рослин. За їх допомогою вирішуються питання, які неможливо реалізувати традиційними прийомами та методами. Вони дають змогу не тільки підвищувати врожайність, поліпшувати якість продукції, а й прискорювати строки

визрівання, істотно підвищувати стійкість рослин до несприятливих факторів середовища, знижувати обсяги використання фітофармакологічних засобів і добрив, значно покращити екологічний стан ґрунтів і навколишнього середовища [3].

Матеріали та методи

Метою досліджень, виконаних в Інституті овочівництва і баштанництва УААН в 2008–2009 рр. було встановлення дії регуляторів росту на вирівняність і однорідність маточного насінневого матеріалу. В роботі нами використано рекомендовані синтетичні аналоги фітогормонів: ГК₃ — гіберелова кислота (гіберелін ГК₃), БАП — бензиламінопурин (аналог цитокініну), ІОК — індолілоцтова кислота (аналог ауксину), які значно збільшують кількісні і якісні показники зернових рослин, томатів та інших видів рослин [4, 5, 6, 7]. Об'єктом досліджень був сорт петрушки кучерявої листкової — Попелюшка селекції ІОБ УААН.

Дослідження проводились в польових умовах селекційної сівозміни №1 Інституту овочівництва і баштанництва УААН згідно “Методики дослідної справи в овочівництві і баштанництві” Г.Л. Бондаренка і К.І. Яковенка (2001) [2]. Площа ділянки посівної — 33,6 м², облікової — 11,2 м². Повторність чотирьохразова. Схема посіву 70 см між рядками, норма висіву 5–6 кг/га, густина рослин — 1,2 млн.шт./га, строк висіву — I-а декада квітня. Технологія вирощування загальноприйнята в зоні Лівобережного Лісостепу України. У досліді вивчали вплив дії різних регуляторів росту на врожайність і якість коренів, масу розетки зелених листків петрушки кучерявої шляхом обприскування рослин в період вегетації у фазі 6–7 справжніх листків. Обробку рослин петрушки проводили за варіантами: гіберелін (1 мг/л), гіберелін (3 мг/л), гіберелін (5 мг/л), гіберелін (3 мг/л) + БАП (1 мг/л), гіберелін (3 мг/л) + ІОК (1 мг/л).

Результати та обговорення

За результатами досліджень доведено, що значний вплив на урожайність коренів і маси розетки зелених листків петрушки кучерявої листкової мали як синтетичні аналоги фітогормонів, так і агрокліматичні умови. При визначенні урожайності коренів і маси розетки зелених листків встановлено, що вона змінювалася як за роками досліджень, так і залежно від регуляторів росту (табл. 1).

В результаті досліджень встановлено, що при обробці суміші гібереліну ГК₃ у дозі 3 мг/л з індолілоцтовою кислотою (ІОК) в дозі 1 мг/л ефективно діяли на врожайність коренів, де в середньому за два роки досліджень урожайність становила 3,3 т/га, що на 0,8 т/га або 32% вище порівняно з контролем без обробки.

На урожайність маси розетки зелених листків петрушки кучерявої листкової значний вплив при обробці мали регулятори росту ГК₃ (3 мг/л) та ГК₃ (3 мг/л) з ІОК (1 мг/л), де в середньому за два роки досліджень урожайність маси розетки зелених листків становила ГК₃ (3 мг/л) — 7,1 т/га,

Таблиця 1

Вплив регуляторів росту на урожайність коренів і маси розетки зелених листків петрушки кучерявої листкової сорту Попелюшка

№ п/п	Обробка рослин	Урожайність, т/га									
		коренів					маси розетки зелених листків				
		2008 р.	2009 р.	серед- не	приріст урожаю		2008 р.	2009 р.	серед- не	приріст урожаю	
					т/га	%				т/га	%
1	Без обробки – (к)	2,6	2,5	2,5	—	—	4,2	5,4	4,8	—	—
2	ГК ₃ (1 мг/л)	2,0	2,1	2,0	-0,5	-20	4,5	6,9	5,7	0,9	18,7
3	ГК ₃ (3 мг/л)	4,3	2,1	3,2	0,7	28	5,0	9,3	7,1	2,3	47,9
4	ГК ₃ (5 мг/л)	1,9	1,9	1,9	-0,6	-24	3,3	6,5	4,9	0,1	2,1
5	ГК ₃ (3 мг/л) + БАП (1мг/л)	2,8	3,3	3,0	0,5	20	4,3	8,4	6,3	1,5	31,2
6	ГК ₃ (3 мг/л) + ІОК (1мг/л)	3,1	3,6	3,3	0,8	32	8,6	6,8	7,7	2,9	60,4
НІР ₀₅		0,29	0,43				0,68	0,97			

ГК₃ (3 мг/л) з ІОК (1 мг/л) — 7,7 т/га порівнюючи з контролем без обробки (4,8 т/га).

Результати аналізу хімічного складу коренів петрушки кучерявої листкової довів, що метеорологічні умови і регулятори росту значно змінювали вміст сухої речовини, загального цукру і нітратів (табл. 2). Обробка рослин регуляторами росту позитивно вплинула на вміст сухих речовин у коренях, де на всіх варіантах спостерігали збільшення їх в порівнянні з контролем. В середньому за два роки досліджень найбільший вміст сухої речовини одержали при обробці гібереліном ГК₃ (3 мг/л) з ІОК (1 мг/л) — 30,44%, тоді як на контролі — 25,13%.

Щодо вмісту загального цукру, то він між роками та варіантами різнився. Найбільший вміст загального цукру — 4,88% спостерігали при обробці гібереліном ГК₃ в дозі 3 мг/л з ІОК — 1 мг/л в порівнянні з контролем (4,76%).

За результатами досліджень встановлено, що на всіх варіантах регулятори росту знизили вміст нітратів у коренях, в порівнянні із контролем. Значне зменшення їх в середньому за два роки досліджень відмічено при обробці ГК₃ (3 мг/л) з ІОК (1 мг/л) — 273 мг/кг, що на 342 мг/кг нижче порівняно з контролем без обробки.

Регулятори росту позитивно впливали на хімічний склад маси розетки зелених листків петрушки кучерявої листкової.

Як показали дослідження, що обробка синтетичними аналогами фітогормонів збільшували вміст сухих речовин та загальний цукор на всіх варіантах. У середньому за роки досліджень найбільший вміст сухих речовин — 24,09% відмічено при обробці гібереліном ГК₃ в дозі 1 мг/л з ІОК (1 мг/л), що на 3,13% вище порівняно з контролем без обробки (табл. 3).

Таблиця 2

Вплив регуляторів росту на хімічний склад коренів петрушки кучерявої листової сорту Попелюшка

№ п/п	Обробка рослин	Суха речовина, %		Середнє	Загальний цукор, %		Середнє	Нітрати (NO ₃), мг/кг		Середнє
		2008	2009		2008	2009		2008	2009	
1	Без обробки – (к)	23,63	26,63	25,13	6,26	3,26	4,76	703	614	658
2	ГК ₃ (1 мг/л)	24,70	35,76	30,23	5,58	1,65	3,61	431	462	446
3	ГК ₃ (3 мг/л)	28,05	27,87	27,96	6,67	2,43	4,55	220	418	319
4	ГК ₃ (5 мг/л)	26,55	28,40	27,47	7,13	1,98	4,55	523	603	563
5	ГК ₃ (3 мг/л) + БАП (1 мг/л)	25,29	33,71	29,50	5,91	1,99	3,95	238	409	323
6	ГК ₃ (3 мг/л) + ІОК (1 мг/л)	26,05	34,83	30,44	6,26	3,50	4,88	274	272	273

Таблиця 3

Вплив регуляторів росту на хімічний склад у масі розетки зелених листків петрушки кучерявої листової сорту Попелюшка

№ п/п	Обробка рослин	Суха речовина, %		Середнє	Загальний цукор, %		Середнє	Нітрати (NO ₃), мг/кг		Середнє
		2008	2009		2008	2009		2008	2009	
1	Без обробки – (к)	19,96	21,96	20,96	2,68	1,68	2,18	287	487	387
2	ГК ₃ (1 мг/л)	20,47	27,09	23,78	2,99	1,91	2,45	312	900	606
3	ГК ₃ (3 мг/л)	21,40	25,61	23,50	2,72	1,75	2,23	236	1553	894
4	ГК ₃ (5 мг/л)	20,87	25,40	23,13	3,18	2,19	2,68	363	817	590
5	ГК ₃ (3 мг/л) + БАП (1 мг/л)	19,20	25,48	22,40	3,04	1,95	2,49	320	1219	769
6	ГК ₃ (3 мг/л) + ІОК (1 мг/л)	20,31	27,87	24,09	3,28	2,81	3,04	223	848	535

Стосовно вмісту загального цукру, при обробці гібереліном ГК₃ в дозі 1 мг/л з ІОК (1 мг/л) вміст його був на 0,86% вищим за контроль.

На жаль регулятори росту негативно вплинули на накопичення нітратів у масі розетки зелених листків. На нашу думку, це пояснюється тим, що значно великий вплив на накопичення нітратів мають як агрокліматичні умови років досліджень, так і синтетичні аналоги фітогормонів. В середньому за роки досліджень вивчаємі препарати сприяли збільшенню нітратів у масі розетки зелених листків відносно контролю без обробки, проте їх кількість була в межах ГДК.

Висновки

В умовах Лівобережного Лісостепу України з метою підвищення урожайності та одержання високих біохімічних показників петрушки кучерявої листової сорту Попелюшка рекомендується застосування синтетичних аналогів фітогормонів, таких як гіберелін ГК₃ (3 мг/л) та ГК₃ (3 мг/л) + ІОК (1 мг/л).

Виділений синтетичний аналог фітогормонів гіберелін ГК₃ (3 мг/л) + ІОК (1 мг/л), який дає можливість збільшувати урожайність коренів петрушки кучерявої листової на 0,8 т/га порівняно з контролем (без обробки). Гіберелін ГК₃ (3 мг/л) та ГК₃ (3 мг/л) + ІОК (1 мг/л) збільшує урожайність маси розетки зелених листків на 2,3–2,9 т/га порівняно з контролем. Застосування регуляторів росту препаратом ГК₃ (3 мг/л) + ІОК (1 мг/л) збільшує вміст сухої речовини у коренях на 5,31%, у масі розетки зелених листків на 3,13%, загального цукру у коренях на 0,12%, а у масі розетки зелених листків на 0,86%.

Література

1. *Барабаш О. Ю.* Столові коренеплоди / О.Ю. Барабаш, М.Ф. Сиротін, М.П. Рубцов.— К.: Урожай, 1987.— 136 с.
2. *Бондаренко Г.Л.* Методика дослідної справи в овочівництві і баштанництві / Г.Л. Бондаренко, К.І. Яковенко.— Х.: Основа, 2001.— 369 с.
3. *Гамбург К. З.* Регуляторы роста растений / Гамбург К.З., Кулаева О.Н., Муровцев Г.С. и др.— М.: Колос, 1979.— 246 с.
4. *Kondratenko S.I.* Effect of plant extract and new synthetical substitutes of phytohormones on plant regeneration from protoplasts of cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) / S.I. Kondratenko // Lithuanian journal of horticulture and vegetable growing.— 2001.— V.20(3), №1.— P. 343–349.
5. *Kondratenko S.I.* Production of somatic hybrids between different cultivars of cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) / S.I. Kondratenko, T.V. Chernishenko, P.G. Dulnev // Lithuanian journal of horticulture and vegetable growing.— 2001.— V.20(3), №1.— P. 350–358.
6. *Пономаренко С.П.* Регуляторы роста на основе п-окислов производных пиридина. Физико-химические свойства и механизм действия / С.П. Пономаренко, Т.К. Николаенко, В.М. Троян, В.К. Яворская, Т.А. Паладина, Ю.Я. Боровиков // Регуляторы роста растений.— К.: РДЭНТП, 1992.— С. 28–52.
7. *Пономаренко С.П.* Українські регулятори росту рослин // Елементи регуляції в рослинництві / С.П. Пономаренко.— К.: ВВП “Компас”.— 1998.— 360 с.

Резюме

Встановлено позитивний вплив синтетичних аналогів фітогормонів у водних розчинах гіберелінової кислоти у діючій концентрації 3 мг/л та в суміші її з індолілоцтовою кислотою — 1 мг/л на урожайність коренів і маси розетки зелених листків петрушки кучерявої листової.

Установлено положительное влияние синтетических аналогов фитогормонов в водных растворах гиббереллиновой кислоты в действующей концентрации 3 мг/л и в смеси ее с индолилуксусной кислотой — 1 мг/л на урожайность корней и массы розетки зеленых листьев петрушки кучерявой листовой.

Positive influence of synthetic analogues of phytohormone is set in water solutions of gibberellins acid in an operating concentration 3 mg/l and in mixture of him from and indolilvinegar acid — 1 mg/l on the productivity of roots and mass of wall outlet of green sheets of parsley a curly puff and root crops and mass of wall outlet of sheets.

ГОРШКОВА Л.М.

Глухівський національний педагогічний університет імені Олександра Довженка, Україна, 41400, м. Глухів Сумської обл., вул. Києво-Московська, 24, gdpu@sm.ukrtel.net

ІСТОРИЧНИЙ НАРИС ВИНИКНЕННЯ ТА РОЗВИТКУ КУЛЬТУРИ КОНОПЕЛЬ ТА ПОЧАТОК ВИКОРИСТАННЯ ЇХ ЯК ДЖЕРЕЛА НАРКОТИЧНИХ РЕЧОВИН

Створення однодомних високоврожайних сортів коноплі з відсутністю або низьким вмістом біологічно активних речовин, таких як ТГК (тетрагідроканнабіол) дозволило торкнутися історичного нарису не тільки виникнення та розвитку культури конопель, а й початок використання їх як джерела наркотичних речовин.

Коноплі відомі людству і як продовольча культура, завдяки довгому міцному та довговічному волокну. Маслянисті плоди використовувались у їжу і стали з давніх часів одним із незамінних продуктів харчування людини. Насіння містить 27–35% жиру, з нього отримували жовто-зелену олію, що має високу харчову цінність. Рафінована конопляна олія не поступалась за смаком та кольором вищій столовим оліям — провансальській, гірчичній та іншим. У насінні був виявлений фітин — органічна сполука фосфорної кислоти. У медицині він використовувався як препарат при недокрив'ї, лікуванні нервових захворювань (неврастенії, різного роду неврозів).

З іншого боку, своєрідний одурманюючий запах конопель не залишився непоміченим. Спалюючи їх на розжареному камінні та вогнищі, отримуючи витяжки та липку смолу з квіток та оцвітин, людина отримувала сильне збудження, яке допомагало їй на деякий час відійти від усіх негараздів. Тому коноплі давно відомі, як джерело наркотичного впливу. Препарати згадувались у священному книгописанні (1000–600 рр. до н.е.), можливо, вони були відомі ассірійцям.

Історія культури конопель цікава і вона має безсумнівне значення для встановлення батьківщини конопель, і тісно пов'язане з цим поширення їх по всьому материку або окремих його центрах як наркотичного джерела.

Вагомим доказом походження конопель можуть служити прийняті назви на різних мовах Європи та Азії. Перш за все, коноплі відомі як лікарські рослини. Санскритська назва “кана”, з'явилась 800–900 рр. до н.е., означала цілющу рослину. Приблизно через сто років у Сутрасі, як рослина, з якої можна виробляти тканини та мотузки.

П'янка дія конопель була відома дуже давно, що видно з назви *Indracana* (їжа — *Indru*). Санскритська назва *Bhranga* та *Gangika* легко перетворюється у *Bhranga* та *Ganja*, що вживаються для назви наркотичних речовин з конопель. Корені слів “ang” та “an” виявлені у всіх індогерманських та семітичних мовах, що може служити підтвердженням гіпотези про середньоазіатське походження конопель [5].

У літературі більш давніх часів батьківщиною конопель називали як Персію, так і Індію [6]. Цьому припущенню можна протиставити той факт, що раніше вона не була відома грекам. Геродот вперше описав її як нову невідому рослину у V ст. до н.е. Зустрічаються відомості також про те, що в V ст. до н.е. у Скіфії зростали коноплі у великій кількості, як у культурному, так і дикому вигляді. Цю рослину порівнювали із льоном, враховуючи його волокнисті властивості. Про масштаби вирощування цієї культури можна свідчити хоча б за тим, що під час війни слов'ян з греками князь Олег забезпечував флот у 2000 кораблів.

Використання конопель як галюціногенної речовини не згадувалось. Причини могли бути найрізноманітніші. Перш за все, коноплі, що вирощувались у садибах, а також дикі, ймовірно, не володіли у достатній мірі наркотичними властивостями.

Особливо значного поширення набуло використання гашишу у мусульман. Магомет забороняв своїм послідовникам вживати вино і тим самим примушував уживати наркотики у вигляді гашишу.

Використання конопель для отримання наркотичних речовин знаходимо, головним чином, в Індії. У древній літературі за 800–900 рр. до н.е. індійські коноплі відомі, насамперед, як лікарські рослини. І деякі дослідники вважають, що в Одисей Гомера “чудовий сік” — це не що інше, як сік, виготовлений із листя та квітів індійських конопель. Через сторіччя було згадування про неї, як про волокнисту рослину. У цій країні особливо був поширений один вид конопель, багатий наркотичними речовинами. Дуже часто цей вид виступав як лікарська рослина. Волокно, що отримували з нього, було жорстким, малопридатним для використання. П. Кепіг (1931) писав, що не так легко ботанічно встановити родоначальника індійських конопель, оскільки в Індії під ім'ям “*Namp*” у торгівлю потрапляли волокна різних рослин — *Crotolaria retusa*, *Hibiscus cannabinus* L., *Crotolaria juncea* L., *Crotolaria Burhia* волокна *Kendir* та ін. Справжні коноплі *Cannabis* вирощувались переважно для отримання гашишу. Найбільший інтерес становили коноплі, знайдені в Індії і описані Lamarck (1870). Ця форма конопель увійшла в літературу під назвою *Cannabis indica*. За ботанічними ознаками вона майже не відрізнялась, проте деякі морфологічні ознаки виділяли її серед інших форм конопель. Маючи темне забарвлення, дрібно розділені листки, густегалуження та довго не опадаюче листя, ці рослини часто використовувались місцевим населенням для прикрашання помешкань. Північні провінції отримували з них волокно і, передусім, з чоловічих рослин.

Решта провінцій використовували *Cannabis indica* тільки для отримання наркотичних речовин. Особливо важливим в описі цієї форми являлась наявність залозистих волосків, які виділяли смолисту липку масу. Найбільша їх кількість відмічена на жіночих квітках — оцвітинах. З них в основному добували гашиш.

Китайці також з давніх часів вирощували коноплі для отримання волокон, насіння та гашишу. Так, відомо, що китайський лікар Хоа-Тоо, який жив у III ст. до н.е., призначав коноплі своїм хворим як знеболюючий і снодійний засіб при хірургії [2].

У країнах по Середземноморському узбережжю коноплі вирощувались у незначній кількості для отримання гашишу, проте вони вважались менш багатими на ці сполуки, тому місцеве населення надавало перевагу гашишу, отриманому з Індії та Середньої Азії.

Проникнення конопель у Північну Африку було пов'язано з отриманням цілющих речовин. Вважається, що саме тут народилась назва “гашиш” — наркотичний засіб, отриманий з конопель. Назва “гашиш” пов'язана з войовничим орденом Гашишин або особливою магометанською сектою — ассасинів — вбивць. Від впливу наркотичної речовини конопель воїни цього загону ставали безстрашними і були готові до героїчної боротьби. Користування наркотичними речовинами конопель в Азії збереглося і до сьогодення часу.

Дослідивши багато територій, зайнятих під коноплі в Турції, Dewey (1913) знайшов цікаву форму конопель. Ця форма також мала густе листя і займала проміжне положення між волокнистими та насінневими коноплями. Вона нагадувала форми, які вирощувались в Індії, Африці, Аравії і служила в основному для отримання гашишу.

Коноплі увійшли в ужиток населення Русі з давніх часів і відігравали велику роль, як у натуральному селянському господарстві, так і в житті держави. Торгівля пенькою цінилась державою дуже високо, про що говорять багаточисельні накази Ярослава Мудрого у 1050–1051 рр., накази Петра Великого — 1723, 1718, Єлизавети Петрівни у 1731 р.; Катерини II — 1775 р. та ін., де злочини торгівельного характеру карались не тільки вічною каторгою, але і смертельною карою. Проте ніде немає згадок про використання конопель як наркотичного джерела. Однією з причин міг служити той факт, що вміст ТГК (тетрагідроканнабінолу) був настільки незначним, що не міг послужити джерелом добування та вживання. Можливо були й інші причини, пов'язані з побутом та звичками жителів даного регіону.

На Європейський ринок гашиш надходив у меншій мірі, але у східних народів використовувався і користується великим попитом. Відомо, що у людей, які курять гашиш спостерігається сильне психічне збудження, що виражається сміхом, мареннями, боязкістю, неправильним сприйняттям об'ємних розмірів предметів. Східні народи пов'язували гашиш з почуттям радості, насолоди, веселощів та ін., але як відомо ці відчуття в кінцевому результаті, зникали і наступали депресії. Тривале застосування гашишу пов'язане з втратою фізичних і духовних сил. Перераховані явища представ-

ляють велику проблему в економічному плані, соціальному, а також у плані охорони здоров'я.

Використання гашишу з медичною метою не являлося незамінною проблемою, і його вживання завжди вважалося ганебною звичкою не тільки у нашій країні, але і за кордоном. У багатьох країнах прийняті законодавчі заходи для повної заборони використання гашишу, як з медичною метою, так і для немедичного використання.

Г.В. Лазурьевский, Л.А. Николаева (1972) відмічають, що екстракт конопель вважався народним лікарським засобом і включався до національної фармакопеї [1]. У IX Державній фармакопеї СРСР, уведений з 1961 року, коноплі вже не значилися як лікарські рослини, хоча у всі попередні видання вони входили. У фармакопеї США збереглися до 1937 року (A. Haney, Kutscheia, 1973). Це питання було предметом спеціального розгляду у Комітеті експертів по наркотичним речовинам при ВООЗ. Вчені різних галузей прийшли до висновку, що на сьогодні поки немає підстав вважати коноплі джерелом лікарських речовин типу антибіотиків. Екстракти конопель та гашишу, як такі, що не мають постійного складу і високої лікарської цінності, перестали вживатися у медичній практиці. У тому випадку, коли доступними стануть індивідуальні каннабіноїди, вони, можливо, будуть використані у наукових дослідженнях та практичній психіатрії.

Дослідники деяких країн виступають за легалізацію гашишу. В офіційних документах, представлених ВООЗ, стверджується, що необхідно знайти менш шкідливий, ніж алкоголь засіб, здатний його замінити. Вміщені в індійських коноплях речовини повністю задовольняють цю заміну. Лікар О.М. Andrade (1964) намагався переконати в офіційному друкованому органі ВООЗ, що гашиш, на відміну від кокаїну та морфіну, є не шкідливим засобом [4]. Він також впливає на ЦНС, проте до нього немає такого звикання і потреби до збільшення дози. Проте багато фактів свідчать про інше, тому комітет експертів ВООЗ у Женеві у 1971 році відніс каннабіноїди до небезпечних наркотиків і запропонував встановити за ними контроль на рівні з іншими наркотичними речовинами.

Наркотичні речовини і гашиш

Серед природних наркотичних речовин найбільшого поширення отримали опій та гашиш, в країнах Латинської Америки листя з чагарнику кока. Проблема наркоманії не є новою і не становить нового явища у соціальному житті багатьох країн. З давніх часів людина шукала примарного щастя і з цією метою знаходила рослинні речовини, що застосовувала під час ритуальних церемоній, свят та інших обрядів. Як уже було відмічено, ці речовини специфічно впливали на нервову систему, викликали ілюзії, галюцинації, приводили людину у стан легкості, задоволення і насолоди. Проте вказані явища через певний час змінювались слабкістю, безсиллям, втратою пам'яті та іншими негативними симптомами. До того ж, у людини вироблялось відчуття звикання та фізіологічної потреби до постійного збільшення дози. Тривале вживання наркотиків приводило до порушення фізіологічної ціліс-

ності організму, і людина переставала існувати як особистість. З'являлись нервово-психічні розлади, захворювання органів кровообігу, поступове порушення нормальної життєдіяльності організму.

Опій отримують із коробочок снодійного маку. Складна суміш являє собою азотовмісні сполуки алкалоїдів. Ця суміш є вихідною сировиною для виділення морфіну, кодеїну та інших цінних лікарських речовин.

Гашиш отримують, в основному, з квітучого суцвіття конопель, куди входять: оцвітини, квітки, дрібні листки та пилок. На ранніх етапах розвитку зрізають листки, а потім всю верхню частину рослини. У наш час у країнах Азії та Африки вирощують цілі плантації снодійного маку та гашишних конопель (індійських). Гашиш розфасовують дрібними партіями або готують спиртові екстракти.

З листя чагарникової рослини кока виділяють основну діючу речовину — кокаїн, який широко застосовується в хірургічній, стоматологічній та офтальмологічній практиці. У наш час він замінений дешевим штучним анестетиком — новокаїном, але і до сьогодні кокаїн ще не втратив свого призначення у медицині.

Хімічна будова молекул природних, синтетичних та напівсинтетичних речовин досить різна, оскільки вони належать до різних класів органічних сполук. Але об'єднують їх подібні фізіологічні властивості: вплив на ЦНС, порушення психіки. Речовини, що діють у першу чергу і, в основному на нервову систему людини або тварин, отримали назву психотропних і останнім часом пригортають особливу увагу фармакологів, біохіміків, лікарів-психіатрів.

Досить цікавим є вивчення механізмів та суті психотропних процесів на молекулярному рівні, тобто взаємозв'язок між почуттями, емоціями та хімічними реакціями, що протікають у нервових клітинах головного мозку (нейронах). Всі відчуття людини і тварин приємні або навпаки неприємні мають матеріальну основу. Вони завжди супроводжуються складними мікрофізико-хімічними реакціями. На жаль, багато аспектів даних емоцій з'ясовані недостатньо глибоко, щоб можна було робити певні висновки.

За даними комісії ВООЗ гашиш є найпоширенішим наркотиком, що пов'язано з культурою — конопель, їх легкою пристосованістю до кліматичних умов і повсюдним поширенням. З іншого боку каннабіноїди — природні фенольні сполуки конопель, найбільш слабо вивчені порівняно з іншими наркотиками. Це пояснюється, перш за все, складністю отримання фізіологічно активних індивідуальних сполук, їх нестійкістю.

У багатьох країнах смолка конопель отримала різні назви: гашиш — в Європі, на Близькому Сході та Середній Азії — “анаша”, в Індії — “харас”, у Північній Америці — “маріхуана”, у Бразилії — “маконхе”, і ще існують синоніми: гаджа, план, дагга, банг та ін.

Література

1. *Лазурьевский Г.В.* Каннабиноиды / Лазурьевский Г.В., Николаева Л.А. — Кишинев: Штиинца, 1972. — 68 с.

2. *Серебрякова Т.Я.* Конопля / Серебрякова Т.Я.— Л.: Изд. Все. инст. прикл. бот и новых культур, 1940.— С. 80–84.
3. *Серебрякова Т.Я.* Флора СССР. Прядильные культуры / Серебрякова Т.Я., Сизов И.А.— М.–Л.: 1940.— С. 5–4.
4. *Andrade O.M.* // Bull. Narcotics.— 1964.— 16, №4.— P. 23.
5. *Heuser O.* Der deutsche Hanf. Leipzig.— 1924.— 61.
6. *Wisher J.* Die Rechstoffe des Pflanzenreiches.— 1910.— I.

Резюме

У роботі висвітлені історичні процеси виникнення культури конопель і в подальшому використанні її як джерела наркотичних речовин.

В работе освещены исторические процессы возникновения культуры конопли и в последующем использование ее как источника наркотических веществ.

The article deals with the historical processes of appearing the culture of cannabis and its further usage as the source of the drug substances.

ДЗЮБА В.А., МАЛЫШЕВА Н.Н., ЕСАУЛОВА Л.В.

*ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт риса,
Россия, г. Краснодар, 350921, n/o Белозерное, E-mail: arri_kub@mail.ru*

ГЕНЕТИКА НАСЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ЭНДОСПЕРМА ЗЕРНОВКИ РИСА В СЕЛЕКЦИИ НА КАЧЕСТВО

В генетической литературе (Kinoshita T., 1997; Ярош Н.П., 1975; Juliano B.O., 1976; Дзюба В.А., 1975; 1980; 1988; 2004; Дзюба В.А., Лаштованная Л.В., 2002; Дзюба В.А., Колесников Г.П., 1976 и др.) описано несколько генотипов, контролирующих содержание белка и его компоненты.

Ген *esp* — 1–4 — endosperm storage protein — накопление и хранение белка в эндосперме.

Ген *hp* — high protein — высокое содержание протеина (белка), его доминантный аллель *Hp* — контролирует низкое содержание белка в эндосперме.

По данным Международного института риса (Juliano B.O., 1976) в эндосперме рисовой зерновки содержится около 8% белка. В сортах риса, возделываемых в Российской Федерации, содержание белка варьирует от 7 до 13%. По результатам базы данных банка генетических ресурсов риса из 1734 образцов, проверенных в лабораторных условиях на содержание белка, они распределились в следующей последовательности: 134 образца содержат белка 4–6%; 6,1–8% — имеют 655 образцов или 38%; от 8,1 до 10,0% белка содержат 721 номер или 42%; 10,1–12,0% имеют 184 образца или 11%; более 12% белка содержат 40 образцов или 2,0%. Из этих результатов видно, что 55% коллекционных образцов можно использовать в селекции в качестве родительских форм при создании высокобелковых сортов риса. У новых сортов содержание белка будет варьировать от 8 до 12%.

В селекции на качество необходимо учитывать, что содержание белка контролируется следующими генами: *hr* — *gr*оtein — высокое содержание белка; *Hr* — низкое содержание белка. Для гибридизации целесообразно брать один образец с высоким содержанием белка, но он может быть низкоурожайным (*hphphr*); второй родитель должен иметь высокую продуктивность, но он может быть низкобелковым (*HrHrHr*).

При гибридизации *hphphr* x *HrHrHr* при прямом и реципрокном скрещиваниях в F_1 получим два генотипа: *Hrphphr* — в случае материнской формы *hphphr*; *HrHrphr* — в случае материнской особи *HrHrHr*.

На основе двойного оплодотворения в реципрокных скрещиваниях в F_1 образуются два генотипа по содержанию белка: *Hrphphr* и *HrHrphr*. Для примера представлена модель наследования и изменчивости содержания белка в эндосперме рисовой зерновки (табл. 1).

Отбору подлежат генотипы: *Hrphphr* и *hphphr*, у которых содержание белка будет варьировать от 10,6 до 14,2 %.

В популяциях таких гибридов, начиная с F_2 поколения, проводится отбор растений по признакам, контролирующим их продуктивность. Семена отобранных растений в лаборатории делят пополам (поровну по их количеству). Все части семян необходимо пронумеровать. Каждое растение будет иметь два одинаковых номера (например: 32, 32; 47, 47 и т.д.).

Одну часть семян каждого отобранного растения передают в лабораторию для определения содержания белка, а вторую – сохраняют до весны (до посева). Этот метод мы назвали “методом половинок”. После биохимического анализа одной части семян гибридной популяции сравнивают со второй. Отбору подлежат только растения с максимальным (более 10%) содержанием белка. Таких растений, обычно бывает не более 3–5% от количества отобранных.

Семена отобранных растений передаются в селекционный питомник. Остальные семена гибридных растений также можно использовать в селекционном питомнике, как высокопродуктивные, но не высокобелковые.

Таблица 1

Генотипы родительских особей и гибридов F_1 и F_2 и содержание белка в эндосперме риса

Символы родословности	№ п/п	Генотипы эндосперма	Содержание белка в эндосперме, %	Варьирование признака у растений, %
		<i>hphphr</i>	13,2	12,8–13,7
		<i>HrHrHr</i>	6,3	5,9–6,5
F_1	1	<i>Hrphphr</i>	9,7	9,2–10,1
	2	<i>HrHrphr</i>	6,8	6,1–7,2
F_2	1	<i>HrHrHr</i>	6,4	5,4–7,3
	2	<i>HrHrphr</i>	6,6	5,7–7,5
	3	<i>Hrphphr</i>	9,8	9,1–10,6
	4	<i>hphphr</i>	13,4	12,3–14,2

У высокобелковых растений в селекционном питомнике, а так же на протяжении всех этапов селекционного процесса обязательно проводится анализ по содержанию белка в эндосперме.

Содержание амилозы и амилопектина в эндосперме рисовой зерновки

В генетической литературе (Juliano В.О., 1976; Kinoshita Т., 1997; Дзюба В.А., 2004 и др.) описано, что содержание амилозы и амилопектина характеризуется несколькими генами: *Ae* — *Amylose extender* — высокое содержание амилозы. Этот доминантный ген контролирует высокое содержание амилозы, а его регрессивный аллель *ae* — низкое. Содержание амилопектина определяется по разности суммарного количества этих химических веществ и содержанием амилозы. Например, у сорта Раядо в эндосперме было 18,39% амилозы. При определении количества амилопектина (100–18,39%) получено значение 81,61%, которое указывает на содержание амилопектина в эндосперме зерновки сорта Раядо.

При скрещивании двух образцов: одного с высоким содержанием амилозы (25–27%) и другого с низким (16–20%), у гибрида, на основании доминирования высокого содержания амилозы над низким, в эндосперме будет равное количество высокоамилозному родителю, при условии полного доминирования этого признака или больше, в случае эффекта сверхдоминирования. Модель гибридизации может быть различной. Если $AeAeAe \times aeaeae$, в F_1 , то на основе двойного оплодотворения, гетерозигота эндосперма будет иметь следующий генотип: $AeAeae$. В реципрокном гибриде генотип эндосперма будет такой: $Aeaeae$. В первом случае содержание амилозы в эндосперме будет больше, чем в реципрокной модели. Здесь важную роль играет количество генов, отвечающих за этот признак. В первом генотипе доминантных генов было — $AeAe$, а рецессивных только один — ae .

В F_2 таких популяций проводят индивидуальный отбор высокопродуктивных растений. После биометрического анализа семена растений с высокой продуктивностью делят на две равные части. Одну часть семян передают в биохимическую лабораторию для определения количества амилозы, вторую — на хранение.

После биохимического анализа части семян (метод “половинок”) с высоким содержанием амилозы — отбираются и пакеты с семенами передаются в селекционный питомник для дальнейшей работы. Биохимический анализ у таких линий (номеров) следует проводить ежегодно на протяжении всего цикла селекционной работы.

Содержание амилопектина связано с проявлением гена *Wx* — *Waxy endosperm* — восковидный эндосперм. Эндосперм образцов состоит из восковидного крахмала, у которого отсутствует амилоза и содержит 100% амилопектина.

Ген *Waxy endosperm* проявляет свое влияние на крахмал эндосперма, листьев, зародышевого мешка и пыльцевых зерен. Идентификация присутствия гена *Waxy endosperm* в эндосперме зерновки и пыльцевых зернах

проводится по йодному тесту. При нанесении капли 2% йодистого калия на эндосперм будет проявляться оранжевая окраска.

При анализе эндосперма зерновки риса йодистым тестом фиолетовая окраска укажет на наличие амилозы. Пыльцевые зерна, собранные с глютинозного растения, при тестировании йодистым калием окрасятся в оранжевый цвет. По окраске пыльцевых зерен можно проводить тетрадный анализ гомозиготных и гетерозиготных растений. Гомозиготные растения по гену *waxy endosperm* на йодистый тест покажут оранжевую окраску. У гетерозиготных особей часть пыльцевых зерен будет окрашена в фиолетовый и оранжевый цвета.

Доминантный ген *Waxy endosperm* контролирует фиолетовую окраску эндосперма или пыльцевых зерен. Его рецессивный аллель проявляет оранжевый цвет. От состояния и количества доминантных и рецессивных аллелей будет зависеть количество амилозы или амилопектина в эндосперме рисовой зерновки.

В генетической литературе (Дзюба В.А., 2004г.) приводится четкая идентификация коллекционных образцов по структуре эндосперма. Доминантный ген *Ww* — *Waxy endosperm* характеризует стекловидный эндосперм, а регрессивный аллель *wx* — глютинозный (восковидный, тусклый) эндосперм.

После скрещивания образцов с генотипами, различающимися по структуре эндосперма, мы получим различные варианты с дозами генов: *wxwxwx* x *WxWxWx* — F_1 будет следующий генотип *Wxwxwx*. Реципрокный вариант: *WxWxWx* x *wxwxwx* — в F_1 покажет генотип *WxWxwx*. Получение различных генотипов при прямом и реципрокном вариантах: *Wxwxwx* и *WxWxwx* определяются двойным оплодотворением зародышевого мешка. Генотип эндосперма от материнской особи получает два аллеля, а от отцовской — только один. В F_2 наблюдается расщепление по фенотипу эндосперма на

Таблица 2

Содержание амилоза и амилопектина в зависимости от генотипов структуры эндосперма зерновки риса

Генотип эндосперма		Содержание, %	
		амилоза	амилопектин
Родительские особи	<i>wxwxwx</i>	0	100
	<i>WxWxWx</i>	13	87
F_1	1. <i>Wxwxwx</i>	8,7	91,3
	2. <i>WxWxwx</i>	11,3	88,7
F_2	1. <i>WxWxWx</i>	13,2	86,8
	2. <i>WxWxwx</i>	12,1	87,9
	3. <i>Wxwxwx</i>	8,1	91,9
	4. <i>wxwxwxw</i>	0	100

следующие классы: $WxWxwx$; $Wxwxwx$ — эндосперм стекловидный и полумучнистый; $wxwxwx$ — глютинозный, восковидный эндосперм. В каждом классе присутствует различное количество генов доминантных и рецессивных, от которых будет зависеть содержание амилозы и амилопектина в зерновке риса.

Начиная с F_2 можно проводить отбор растений из гибридных популяций по структуре эндосперма. После созревания зерна в поле можно легко проводить идентификацию зерновок по структуре эндосперма. Растения гомозиготные по глютинозности будут иметь тусклый эндосперм, которые можно отбирать для селекционных целей с другими хозяйственно-ценными признаками.

Растения с глютинозным эндоспермом можно идентифицировать в период цветения по тесту йодистого калия. Растения гомозиготные по рецессивному гену wx формируют пыльцевые зерна, которые окрашиваются на йодистый тест в оранжевый цвет. Пыльцевые зерна, у которых присутствуют доминантные гены Wx , будут окрашиваться в фиолетовый цвет.

Литература

1. *Дзюба В.А.* Разработка теоретической модели и идеального сорта риса. В кн. Физиологические основы повышения продуктивности зерновых культур.— 1975.— С. 267–275.
2. *Дзюба В.А.* Методика отбора растений из гибридных популяций. Актуальные вопросы генетики и селекции растений (тез. Докладов).— 1980.— С. 213.
3. *Дзюба В.А.* Генетика риса. Краснодар, 2004.— 283 с.
4. *Дзюба В.А., Колесников Г.П.* Новизна легкорастворимых белков сортовых и гибридных семян риса. Бюлл. НТИ ВНИИ риса.— 1976.— Вып.19.— С. 24–26.
5. *Дзюба В.А., Лаитованная Л.В.* Генетика качества. Пути повышения и стабилизации производства высококачественного зерна. Краснодар, 2002.— С. 241–244.
6. *Ярош Н.П.* Химический состав. Культурная флора СССР. Крупные культуры (гречка, просо, рис).— 1975.— С. 332–343.
7. *Juliano B.O.* Biochemical studies. Rice postharvest technology. Intern. develop. res. Centre.
8. *Kinoshita T.* Gene analyses. Science of the rice plant. Genetics. Tokyo.— 1997. V.3.— P. 197–251.

Резюме

Показано наследование содержания белка, амилозы и амилопектина в эндосперме зерновки риса в зависимости от направлений скрещивания и дозы доминантных и рецессивных генов в триплоидном эндосперме.

Inheritance of protein, amylose and amylopectin in rice kernel endosperm according to crossing type and dose of dominant and recessive genes in triploid endosperm is showed.

ЕМЕЦ З.В., МАМЕНКО А.М.

Харьковская государственная зооветеринарная академия,

Минагрополитики Украины

Украина, 62341, Харьков, пгт Малая Даниловка, e-mail: zoya_emez@mail.ru

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СЕЛЕКЦИИ СКОТА ПО ЖИРНОМОЛОЧНОСТИ И ВЫХОДУ МОЛОЧНОГО ЖИРА

Повышение качества молока, увеличение содержания в нем жира и выхода молочного жира являются важными составляющими совершенствования молочного скота [1], что обуславливается особыми физико-химическими свойствами молочных продуктов, экономической и питательной ценностью и способностью молочного положительно влиять на воспроизводительные способности потомства [2].

Результаты изучения закономерностей изменчивости содержания жира в молоке и выхода молочного жира довольно противоречивы получены, в основном на убивших популяциях, поэтому их изучение у новых молочных пород приобретает особую актуальность.

Материалы и методы

Целью наших исследований было: изучение влияния основных генетических факторов на содержание жира в молоке и выход молочного жира, а также на его качество; установить характер и силу их зависимостей; от продуктивных, племенных характеристик предков; выделить таких факторов, которые в наибольшей степени обуславливают изучаемые продуктивные признаки и на их основе разработать модели оценки и оценить селекционную эффективность отбора при помощи разработанных моделей. Исследования были проведены на материалах племенного учета в агропредприятиях Харьковской области, а также в опытных хозяйствах Института животноводства НААНУ, на коровах: черно-пестрой, симментальской, айрширской, украинских красно-пестрой и черно пестрой молочных пород.

Изменчивость, повторяемость и наследуемость жирномолочности и выхода молочного жира определяли на основе соответствующих коэффициентов по методикам Н.А. Плохинского (1961) с использованием персональных компьютеров [3]. Степени влияния различных факторов на содержание жира в молоке и выход молочного жира устанавливали путем применения общей линейной модели и ее производных — корреляционного, регрессионного, дисперсионного анализов. Обработку данных осуществляли при помощи процедур General Linear Model, Correlation, Regression стандартного пакета прикладных статистических программ SPSS — 12.0.

Для установления формы и силы связей между количественными признаками использовали стандартный пакет программ Table Curve — 2D. При этом из совокупности простых (группа “Simple”) уравнений выбрали наиболее адекватно описывающие изучаемую зависимость. Полученные результаты анализировали с точки зрения детерминированности, точности и достоверности [4]. Для изучения наследственной обусловленности изу-

чаемых продуктивных признаков в качестве влияющих фиксированных факторов использовали факторы “порода”, “отец”, а в качестве коварианс — жирномолочность и выход молочного жира матери.

Результаты исследований

Исследования показали, что самым влияющим как на содержание, так и на выход молочного жира является фактор “отец”. Степень влияния данного фактора на содержание жира в молоке составила 0,127, а на выход молочного жира 0,196 ($P > 0,999$). Коэффициент наследуемости содержания жира в молоке коров, вычисленный по методике Райта, составляет 0,508, а на выход молочного жира — 0,748. Коэффициент детерминации выхода молочного жира фактором “отец” равен $R^2 = 0,20$, что в 1,5 раза превышает аналогичный показатель влияния “отца” на содержание жира. Группы быков-производителей вместе с основными параметрами изменчивости содержания жира в молоке их дочерей представлены в таблице. Выделена группа быков, дочери которых при высокой жирномолочности отличаются низким выходом молочного жира. Наихудшие быки сочетают низкий выход молочного жира дочерей с низкой жирномолочностью. Их целесообразно исключить из селекционного процесса. Перспективными являются быки Тохтаан_Исо_88, Анис_3491, Алекс_12824, Вуд_1703660, Сеул_1715628129, дочери которых производителей характеризуются высокими показателями как выхода, так и содержания жира, таких быков целесообразно использовать при составлении подбора и заказных спариваний.

Породным фактором детерминировалось 2,6% изменчивости содержания жира в молоке. Самым высоким данный показатель качества молока был у коров айрширской породы (4,19%), самым низким (3,81%) — у животных украинской черно-пестрой молочной породы.

Таблица 1

Содержание и выход молочного жира дочерей некоторых быков-производителей

ОТЦЫ	% жира	ВМЖ, кг
Сеул_1715628129	3,90	210,9
Анис_3491	4,03	205,9
Алекс_12824	4,08	203,3
Вуд_1703660	3,96	191,1
Тохтаан_Исо_88	4,97	175,8
Аптекарь_1447	4,24	159,0
Эльбрус_1535	3,95	152,4
Срыв_23	4,08	140,0
Флегель_2167	4,11	139,4
Засечный_5116	3,60	119,8
Светлячок_7944	3,73	117,0
Зоркий_2874	3,78	81,8

При изучении зависимости между содержанием жира матерей и дочерей установлено, что максимальная связь имеет место при рассмотрении среднего содержания жира за все имеющиеся лактации в молоке матерей и дочерей $r=0,28$ ($P>0,999$). Данная зависимость описывается линейной функцией $y=2,81+0,29*x$, что репрезентирует 7,7% изменчивости содержания жира дочерей при стандартной ошибке предсказания $SE=0,28\%$. Установлено, что при повышении содержания жира в молоке у матери на 1% можно ожидать роста содержания жира в молоке дочери на 0,29%. В случае учета среднего по всем лактациям содержания жира коэффициент наследуемости этого показателя составляет 0,56 (рис.).

Из совместных парных влияний обуславливающих факторов на содержание жира в молоке и выход молочного жира, наиболее значимыми были факторы “отец* выход молочного жира матери”. Степень влияния данных факторов на содержание жира в молоке составила 0,060, а на выход молочного жира 0,083 ($P>0,999$).

В процессе одно- и двухфакторного дисперсионного и корреляционно-регрессионного анализов были выявлены наиболее значимые для оценки изучаемых продуктивных признаков влияющие факторы. Серия многофакторных анализов влияния исследуемых факторов на содержание жира в молоке и выход молочного жира, позволила разработать модели оценки этих продуктивных признаков. Модель оценки содержания жира на базе основных изученных генетических факторов включает оценки эффектов градаций фиксированных факторов, а также коэффициенты регрессии содержания жира на влияющие количественные признаки. Она описывала 36% изменчивости содержания жира ($P>0,999$). Коэффициент корреляции между спрогнозированными и фактическими значениями содержания жира составлял $r=0,6$

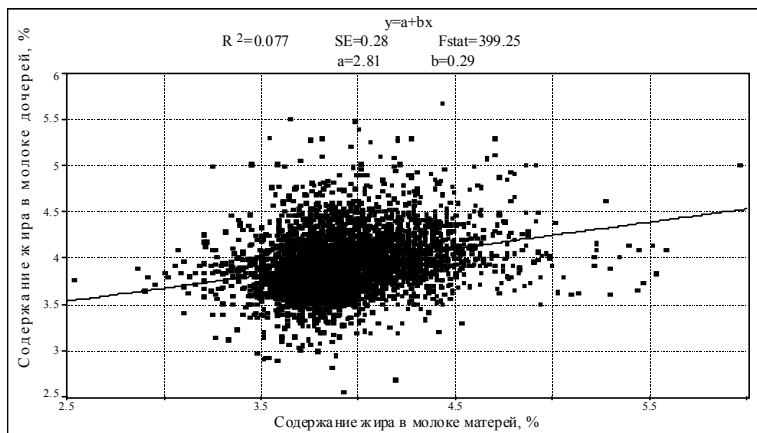


Рис. Зависимость между средним содержанием жира за все имеющиеся лактации в молоке матерей и дочерей

$P > 0,999$. Для разработки модели оценки выхода молочного жира были использованы самые влияющие на выход молочного жира факторы. Созданная модель характеризовалась коэффициентом детерминации $R^2=0,558$, что в 1,6 раза выше по сравнению с соответствующей моделью оценки содержания жира.

В результате оценки с помощью модели продуктивности коровы Розанта 8614 прогнозируемый выход молочного жира этой коровы составлял 209,8 кг молочного жира, а фактический 209,9 кг. Разница между прогнозом и фактом составила 0,1 кг.

Моделирование отбора на основе прогнозов выхода молочного жира, рассчитанных по модели, свидетельствует о высокой селекционной эффективности данного мероприятия. Особенно высокие достоверные различия между племенной и выбракованной группами были зафиксированы при выделении до 20% лучших и до 15% худших животных. При этом в рассмотренных вариантах отбора разница по продуктивности составляет от 39,9 кг от среднего по всей выборке при отборе худших животных, а при отборе лучших животных от 80,3 до 104,4 кг, что составляет 35,7–44,5% от среднего по выборке. 5% животных, оцененных по модели, как потенциально с наиболее высоким выходом молочного жира обеспечивают $Sd=69,9$ кг, что составляет 42,3% от средней продуктивности по выборке. При этом разница между фактической продуктивностью племенной и выбракованной групп была в три раза больше, чем среднее квадратическое отклонение в целом по выборке.

Выводы

1. Наиболее влиятельным из исследованных генетическим фактором является “отец”, посредством которого возможно описать 12,7% изменчивости содержания жира в молоке и 19,6% изменчивости выхода молочного жира и выявить производителей, дочери которых сочетают высокий выход молочного жира и жирность молока.

2. При прогнозе повышении содержания жира в молоке матери на 1% можно ожидать роста этого показателя у дочерей на 0,29%. Корреляционная связь между выходом молочного жира матерей и дочерей достигает $r=0,28$ ($P > 0,999$). Коэффициенты наследуемости содержания жира в молоке и выхода молочного жира равны соответственно 0,56 и 0,72.

3. Установлено, что влияние породы на содержание жира в молоке коров составляет $2=0,026$ ($P > 0,999$). Степень влияния данного фактора на выход молочного жира составляет $2=0,046$ ($P > 0,999$). Самой жирномолочной является айрширская порода (182,95 кг, 4,19%).

4. Разработанные модели селекционной оценки содержания жира в молоке коров и выхода молочного жира на базе генетических факторов позволяют отслеживать до 36% изменчивости содержания жира в молоке коров и до 48,3% выхода молочного жира ($P > 0,999$). Применение данных моделей при отборе 5–15% лучших по прогнозу животных дает возможность повысить соответственно среднее содержание жира в молоке отобранных живот-

них племенного ядра на 0,35–0,49% и выход молочного жира — на 52,3–69,9 кг в сравнении с животными без предварительного отбора.

Литература

1. Хоменко В.И. Гигиена получения и ветсанконтрорль молока по ГОСТу / Хоменко В.И.— К.: Урожай, 1985.— 100 с.
2. Машкін М.І. Молоко і молочні продукти / Машкін М.І.— К.: Урожай, 1996.— 336 с.
3. Плохинский Н.А. Биометрия / Плохинский Н.А.— М.: Л. горы, 1969.— 6 с.
4. Снедекор Дж.У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии / Снедекор Дж.У.-М.: Сельхозиздат, 1961.— 503 с.

Резюме

В статті висвітлено порівняльну оцінку впливу генетичних факторів на вміст жиру в молоці корів і вихід молочного жиру. Виділено та проаналізовано основні фактори, що зумовлюють вміст жиру та вихід молочного жиру. Оцінено ступінь впливу окремо кожного з факторів і основні характеристики залежностей від вивчених продуктивних показників.

В статье освещена сравнительная оценка влияния генетических факторов на содержание жира в молоке коров и выход молочного жира. Проанализированы основные факторы, которые обуславливают содержание жира в молоке и выход молочного жира. Оценена степень влияния отдельно каждого фактора и основные характеристики зависимостей изученных продуктивных показателей от них.

Peculiarities is devoted to comparative evaluation of influence of the basic genetic factors on fat content and fat yield in cows. The basic factors that determine fat content and fat yield were distinguished and analyzed. The degree of influence of each separate factor and the basic features of dependencies of studied traits on them were estimated.

ЗАДОРЖНА О.А.

Інститут рослинництва ім.В.Я.Юр'єва НААН України

Україна, 61060, Харків, пр.Московський, 142, e-mail: olzador@ukr.net

СПАДКОВІ ОСОБЛИВОСТІ ОЗНАК НАСІННЯ СОНЯШНИКУ У ЗВ'ЯЗКУ З ОЛІЙНІСТЮ

Соняшник є однією з важливих сільськогосподарських олійних культур в Україні. Збільшення його урожайності, покращення складу олії є актуальними задачами його селекції [1]. Вивченню ознак насіння соняшнику, їх успадкуванню, кореляційним зв'язкам вже давно приділяється увага дослідників [2, 3]. Відомі кореляційні зв'язки лушпинності насіння та олійності [2–5]. Вважається, що показники олійності і лушпинності знаходяться під складним полігенним контролем та мають високі коефіцієнти успадкування. Це дозволяє проводити досить ефективний добір в популяціях за даними ознаками [4].

Вважається, що агрономічні ознаки та складові урожайності успадковуються типово [6]. Вже проведено аналіз локусів кількісних ознак (QTL) з вмісту олії для таких олійних культур, як ріпак, соя, кукурудза, соняшник. Встановлено, що вміст олії в насінні контролюється цитоплазматичними факторами, що доведено за допомогою реципрокних схрещувань високо- та низько олійних ліній для модельного об'єкту *Arabidopsis* та також для сої, соняшнику та ріпаку [7, 8]. Відомі результати тільки для першого покоління. Встановлені деякі морфологічні маркери вмісту олії в насінні. Так відомо, що ознака непігментованої гіподерми локалізована в цьому ж картованому інтервалі, що визначає вміст олії в насінні [9]. Відомі дослідження локусів кількісних ознак морфологічних ознак насіння, серед яких розміри насіння соняшника та ядра, маса насіння з рослини, маса 1000 зерен, олійність, кількість днів від посіву до цвітіння. Встановлена локалізація цих ознак та підібрані молекулярні маркери [10, 11]. Раніше проведені нами дослідження свідчать про наявність в успадкуванні ознак маси ядра, маси лушпиння та олійності соняшнику в гібридах F₁ цитоплазматичного ефекту [5].

У зв'язку з цим метою даної роботи було дослідити успадкування у першому та другому поколінні ознак насіння соняшнику у зв'язку з олійністю на лініях вітчизняної селекції для вивчення можливості подальшого використання морфологічних ознак насіння як маркерних.

Матеріали та методи

Матеріалом для досліджень були лінії відновників фертильності пилку селекції Інституту рослинництва В.Я. Юр'єва: X711 В, X317 В, X 714 В, X 840 В. Лінії X711 В, X 714 В мали дрібне насіння та високий вміст олії; лінії X317 В, X 840 В — велике насіння та низький вміст олії (табл. 1, 2). Посів проводили на території наукової сівозміни Інституту рослинництва ім.В.Я.Юр'єва (Харківська обл.) згідно методики польових досліджень. Кошики збирали з 10 рослин на зразок. У зібраного насіння визначали масу ядра, масу лушпиння, відношення маси ядра до маси лушпиння. Для аналізу відбирали по 25 насінин на зразок. Для одержання насіння F₂ насіння F₁ висівали в полі як зазначено вище. Проводили запилення 5 рослин сумішшю пилку рослин цього ж зразка. Отримане насіння F₂ піддавалось аналізу за схемою, аналогічною F₁. Олійність визначали методом ядерного магнітного резонансу за допомогою приладу АМВ 1006. Статистична обробка проводилась за загальноприйнятими методами [12]. Коефіцієнт домінування (D) підраховувався за стандартною методикою [13].

Результати та обговорення

Проведені дослідження свідчать про домінування в F₁ високого вмісту олії у гібридів, де материнською формою була високоолійна форма та домінування низького вмісту олії, де материнською формою була низькоолійна форма (табл. 1, 2).

Тобто за ознакою олійності в першому поколінні спостерігається цитоплазматичний ефект. Ці спостереження підтверджуються даними деяких дослідників [5, 11]. Тобто отримані дані не дозволяють нам робити висновок

Таблиця 1

Характеристики насіння ліній сояшинику X711В, X317В та їх гібридів

Назва зразка	Олійність, %	Маса насінини, мг	Маса ядра, мг	Маса лушп., мг	Маса ядра/маса лушп., мг	Лушпинність, %
X711В	47,4	26,1 \pm 1,0	19,8 \pm 0,8	6,3 \pm 0,2	3,2 \pm 0,1	24,3 \pm 0,7
X317В	36,4	67,6 \pm 2,3	47,8 \pm 1,7	19,8 \pm 1,0	2,5 \pm 0,2	29,1 \pm 1,1
F ₁ X711Вx X317В	45	28,6 \pm 1,0	21,5 \pm 1,0	7,1 \pm 0,3	3,1 \pm 0,2	25,3 \pm 1,2
<i>D</i>	0,6	-0,9	-0,9	-0,9	0,71	-0,6
F ₁ X317ВxX711В	27,7	67,9 \pm 2,0	46,6 \pm 1,9	21,3 \pm 0,5	2,2 \pm 0,1	31,8 \pm 1,2
<i>D</i>	-2,9	1	0,9	1,2	-1,85	2,2
F ₂ X711Вx X317В	44	59,5 \pm 2,4	42,3 \pm 1,7	17,3 \pm 0,7	2,5 \pm 0,1	29,0 \pm 0,6
F ₂ X317ВxX711В	43	66,1 \pm 1,9	48,5 \pm 1,7	17,6 \pm 0,6	2,8 \pm 0,2	27,0 \pm 0,8

Таблиця 2

Характеристики насіння ліній сояшинику X714В, X840В та їх гібридів

Назва зразка	Олійність, %	Маса насінини, мг	Маса ядра, мг	Маса лушп., мг	Маса ядра/маса лушп., мг	Лушпинність, %
26(X714В)	43,5	44,8 \pm 2,2	35,2 \pm 2,0	9,6 \pm 0,4	3,8 \pm 0,4	22,4 \pm 1,5
22(X840В)	36,2	87,8 \pm 1,8	61,1 \pm 1,7	26,7 \pm 0,7	2,2 \pm 0	31,5 \pm 0
F ₁ X714Вx X840В	46	52,5 \pm 2,2	40,3 \pm 1,7	12,1 \pm 0,9	3,5 \pm 0,2	22,9 \pm 1,1
<i>D</i>	1,7	-0,64	-0,6	-0,72	0,6	-0,9
F ₁ X840ВxX714В	36,5	66,2 \pm 2,7	43,9 \pm 2,9	22,3 \pm 0,5	2,0 \pm 0,2	35,0 \pm 2,1
<i>D</i>	-1	0	-0,3	0,5	-0,5	1,7
F ₂ X714Вx X840В	49	74,3 \pm 3,4	53,8 \pm 3,0	20,1 \pm 0,8	2,6 \pm 0,2	29,3 \pm 2,6
F ₂ X840ВxX714В	50	79,0 \pm 2,2	57,8 \pm 2,2	21,3 \pm 0,8	2,8 \pm 0,1	27,2 \pm 1,2

про домінування олійності в першому поколінні при використанні високолінійної батьківської форми, які висловлювались у деяких дослідженнях [5].

На наш погляд це явище пояснюється особливостями синтезу жирних кислот в насінні. Як відомо запасні жири у насінні, що розвивається синтезуються у дві стадії. На першій відбувається синтез ланцюжків жирних кислот пластидами, на другій — подальше їх поєднання в гліцероліпиди за допомогою ацилтрансферази ендоплазматичного ретикулюму. Більшість з біохімічних етапів відомі та багато з генів, що контролюють ці етапи ідентифіковані. Генетичні підходи для дослідження регуляторного вмісту олії поки що мають обмежене поширення [7].

Як відомо, ознака олійності корелює з деякими ознаками насіння [2, 5]. Отримані нами дані свідчать про високу кореляцію між ознакою олійності та ознакою “відношення маси ядра до маси лушпиння”, про значну негативну

кореляцію між ознаками олійності та “маса лушпиння”. Між ознаками “маса насінини”, “маса ядра”, “маса лушпиння” існує значна кореляція, що співпадає з даними інших дослідників [2, 3, 5].

В другому поколінні насіння не спостерігали достовірної різниці у реципрокних гібридів між показниками “олійність”, “маса насінини”, “маса ядра”, “маса лушпиння”, “відношення маси ядра до маси лушпиння”, “лушпинність” на відміну від показників F_1 (табл. 3, 4). У деяких випадках спостерігалась тенденція до наявності цитоплазматичного ефекту в успадкуванні ознак олійності, “маси насінини”, “маси ядра”. Ці дані свідчать про участь в формуванні фенотипової ознаки генів, як цитоплазми, так і ядра. Так в F_2 спостерігались зникнення різниці між показниками реципрокного гібриду олійність, “відношення маси ядра до маси лушпиння”. Ознака “відношення маси ядра до маси лушпиння” зменшується за рахунок збільшення знаменника, тобто збільшення ознаки “маси лушпиння”. В поколінні F_1 успадкування цієї ознаки мало чіткий цитоплазматичний ефект. Як відомо, за ознаку “маса лушпиння” відповідають не тільки гени цитоплазми, а й 5 ядерних полігенів, які локалізовані в чотирьох хромосомах (4, 5, 10 та 17).

Більшість генів ознаки “маса лушпиння” знаходяться в одних локусах з деякими генами, що контролюють вміст олії. На наш погляд фенотиповий прояв ознак “олійність”, “відношення маси ядра до маси лушпиння” в F_2

Таблиця 3

Кореляція між ознаками насіння ліній соняшнику X711В, X317В та їх гібридів

Ознака	Олійність, %	Маса насінини, мг	Маса ядра, мг	Маса лушп., мг	Маса ядра/маса лушп., мг	Лушпинність, %
Олійність, %	1					
Маса насінини, мг	-0,68	1				
Маса ядра, мг	-0,63	1	1			
Маса лушпиння, мг	-0,76	0,99	0,97	1		
Маса яд/маса лушп., мг	0,85	-0,87	-0,84	-0,94	1	
Лушпинність, %	-0,89	0,84	0,8	0,91	-1	1

Таблиця 4

Кореляція ознаками насіння ліній соняшнику X714В, X840В та їх гібридів

Ознака	Олійність, %	Маса насінини, мг	Маса ядра, мг	Маса лушп., мг	Маса ядра/маса лушп., мг	Лушпинність, %
Олійність, %	1					
Маса насінини, мг	-0,13	1				
Маса ядра, мг	0,03	0,98	1			
Маса лушпиння, мг	-0,39	0,95	0,86	1		
Маса яд/маса лушп., мг	0,5	-0,79	-0,65	-0,94	1	
Лушпинність, %	-0,58	0,66	0,5	0,86	-0,98	1

пояснюється взаємодією генів цитоплазми та ядерних генів, що обумовлюють високу лушпинність та низьку олійність.

Висновки

Таким чином, в першому поколінні гібридів соняшнику спостерігається цитоплазматичний ефект в успадкуванні ознак “олійність”, “маса насіннини”, “маса ядра”, “маса лушпиння”. В другому поколінні цитоплазматичний ефект в успадкуванні цих ознак нивілюється. Дане явище викликане взаємодією генів ядра та цитоплазми.

Література

1. *Кириченко В.В.* Селекція и семеноводство подсолнечника (*Helianthus annuus L.*).— Харьков, 2005.— 385 с.
2. *Касьяненко А.Н.* Изучение наследуемости и корреляций в популяции подсолнечника: Автореф. дис... канд. с.-х. наук:06.01.05/УкрНИИ р-ва, селекции и генетики.— Харьков, 1976.— 24 с.
3. *Ростова Н.С., Анащенко А.В., Рожкова В.Т.* Сравнительный анализ корреляций признаков продуктивности у гибридов подсолнечника // С.-х.биология.— 1984.— №12.— С. 64–72.
4. *Бурлов В.В., Сербай Р.М.* Наследование и наследуемость масличности, содержания протеина в семени и лужистости семян подсолнечника // Науч.-техн. бюл. ВСГИ.— 1988.— №2.— С. 26–31.
5. *Задорожна О.А.* Успадкування ознак насіння ліній соняшнику з високим та низьким вмістом олії //Бюлетень державного Нікітського ботанічного саду.— 2009.— Вип.99.— С. 38–41.
6. *Tanksley S.D.* Mapping polygenes // *Annu Rev Genet.*— 1993.— V.27.— P. 205–233.
7. *Hobs D.H., Flinham J.E., Hills M.J.* Genetic Control of Storage Oil Synthesis in Seeds of *Arobidopsis* // *Plant Physiology.*— 2004.— Vol.136.— P. 3341–3349.
8. *Tompson T.E., Fick G.N., Cedeno J.R.* Maternal Control of Seed Oil Percentage in Sunflower // *Crop Sci.*— 1979.— Vol.19.— P. 617–619.
9. *Leon F.J., Lee M., Rufener G.K., Berry S.T. Mowers R.P.* Genetic Mapping of a Locus (hyp) Affecting Seed Hypodermis Color in sunflower // *Crop Sci.*1996.— V.36.— P. 1666–1668.
10. *Mokrani L., Gentzittel L., Azanza F., Fitamant L.* Mapping and analysis of quantitative trait loci for grain oil content and agronomic traits using AELP and SSR in sunflower (*Helianthus annuus L.*) // *Theor. Appl. Genet.*— 2002.— Vol.106.— P. 149–156.
11. *Yue B., Cai., Yuan W., Vick B., Hue J.* Mapping quantitative trait loci (QTL) controlling seed morphology and disk diameter in sunflower (*Helianthus annuus L.*) // *Helia.*— 2009.— Vol.32.— N50.— P. 17–36.
12. *Вольф В.Г.* Статистическая обработка опытных данных. М., Изд-во “Колос”, 1966.— 255 с.
13. *Российский солнечный цветок / Калайджян А.А., Хлевной Л.В., Нещадим Н.Н. и др.;* Рос. акад. с.-х. наук. Куб. нар. акад.— Краснодар: Совет. Кубань, 2007.— 352 с.

Резюме

Проведен анализ наследования признаков семян подсолнечника в связи с масличностью. У гибридов F_1 наблюдается цитоплазматический эффект в наследовании признаков “масличность”, “маса семени”, “маса ядра”, “маса лузги”. В F_2 цитоплазматический эффект в наследовании этих признаков нивилируется. Обсуждаются причины данного наблюдения.

Проведено аналіз успадкування ознак насіння соняшнику у зв'язку з олійністю. В F_1 гібридів соняшнику спостерігається цитоплазматичний ефект в успадкуванні ознак “олійність”, “маса насіннини”, “маса ядра”, “маса лущиння”. В F_2 цитоплазматичний ефект в успадкуванні цих ознак нивільюється. Обговорюються причини даного спостереження.

It has been carried on an analysis of sunflower seed traits inheritance in connection with oil content. Hybrids F_1 have cytoplasmic effect of following traits: “oil content”, “seed weight”, “kernel weight”, “pericarp weight”. In F_2 cytoplasmic effect is disappeared. Reasons of this phenomenon is discussed.

ЗЛАЦКАЯ А.В.

*Институт физиологии растений и генетики НАН Украины,
Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 31/17, e-mail: zlatska@hotmail.com*

АЛЛЕЛЬНЫЙ СОСТАВ СОРТОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ В УКРАИНЕ ПО ГЕНАМ ПУРОИНДОЛИНОВ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ХЛЕБОПЕКАРНЫЕ ПРИЗНАКИ

Пуринодолины — это щелочные цистеин-богатые белки, имеющие в своем составе триптофан-содержащий гидрофобный домен, благодаря которому они осуществляют связь с липидами мембран [1, 2]. Различают два белка этой группы: пуринодолин а и пуринодолин b [3], ассоциирующиеся в клетках зерна пшеницы в белок фриабилин с молекулярной массой 13–15 кД [4], который опосредованно через полярные липиды образует связь с поверхностью крахмальных гранул [5]. Пуринодолины являются продуктами экспрессии двух генов *Pina-D1* и *Pinb-D1* соответственно [3, 5], маркированные в локусе *Ha*, расположенном на коротком плече хромосомы 5D этой культуры и являющимся основным локусом контролирующим проявление признака твердозерности у мягкой пшеницы [6]. На основе анализа первичной структуры генов *Pina-D1* и *Pinb-D1* было установлено, что диким типом являются мягкозерные пшеницы, генетическую формулу по генам пуринодолинов которых можно представить в виде *Pina-D1a Pinb-D1a* [7–9]. Мука, полученная из зерна этих пшениц, характеризуется тонкой структурой помола, обладает низкой водопоглотительной способностью и используется преимущественно в кондитерской промышленности для производства печенья, кексов и т.п. Мутации в этих генах приводят к изменениям в структуре фриабилина, что в свою очередь, нарушает связь между крахмальными гранулами и липидно-белковым матриксом эндосперма зерна пшеницы, формируя твердозерный фенотип.

Из пшениц с твердозерным фенотипом получают муку-крупчатку, обладающую повышенной водопоглотительной способностью в сравнении с мукой мягкозерных пшениц, целевое использование которой — хлебопекарное с применением в технологии дрожжевого брожения и механического

замеса. Комбинацией аллелей генов пуриноидинов можно объяснить от 63% до 93% генетической вариации по этому признаку [9, 10]. Наиболее консервативным геном, с точки зрения обнаруженных мутаций, среди исследованных образцов мировой коллекции сортов мягкой пшеницы является ген *Pina-D1*, у которого были идентифицированы лишь две мутации (аллели *b* и *c*) с нуль-аллельной экспрессией [7–9, 11]. Аллель *Pina-D1b* наиболее распространен среди сортов мировой коллекции, тогда как аллель *Pina-D1c* был идентифицирован лишь у двух сортов Fortuna и Glenman [11], кроме того аллель *Pina-D1b* чаще встречается среди пшениц Латинской Америки, в меньшей степени у Китайских и Центрально-Восточных пшениц Европы и практически совсем не встречается у пшениц Северной Америки, Африки, Северной и Западной Европы [7]. У сортов с нуль-аллельными мутациями по гену *Pina-D1*, отсутствует белок пуриноидина *a* и наблюдается уменьшение концентрации пуриноидина *b*, а также полное отсутствие его связи с крахмальными гранулами [12] и повышение степени твердозерности эндосперма [11]. В отличие от гена *Pina-D1* у гена *Pinb-D1* при исследовании мировой коллекции сортов мягкой пшеницы идентифицировали большее число мутаций, определяющих проявление признака твердозерности. На сегодняшний день известно 6 его естественных мутаций: точковые мутации, которые привели к замене глицина на серин в 46 позиции гена пуриноидина *b* (аллель *Pinb-D1b*) [3], лейцина на пролин в 60-й позиции (*Pinb-D1c*) и триптофана на аргинин в 44 позиции (*Pinb-D1d*) [7], также 3 нуль-аллельные мутации, являющиеся следствием образования стоп-кодона, путем замены триптофана в 39 позиции (*Pinb-D1e*), триптофана в 44 позиции (*Pinb-D1f*) и цистеина в 56 позиции (*Pinb-D1g*) на стоп-кодона [9].

Наиболее распространенными оказались мутации, представленные аллелями *Pinb-D1b* и *Pinb-D1c*, хотя и встречающиеся среди сортов пшеницы всех регионов мира, тем не менее, характеризующиеся разной частотой. Было показано, что эти аллели обладали разной степенью воздействия на признак. Сорта с нуль-аллельными мутациями и носители аллеля *Pinb-D1c* имели исключительно твердозерные свойства (индекс твердозерности 70–77), а сорта-носители аллелей *Pinb-D1b* и *Pinb-D1d* были как твердозерными, так и полутвердозерными (53–83) [7,9]. На территории бывшего СССР, в том числе и на Украине, в течение последних нескольких десятилетий традиционно проводилась селекция на повышение хлебопекарных качеств у озимой мягкой пшеницы и при этом в исследованиях молекулярных основ этих хозяйственно-ценных признаков основное внимание уделяли изучению молекулярно-генетического полиморфизма запасных белков глиадинов и высокомолекулярных глютеинов [13]. Поскольку консистенция эндосперма оказывает влияние на некоторые признаки хлебопекарного качества [14], то целью данной работы было изучение аллельного состава генов *Pina-D1* и *Pinb-D1* группы сортов озимой мягкой пшеницы, допущенных к возделыванию в Украине в 2008 году и представляющих различные селекционные центры, а также некоторых сортов, исторически культивировавшихся на этой

территории, что до настоящего времени не изучалось. В случае идентификации сортов с разным аллельным составом по генам пуринодолинов, было поставлено за цель — изучить их возможное влияние на некоторые признаки хлебопекарного качества в исследованной группе пшениц.

Материалы и методы

Материал. 51 сорт озимой мягкой пшеницы: Мирхад, Мироновская 33, Фишт, Астет, Находка 4, Цыганка, Харус, Зира, Палма, Ларс, Белоцерковская полукарликовая, Мироновская 65, Ясочка, Украинка одесская, Доля, Збруч, Дальницкая, Застава одесская, Красуня одесская, Селянка, Херсонская остистая, Василина, Вдала, Зимоярка, Скарбныця, Веста, Херсонская безостая, Сирена одесская, Шестопаловка, Добирна, Дриада 1, Ремесливна, Спиванка, Куяльник, Юна, Кирия, Мироновская 61, Пивная, Свитанок 1, Знаходка одесская, Украинка полтавская, Диканька, Победа 50, Мироновская раннеспелая, Подолянка, Ятрань 60, Панна, Киевская остистая, Одесская 132, Коломак 5, Донецкая 46. А также Крымка местная, *Pinb-D1* Украинка 0248, Одесская 4, Одесская 16, Одесская 51, Одесская 162, Обрий, Одесская красноколосая. В качестве контроля использовали сорта Безостая 1 *Pina-D1a Pinb-D1b* и сорт Гленлея *Pina-D1b Pinb-D1a*.

Методы. Идентификацию аллельного состава генов *Pina-D1* и *Pinb-D1* проводили при помощи ПЦР метода по методике Гаутьер и др.[5]. Для определения аллеля *Pinb-D1b* использовали CAPS метод с применением фермента BsrBI [15], а *Pinb-D1c* — фермента PvuII [7]. Технологическую оценку сортов пшеницы проводили по методикам [16]. Обработку результатов проводили согласно методам вариационной статистики [17].

Результаты и обсуждения

На первом этапе исследования был проведен анализ аллельного состава сортов пшеницы по гену *Pina-D1* и он оказался консервативным. Все без исключения сорта были носителями аллеля *Pina-D1a* (рис. 1). На следующем

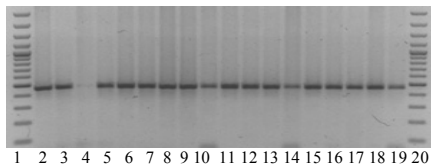


Рис. 1. Результаты ПЦР анализа аллельного состава сортов озимой мягкой пшеницы по гену *pina-D1*: 1, 20 — маркер 100 п.н., 2, 3 — Селянка; 4 — Glenlea; 5 — Безостая 1; 6, 7 — Зимоярка; 8, 9 — Скарбныця; 10, 11 — Спиванка; 12, 13 — Сирена одесская; 14, 15 — Украинка одесская; 16, 17 — Украинка полтавская; 18, 19 — Фишт

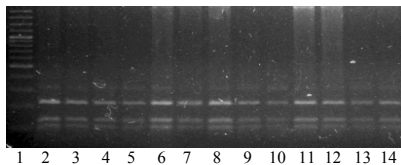


Рис. 2. Определение аллеля *Pinb-D1b*. Результаты рестрикции продукта амплификации участка гена *Pinb-D1* при помощи фермента BsrBI: 1 — Маркер 100 п.н.; 2, 3 — Безостая 1, 4, 5 — Скарбныця, 6, 7 — Спиванка, 8, 9 — Сирена одесская, 10, 11 — Украинка одесская, 12, 13 — Украинка полтавская, 14 — Фишт

этапе провели исследование по определению аллельного состава по гену *Pinb-D1*. Для четкого определения кроме ПЦП проводили рестрикцию полученного фрагмента амплификации 447 п.н. специально подобранными ферментами. При мутации *Pinb-D1b*, в следствие которой произошла замена глицина (GGC) на серин (AGC), при обработке полученного продукта амплификации при помощи фермента рестрикции *BsrVI* будут наблюдаться три фрагмента размером 223 п.н., 129 п.н. и 95 п.н., а в случае отсутствия этой мутации — два 129 п.н. и 318 п.н. В случае присутствия мутации *Pinb-D1c*, являющейся следствием замены лейцина (CTG) на пролин (CCG), при обработке полученного продукта амплификации ферментом рестрикции *PvuII* будет наблюдаться только один фрагмент, отвечающий по размерам продукту амплификации 447 п.н., а в случае отсутствия этой мутации — два 264 п.н. и 183 п.н. В результате оказалось, что большинство исследованных сортов, включая стародавние, являются носителями аллеля *Pinb-D1b* (рис. 2). Исключение составили сорта Цыганка и Зимоярка — носители *Pinb-D1c* (рис. 3). Следовательно, генетическую формулу большинства исследованных сортов по генам пуроиндолинов, можно представить в виде *Pina-D1a Pinb-D1b*, а для сортов Цыганка и Зимоярка — *Pina-D1a Pinb-D1c*. Полученные результаты полностью отвечают мировым тенденциям относительно распространения мутаций генов твердозерности у сортов озимой пшеницы. Так, подавляющее большинство сортов, культивирующихся и исторически возделываемых в США, являются носителями генетической формулы *Pina-D1aPinb-D1b* и лишь несколько сортов имели нуль-аллельные мутации по этому гену [9]. У сортов Северной Европы преимущество составляли сорта-носители комбинаций аллелей *Pina-D1aPinb-D1b*, лишь некоторые имели *Pina-D1bPinb-D1a*, *Pina-D1aPinb-D1c* и *Pina-D1aPinb-D1d* [7]. На следующем этапе у всех исследованных образцов сортов были определены “сила муки” и “объем хлеба”. Полученные результаты были усреднены и на их основании, используя методы вариационной статистики, сорта были поделены на классы и произведена проверка для выяснения в какой из статистических классов попадут сорта-носители

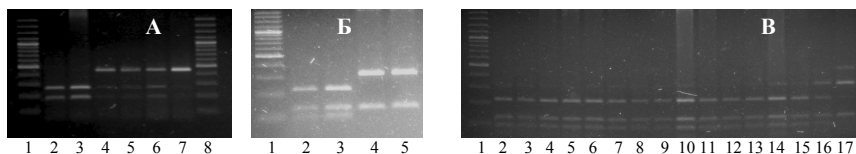
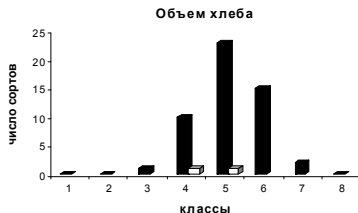
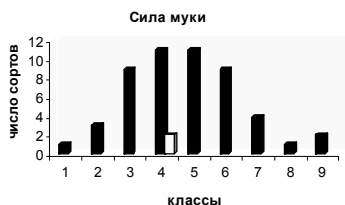


Рис. 3. Идентификации аллельного состава гена *Pinb-D1* у сортов мягкой пшеницы. А — Результаты рестрикции участка гена *Pinb-D1* при помощи фермента *PvuII*: 1, 8 — Маркер 100 п.н., 2, 3 — Безостая 1, 4, 5 — Зимоярка, 6, 7 — Цыганка; Б, В — Результаты рестрикции участка гена *Pinb-D1* при помощи фермента *BsrVI*: Б — 1 Маркер 100 п.н., 2, 3 — Безостая 1, 4, 5 — Зимоярка; В — 1 — Маркер 100 п.н., 2, 3 — Кольчуга, 4, 5 — Красуня одесская, 6, 7 — Куяльник, 8, 9 — Ларс, 10, 11 — Мироновская 33, 12, 13 — Мироновская 65, 14, 15 — Мироновская 808, 16, 17 — Цыганка



А

Б

Рис. 4. Принадлежность сортов-носителей аллелей *Pina-D1aPinb-D1c* к статистическим классам по признаку А — “сила муки” и Б — “объем хлеба” (черные столбцы — общее число сортов в каждом из классов; белые — сорта-носители аллелей *Pina-D1aPinb-D1c*)

аллельного состава *Pina-D1aPinb-D1c* (рис. 4). Несмотря на низкое содержание белка в зерне этих сортов, аллельный состав запасных белков: высокомолекулярных глютеинов (Цыганка — *sed*, Зимоярка — *asa*) и глиадинов, содержащий аллели понижающие хлебопекарное качество, Цыганка и Зимоярка характеризовались силой муки 316–364 е.а. и объемом хлеба 950–1100 мл, что свидетельствует о положительном влиянии аллельной комбинации *Pina-D1aPinb-D1c* на некоторые показатели хлебопекарного качества, наиболее вероятно путем увеличения водопоглотительной способности муки.

Выводы. Исследованные сорта озимой мягкой пшеницы показали низкий уровень полиморфизма по аллельному составу генов пуриноидолинов *Pina-D1aPinb-D1b*. Два сорта Цыганка и Зимоярка характеризовались аллельным составом *Pina-D1aPinb-D1c* и был показан позитивный эффект этой аллельной комбинации на некоторые признаки хлебопекарного качества. Этот факт открывает перспективы по дальнейшей генетической манипуляции с этим признаком у пшеницы для улучшения ее качества.

Литература

1. Dubreil L., Compoint J-P. et al. Interaction of puroindolines with wheat flour polar lipids determines their foaming properties // J. Agric. Food Chem.— 1997.— 45.— P. 108–116.
2. Wilde P.J., Clark D.C. et al. Influence of competitive adsorption of a lysopalmitoylphosphatidylcholine on the functional properties of puroindoline, a lipid-binding protein isolated from wheat flour // J. Agric. Food Chem.— 1993.— 41.— P. 1570–1576.
3. Giroux M. et al. A glycine to serine change in puroindoline b is associated with wheat grain hardness and low level of starch-surface friabilin // Theor.Appl.Genet.— 1997.— 95.— P. 857–864.
4. Greenwell P, Schofield J.D. The chemical basis of grain hardness and softness. In: Wheat end-use properties.— Helsinki H, Salovaara eds. University of Helsinki and Lahti Research Training Center, 1989.— P. 59–72.

5. *Gautier M. et al. T.aestivum* puroindolines, two basic cystine-rich seeds protein: cDNA sequence analysis and developmental gene expression // *Plant Mol. Biol.*— 1994.— 25.— P. 43–57.
6. *Symes K.J.* The inheritance of grain hardness in wheat as measured by the particle size index // *Austr. J. Agric. Res.*— 1965.— 16.— P. 113–123.
7. *Lillemo M., Morris C.F.* A leucine to proline mutation in puroindoline b is frequently present in hard wheats from Northern Europe // *Theor. Appl. Genet.*— 2000.— 100.— P. 1100–1107.
8. *Giroux M.J., Morris C.* Wheat grain hardness results from highly conserved mutations in the friabilin components puroindoline a and b // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*— 1998.— 95.— P. 6262–6266.
9. *Morris C., Lillemo M. et al.* Prevalence of puroindoline grain hardness genotypes among historically significant North American spring and winter wheat // *Crop. Sci.*— 2001.— 41.— P. 218–228.
10. *Lillemo M., Ringlund K.* Impact of puroindoline b alleles on the genetic variation for hardness in soft x hard wheat crosses // *Plant Breed.*— 2002.— 121.— P. 210–217.
11. *Gazza L., Nocente F. et al.* Genetic and biochemical analysis of common wheat cultivars lacking puroindoline // *Theor. Appl. Genet.*— 2005.— 110.— P. 470–478.
12. *Capparelli R., Borriello G. et al.* Puroindoline A-gene expression is involved in association of puroindolines to starch // *Theor. Appl. Genet.*— 2003.— 107.— P. 1463–1468.
13. *Созинов А.А.* Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции.— М.: Наука, 1985.— 272 с.
14. *Branlard G., Dardevet M., et al.* Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality // *Euphytica.*— 2001.— 119.— P. 59–67.
15. *Tranquilli G., Lijavetzky D. et al.* Genetic and physical characterization of grain texture-related loci in diploid wheat // *Mol. Gen. Genet.*— 1999.— 262.— P. 846–850.
16. Методика державного сортопробування сільськогосподарських культур. Методи визначення показників якості рослинницької продукції / Під ред. В.В. Волкова.— К.: АЛЕФА, 2000.— 144 с.
17. *Лакін Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1980.— 296 с.

Резюме

Алельний состав більшості досліджених сортів озимої м'якої пшениці по генам пуриноидолінів оказался *Pina-D1a Pinb-D1b*. У двох сортів Цыганка і Зимоярка — *Pina-D1a Pinb-D1c*, который, вероятно, оказывает позитивний ефект на признаки хлебопекарного качества.

Алельний склад більшості досліджених сортів озимої м'якої пшениці за генами пуриноидолінів виявився *Pina-D1a Pinb-D1b*. У двох сортів Цыганка і Зимоярка — *Pina-D1a Pinb-D1c*, що найбільш імовірно, здійснює позитивний вплив на ознаки хлібопекарської якості.

The allele combination of the most common winter wheat varieties studied in present work appeared to be *Pina-D1a Pinb-D1b*. Two varieties Tsyganka and Zymojarcka possess *Pina-D1a Pinb-D1c*, which the most probably have positive effect on the characteristics of the end-use quality.

ЗЛАЦКАЯ А.В.

*Институт физиологии растений и генетики НАН Украины,
Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 31/17, e-mail: zlatska@hotmail.com*

**ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ
SSR-МАРКЕРОВ, АССОЦИИРОВАННЫХ С QTL СОДЕРЖАНИЯ
БЕЛКА В ЗЕРНЕ У МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ,
ДЛЯ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ЭТОГО ПРИЗНАКА У СОРТОВ,
КУЛЬТИВИРУЮЩИХСЯ В УКРАИНЕ**

Признак “содержание белка в зерне” (СБЗ) является одним из наиболее важных признаков, определяющих хозяйственно-ценные качества мягкой пшеницы. Известно, что он, как и преимущественное большинство количественных признаков, достаточно сложен для генетических исследований из-за значительного влияния на это экспрессию абиотических и биотических факторов [1]. Тем не менее, в последнее десятилетие, при использовании специально созданного генетического материала и при помощи молекулярно-генетических маркеров (преимущественно SSR) были идентифицированы некоторые QTL (локусы количественных признаков) признака СБЗ как у мягкой, так и у твердой пшеницы. Эти работы подтвердили сложившиеся еще в 80–90-х годах XX столетия представления о том, что на признак СБЗ не влияет аллельный состав запасных белков, а этот признак контролируется другими генами регуляторного типа, расположенными и на других хромосомах [см. обзор 1]. Одним из первых маркеров этого признака оказался микросателлитный маркер *wmc 41*, расположенный на хромосоме 2DL мягкой пшеницы и маркирующий QTL определяющий до 18,73% генетической изменчивости по этому признаку при исследовании популяции рекомбинантно-инбредных (РИЛ) и почти изогенных линий [2,3]. Следующим был идентифицирован маркер *wmc 415*, расположенный на хромосоме 5AS и определяющий 6,21% генетической изменчивости по этому признаку на популяции почти изогенных линий мягкой пшеницы, полученных в Индии [4]. В последующих исследованиях были идентифицированы и другие локусы на других хромосомах. Преимущественно это были хромосомы 2-й гомеологической группы, 3DS, 4AL, 6BS, 7AS и 7DS [3]. Причем, в разных группах линий, не все идентифицированные локусы проявляли один и тот же эффект. Чаще всего и практически во всех случаях было установлено позитивное влияние локусов, контролирующих СБЗ, расположенных на хромосомах 2-й гомеологической группы. Возможно, этот факт, связанный с тем, что на хромосомах этой гомеологической группы расположены гены азотного обмена [5]. У твердой же пшеницы локус, характеризующий высокое СБЗ, был четко маркирован на хромосоме 6BS [6]. В данном исследовании мы использовали микросателлиты, маркирующие богатые генами регионы ДНК, связанные с устойчивостью к ряду патогенов и одними из первых показавшие связь с проявлением признака СБЗ: *wmc 41* хромосома 2 DL и *wmc 415* хромосома 5A и 5B [2-4] с целью

оценки эффективности использования этих маркеров для прогнозирования показателя содержания белка в зерне у озимой мягкой пшеницы.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужил 51 сорт озимой мягкой пшеницы: Мирхад, Мироновская 33, Находка 4, Цыганка, Харус, Зира, Палма, Ларс, Белоцерковская полукарликовая, Мироновская 65, Ясочка, Украинка одесская, Доля, Збруч, Дальницкая, Застава одесская, Красуня одесская, Селянка, Херсонская остистая, Василина, Вдала, Зимоярка, Скарбныця, Веста, Херсонская безостая, Сирена одесская, Фишт, Астет, Шестоपालовка, Добирна, Дриада 1, Ремесливна, Спиванка, Куяльник, Юна, Кирия, Мироновская 61, Свитанок 1, Знахидка одесская, Украинка полтавская, Диканька, Победа 50, Мироновская раннеспелая, Подолянка, Ятрань 60, Панна, Киевская остистая, Пивная, Одесская 132, Коломак 5, Донецкая 46.

Методы. СБЗ определяли на приборе Инфратек фирмы “Foss Tecator”. Экстракцию ДНК проводили с использованием СТАВ метода [7]. ПЦР и визуализацию продуктов амплификации проводили согласно методике Редер и др. [8]. Продукты амплификации разделяли в 2% агарозном геле, а визуализацию проводили в ультрафиолетовом свете с использованием бромистого этидия. Оценку размеров ампликонов проводили с использованием специализированной программы Totalab. Обработку результатов проводили согласно методам вариационной статистики [9].

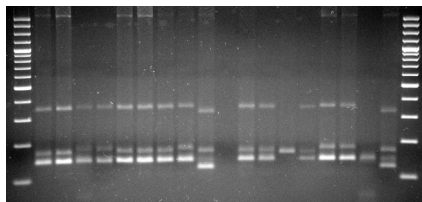
Результаты и обсуждения

Для определения эффективности использования микросателлитных маркеров wmc 41 и wmc 415 с целью прогнозирования показателя СБЗ у мягкой пшеницы Украины на первом этапе исследования были отобраны образцы 51 сорта, оказавшихся однородными или имеющими прогнозируемое количество биотипов на основании анализа запасных белков. В течение нескольких лет их культивировали и определяли СБЗ. Полученные результаты были усреднены и на их основании, используя методы вариационной статистики, все сорта были поделены на статистические классы (рис. 1). Первый класс объединял сорта с СБЗ в пределах 11,9–12,4%; 2-й — 12,5–13,0%; 3-й — 13,1–13,54%; 4-й — 13,55–14,08%; 5-й — 14,09–14,62%; 6-й — 14,63–15,16%; 7-й — 15,17–15,79%; 8-й — 15,8–16,24% и 9-й — 16,25–16,79%. После этого были отобраны по 20 растений каждого сорта, проведена экстракция ДНК и затем ПЦР анализ с использованием праймеров к двум микросателлитным маркерам wmc 415 (рис. 2) и wmc 41 (рис. 3).

Оба маркера показали высокий уровень полиморфизма. У wmc 415 идентифицировали 8 аллелей, а у wmc 41 — 9,

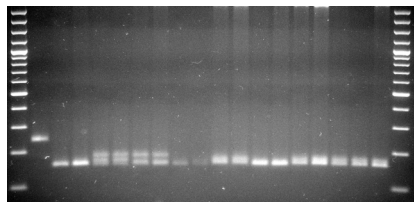


Рис. 1. Результаты распределения сортов озимой мягкой пшеницы по статистическим классам показателя СБЗ



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20

Рис. 2. Праймер wmc 415, 1, 20 — маркер 100 п.н. 2–3 — Астет, 4–5 — Шестоपालивка, 6–7 — Переяславка 97, 8–9 — Белоцерковская полукарликовая, 10–11 — Юна, 12–13 — Ягрань 60, 14–15 — Цыганка, 16–17 — Зерноградка 11, 18–19 — Победа 50



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20

Рис. 3. Праймер wmc 41, 1, 20 — маркер 100 п.н., 2 — Безостая 1, 3–4 — Юна, 5–6 — Белоцерковская полукарликовая, 7–8 — Переяславка 97, 9–10 — Шестоपालивка, 11–12 — Астет, 13–14 — Добирна, 15–16 — Дриада 1, 17–18 — Украинка одесская, 19 — Куяльник

которые обнаруживали при исследовании продуктов амплификации в агарозном геле. Из 8 аллелей wmc 415 четыре встречались крайне редко в данной популяции сортов: ≈ 125 п.н. (2 сорта); ≈ 140 п.н. (1 сорт); ≈ 168 п.н. (1 сорт) и ≈ 176 п.н. (1 сорт). Большинство сортов оказалось гомогенными по аллельному составу wmc 415, лишь сорта Белоцерковская полукарликовая, Цыганка, Победа 50, Скарбныця и Херсонская безостая обладали двумя биотипами. Из 9 аллелей wmc 41 крайне редко встречались 2 аллеля ≈ 176 п.н. (1 сорт) и ≈ 213 п.н. (1 сорт). Среди исследованных сортов имеющими биотипы по аллельному составу wmc 41 были Панна, Змина, Селянка, Мироновская 33, Ремеслизна и Свитанок 1.

На следующем этапе был проведен анализ частот идентифицированных аллелей по статистическим классам СБЗ. Среди аллелей маркера wmc 415, встречавшихся в исследованной сортовой популяции с наибольшей частотой ≈ 147 п.н.; ≈ 160 п.н.; ≈ 173 п.н. и ≈ 182 п.н., первые два были равномерно представлены по классам, тогда как для аллелей ≈ 173 п.н. и ≈ 182 п.н. наблюдалось неравномерное распределение (рис.4). Аллель ≈ 173 п.н. с большей частотой встречался в классах с более высоким СБЗ, тогда как аллель ≈ 182 п.н. — в классах с меньшим СБЗ. Среднее значение СБЗ сортов-носителей аллеля ≈ 173 п.н. составило 14,3%, тогда как у сортов-носителей аллеля ≈ 182 п.н. оно было 13,9% при среднем значении по всей исследованной выборке 14,13%. Разница между средними значениями для двух групп носителей маркерных аллелей была достоверной на уровне значимости 1%. Редко встречающиеся аллели ≈ 168 п.н. и ≈ 176 п.н. были характерны для пшениц класса 2 с относительно низким СБЗ, а аллели ≈ 125 п.н. и ≈ 140 п.н. в классах 5 и 6, т.е. с относительно средним СБЗ, но их низкая частота не позволяет сделать определенные выводы. При исследовании влияния аллелей wmc 41 оказалось, что аллели ≈ 161 п.н., ≈ 164 п.н., ≈ 170 п.н. и ≈ 188 п.н. равномерно распределялись по выделенным классам,

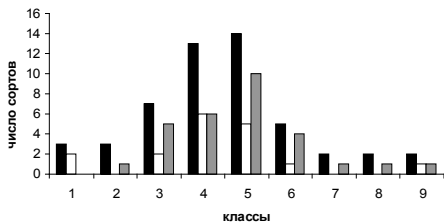


Рис. 4. Результаты распределения некоторых аллелей wmc 415 по классам СБЗ. Белые столбцы — аллель ≈ 182 п.н.; Серые столбцы — аллель ≈ 173 п.н.; Черные столбцы — общее число сортов в классах

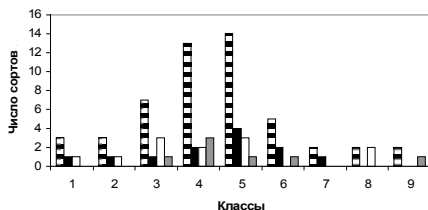


Рис. 5. Результаты распределения некоторых аллелей wmc 41 по классам СБЗ. Белые столбцы — аллель ≈ 181 п.н.; Серые столбцы — аллель ≈ 184 п.н.; Черные столбцы — ≈ 168 п.н.; Столбцы в полосу — общее число сортов в классах

тогда как редко встречающиеся аллели ≈ 213 п.н. и ≈ 176 п.н. встречались исключительно у сортов классов 1-го и 2-го. Поэтому основное внимание исследования было направлено на изучение влияния аллелей ≈ 168 п.н. ≈ 181 п.н. и ≈ 184 п.н. (рис. 5). Среднее значение СБЗ сортов-носителей аллеля ≈ 168 п.н. и сортов-носителей аллеля ≈ 181 п.н. составило 14,06%, тогда как у сортов-носителей аллеля ≈ 184 п.н. оно составило 14,3% при среднем значении по всей исследованной выборке 14,13%. Различия между средними значениями были на грани достоверности. Для исследования комплексного воздействия аллелей с положительным и отрицательным эффектом на признак СБЗ, нами были сформированы две выборки. Одна включала сорта-носители аллелей ≈ 168 п.н., ≈ 181 п.н. wmc 41 и ≈ 182 п.н. wmc 415, которые в нашем исследовании в основном идентифицировали в сортах с пониженным СБЗ, а другая включала сорта-носители аллелей ≈ 184 п.н. wmc 41 и ≈ 173 п.н. wmc 415 с позитивным эффектом на этот признак. Среднее значение СБЗ первой выборки составило 13,97%, а второй — 14,27%. Разница между средними значениями для двух групп носителей маркерных аллелей оказалась достоверной на уровне значимости 5%.

Сравнительный анализ полученных в этом исследовании результатов и результатов изучения РИЛ Индии [2-4], хотя и подтвердил возможность использования этих маркеров для прогнозирования СБЗ, показал и некоторые различия. В исследованиях Индийских ученых маркер wmc 41 определял 18,73% генетической изменчивости на популяции РИЛ. Если брать за основу разницу между СБЗ родительских форм, составляющую 5,1% СБЗ, в абсолютных единицах эта изменчивость соответствовала 0,96% СБЗ. Маркер wmc 415 определял 6,21% генетической изменчивости и 0,32% СБЗ в абсолютных единицах. Комбинацией обоих маркеров определялось до 25% генетической изменчивости и соответственно 1,28% СБЗ в абсолютных единицах. В проведенных нами исследованиях на популяции сортов возделываемых в Украине наиболее информативным оказался маркер wmc 415 для прогнозирования проявления признака СБЗ. Разница между двумя выборками, сформированными на основе определенных маркерных аллелей,

составила 0,4% СБЗ. При аналогичном исследовании маркера wmc41 этот показатель составил 0,24% СБЗ. Анализ комбинации аллелей с позитивным и негативным эффектом двух маркеров wmc 415 и wmc 41 не показал увеличения этого показателя, а наоборот — промежуточный результат между показателями маркеров wmc 415 и wmc 41 — 0,3% СБЗ.

Выводы

Проведенный анализ свидетельствует о том, что данные маркеры wmc 415 и wmc 41, в целом, возможно использовать для прогнозирования проявления признака СБЗ на сортах, культивирующихся в Украине. Были выделены аллели с позитивным и негативным эффектом на данный признак у каждого из маркеров. Диагностическими оказались аллели локусов хромосом 2D и 5A. Необходимо проведение дальнейших исследований по проверке эффективности уже идентифицированных на других популяциях маркеров СБЗ в применении к сортовому генофонду и природно-климатическим условиям Украины.

Литература

1. *Злацкая А.В.* Содержание белка в зерне пшеницы: генетика признака и некоторые прогнозы его улучшения у мягкой пшеницы // Генетика.— 2005.— 41, №8.— С. 1–13.
2. *Prasad M. et al.* A Microsatellite Marker Associated with a QTL for Grain Protein Content on Chromosome Arm 2DL of Bread Wheat // *Theor. Appl. Genet.*—1999.— V.99, №2.— P. 341–345.
3. *Prasad M. et al.* QTL analysis for grain protein content using SSR markers and validation studies using NILs in bread wheat // *Theor. Appl. Genet.*— 2003.— 106.— P. 659–667.
4. *Harjit-Singh et al.* STMS markers for grain protein content and their validation using near-isogenic lines in bread wheat // *Plant Breeding.*— 2001.— 120.— P. 273–278.
5. *Boisson M. et al.* Partial sequences of nitrogen metabolism genes in hexaploid wheat // *Theor. Appl. Genet.*— 2005.— 110, №5.— P. 932–940.
6. *Olmos S. et al.* Precise mapping of a locus affecting grain protein content in durum wheat // *Theor. Appl. Genet.*— 2003.— 107.— P. 1243–1251.
7. *Kleinhofs A., Kilian A., Maroof M.A.S.* A molecular, isozyme and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare*) genome // *Theor. and Appl. Genet.*— 1993.— 86.— P. 705–712.
8. *Roder M.S., Korzun V., Wendehake K. et al.* A microsatellite map of wheat // *Genetics.*— 1998.— 149.— P. 2007–2023.
9. *Лакун Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1980.— 296 с.

Резюме

Показана возможность использования микросателлитных маркеров wmc 415 и wmc 41 для прогнозирования признака СБЗ у озимой мягкой пшеницы Украины. Выделены аллели с позитивным и негативным эффектом локусов хромосом 2D и 5A.

Показано можливість використання мікросателітних маркерів wmc 415 і wmc 41 для прогнозування прояву ознаки ВБЗ у озимій м'якої пшениці України. Виділено алелі з позитивним і негативним ефектом локусів хромосом 2D і 5A.

The possibility of utilization of microsatellite markers wmc 415 and wmc 41 for prognosis of expression of GPC of common winter wheat it was shown. Alleles with positive and negative effects on GPG of loci of chromosomes 2D and 5A were selected.

ИШМУРАТОВА Н.М.¹, ЛОПАТИН А.В.², СОЛДАТОВА Н.В.³

¹Институт органической химии УНЦ РАН, insect@anrb.ru

²Воронежский государственный университет, lopatin_alex_v@yahoo.com

³ООО “Бамблби Компани”, г. Воронеж

АНАЛОГИ ФЕРОМОНОВ ПЧЕЛЫ В ИСКУССТВЕННЫХ КОЛОНИЯХ, СОСТОЯЩИХ ИЗ МАТКИ ШМЕЛЯ *BOMBUS TERRESTRIS* И РАБОЧИХ ОСОБЕЙ *APIS MELLIFERA*

Стимуляция развития колоний шмелей *Bombus terrestris* при помощи рабочих особей медоносной пчелы *Apis mellifera* — одна из распространенных методик, используемых при выращивании их в лабораторных условиях. Для этого, как правило, применяются недавно отродившиеся рабочие особи пчел (опушение которых еще не успело потемнеть), тогда как у зрелых особей ярко выражено оборонительное поведение: они часто травмируют и убивают маток шмелей [1].

Материалы и методы

Для создания лабораторных колоний нами применялись матки шмелей, прошедшие наркотизацию углекислым газом, которая стимулирует развитие зрелых ооцитов и откладку оплодотворенных яиц у 77–95% (в среднем 86%) маток шмеля. В цилиндрические садки диаметром 14 см с решетчатым дном и крышкой помещалась восковая вставка, матка шмеля и 3 рабочие особи пчелы. Колонии, достигшие численности не менее 7 рабочих шмелей, пересаживали в садки с дном размером 20×27 см². В качестве углеводного корма использовался 62%-ный сахарный сироп, белкового корма — пыльцевая паста из обножки медоносной пчелы и сахарного сиропа. В инсектариях для содержания шмелей поддерживалась температура 24–29 °С и влажность 46–70%. При еженедельном осмотре садков степень агрессивности пчел оценивали по степени поврежденности опушения маток шмелей: 0 — без значительных повреждений, 1 — мало повреждено (все перевязи брюшка частично или полностью сохранились), 2 — сильно повреждено (черная перевязь брюшка почти отсутствует, желтая и белая частично сохранились), 3 — опушение отсутствует на брюшке, а при высокой степени поврежденности и на большей части груди [2]. Спиртовые растворы феромонных композиций (ТОС-Ш-2, Кандисил), добавлялись в сахарный сироп для кормления шмелей, гелеобразные препараты (ТОС-Ш-1, Меллан) наносили на восковую вставку в центре садка либо на тело матки шмеля (табл. 1).

Результаты и обсуждение

В колониях, созданных из матки *B. terrestris* и недавно отродившихся (со светлым опушением) рабочих особей *A. mellifera*, продуктивность маток шмелей близка к максимальной. Воздействие феромонного препарата ТОС-Ш-1 привело к снижению изначально невысокой агрессивности молодых пчел, что ослабило их стимулирующее влияние на маток шмелей. В искусственных колониях из маток шмелей и зрелых рабочих особей пчелы агрессивные взаимодействия проявляются в значительно большей степени, чем

Таблица 1

Группы колоний, созданные из матки *B. terrestris* и рабочих особей *A. Mellifera*

Группы	Число колоний	Способ стимуляции развития колоний
α	23	пчелы (3 зрелых рабочих особи), ТОС-Ш-2 (1 мл на 3,1 л сиропа)
β	23	пчелы (3 зрелых рабочих особи), Кандисил (1 мл на 3,1 л сиропа)
γ	24	пчелы (3 зрелых рабочих особи), ТОС-Ш-1 (0,1 мл в центре садка)
ω	23	пчелы (3 зрелых рабочих особи), Меллан (0,1 мл в центре садка)
Δ	10	пчелы (3 зрелых рабочих особи), Меллан (0,1 мл на теле матки)
σ	23	пчелы (3 зрелых рабочих особи) (контроль)

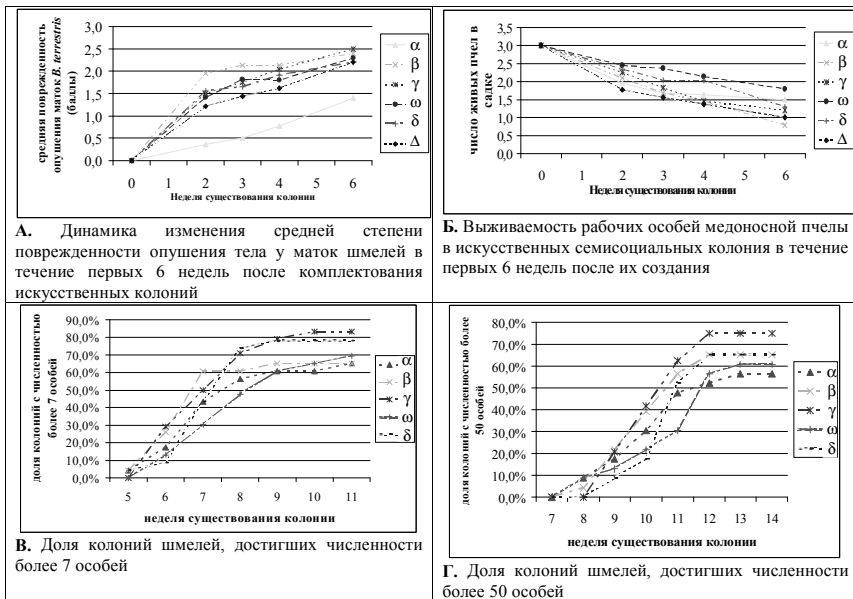


Рис. 1.

в колониях, созданных из шмелей одного вида, или в колониях из матки *B. terrestris* и молодых рабочих особей пчел: уже в первые дни значительная часть маток шмелей получает внешние повреждения. Около половины их в контрольных и экспериментальных группах, за исключением группы α , ко 2 неделе существования теряли опушение на большей части поверхности тела (рис. 1, А), а доля погибших пчел составляла около 1/3 (рис. 1, Б).

Три рабочие особи пчелы, как правило, не способны быстро убить матку шмеля. В колониях с численностью менее 50 особей в группах в сумме погибли лишь 14 маток (11%) шмелей: α (13%), β (8,7%), γ (4,2%), ω (8,7%),

Δ (10%), σ (4,3%). Их смертность была слабо связана со степенью поврежденности опущения, причиной их гибели, вероятно, были бактериозы. Средняя степень поврежденности опущения маток в колониях групп γ , ω и Δ мало отличалась от контроля (σ) (рис. 1, А). В колониях группы β в течение первых 3 недель существования средняя степень поврежденности опущения маток была несколько выше, чем в контроле (σ) и остальных экспериментальных группах: у 68% маток ко 2 неделе оно отсутствовало на большей части поверхности тела. Впоследствии поврежденность опущения в группах γ , ω , Δ и σ возрастала пропорционально сроку существования колоний и к 6 неделе мало отличалась от группы β . В экспериментальной группе α , получавшей сироп с добавкой ТОС-Ш-2, в течение первых 3 недель существования средняя степень поврежденности опущения маток шмелей была приблизительно в 4 раза ниже, чем в других группах. С 4 недели в группе α средняя степень поврежденности опущения маток возрастала (рис. 1, А), что, вероятно, связано с ослаблением действия феромонных препаратов. В то же время происходило сокращение числа агрессивных социальных взаимодействий в результате взаимной адаптации особей и уменьшения приблизительно наполовину медоносных пчел (рис. 1, Б). В течение первых 3 недель относительно высокая смертность пчел отмечена как в группе α с низкой, так и в группе I с высокой агрессивностью пчел. Минимальная их смертность в течение первых 6 недель выявлена в садках с Мелланом (группа ω) и в контроле (группа σ). По-видимому, феромонные препараты не оказывают значительного влияния на агрессивность маток шмелей по отношению к рабочим пчелам (рис. 1, Б). В группе Δ , состоящей лишь из 10 колоний, повышенной смертности маток шмелей (в результате загрязнения поверхности тела гелем) и заметного положительного влияния препарата Меллан не выявлена, поэтому данная немногочисленная группа далее не рассматривалась.

Наиболее высокая доля маток шмелей, откладывающих оплодотворенные яйца, отмечена в контроле (σ) и группе γ . На 1 неделе все экспериментальные группы по числу ячеек с яйцами превосходили контроль, но ко 2 неделе контроль превышала только группа ω (табл. 2).

Наиболее высокая доля колоний, достигших на 7 неделе своего существования численности не менее 7 рабочих особей, выявлена в группе β (рис. 1, В), в которой на 2–3 неделях зарегистрирована максимальная степень поврежденности опущения маток шмелей в результате агрессивного поведения пчел (рис. 1, А), что неблагоприятно отразилось на развитии около 10% колоний. В результате на 8 и последующих неделях по доле успешно развивающихся колоний эта группа отставала от большинства других групп. Относительно невысокая скорость роста доли колоний, достигших численности более 7 особей, наблюдалась в группах α и ω с минимальной частотой агрессивных взаимодействий. Из них в группе α отмечена низкая агрессивность рабочих пчел по отношению к маткам *B. terrestris* (рис. 1, А), а в группе ω — минимальная в данной серии экспериментов агрессивность маток

Таблица 2

Динамика роста численности особей в экспериментальных и контрольных группах семисоциальных колоний

Группа	Состояние колоний	Неделя существования колонии								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
α	без расплода (%)	70	22	9	17	17	22	22	22	22
	яйца и личинки (%)	30	78	91	83	83	78	78	78	78
	куколки (%)	0	0	4	17	52	65	65	70	70
	молодые самки (%)	0	0	0	4	13	35	61	61	70
β	без расплода (%)	70	17	9	13	17	17	17	17	17
	яйца и личинки (%)	30	83	91	87	83	83	83	83	83
	куколки (%)	0	0	9	30	48	74	83	83	83
	молодые самки (%)	0	0	0	0	13	57	65	65	65
γ	без расплода (%)	63	21	13	8	4	4	4	4	4
	яйца и личинки (%)	38	79	88	92	96	96	96	96	96
	куколки (%)	0	0	4	38	75	88	92	92	92
	молодые самки (%)	0	0	0	0	13	63	71	79	83
ω	без расплода (%)	65	9	9	9	9	9	9	9	9
	яйца и личинки (%)	35	91	91	91	91	91	91	91	91
	куколки (%)	0	0	9	13	30	70	74	83	83
	молодые самки (%)	0	0	0	0	13	26	61	70	70
σ	без расплода (%)	74	13	13	9	9	9	9	9	9
	яйца и личинки (%)	26	87	87	91	91	91	91	91	91
	куколки (%)	0	0	4	26	43	83	91	91	91
	молодые самки (%)	0	0	0	4	9	30	74	87	91

B. terrestris по отношению к пчелам (рис. 1, В). По доле семей, достигших численности более 50 особей группа α с пониженной агрессивностью пчел отставала от прочих (рис. 1, Г), но все колонии состояли только из рабочих особей шмелей. Отсутствие самцов и молодых маток свидетельствует о высокой жизнеспособности самок-основательниц и стабильности социальных взаимодействий. Подобные колонии шмелей наиболее ценны для опыления растений, т.к. длительное время сохраняют высокий уровень фуражировочной активности. Максимальная доля “товарных” колоний шмелей (66,7%) получена в группе γ , содержащейся в садках, восковые вставки которых были обработаны препаратом ТОС-Ш-1. Механизм положительного влияния данного препарата не выяснен, т.к. значительного влияния на агрессивность особей в экспериментальных колониях не отмечено.

Выводы

1. В течение первых 2 недель после создания искусственных колоний препарат ТОС-Ш-2 снижал агрессивность рабочих особей *A. mellifera* по

отношению к маткам *B. terrestris* приблизительно в 4 раза. Феромонные препараты ТОС-Ш-1 и Меллан в значительно меньшей степени подавляли агрессивность пчел, а Кандисил увеличивал число агрессивных взаимодействий.

2. Феромонный препарат Меллан снижал агрессивность маток шмеля *B. terrestris* по отношению к рабочим особям пчел: в течение первых 6 недель после создания искусственных семисоциальных колоний минимальная смертность пчел отмечена в садках с восковой вставкой, обработанной препаратом Меллан.

3. Максимальная доля “товарных” колоний шмелей (66,7%) получена в группе, содержащейся в садках, восковые вставки которых были обработаны препаратом ТОС-Ш-1. Механизм положительного влияния данного препарата не выяснен, т.к. значительного влияния на агрессивность особей в экспериментальных колониях не отмечено.

Литература

1. Пономарев В.А. Экология шмелей рода *Bombus* (Latr.) и использование шмелей для опыления сельскохозяйственных культур закрытого грунта.— Иваново, 2004.— 143 с.

2. Лопатин А.В., Солдатова Н.В. Агрессивное поведение особей в искусственных колониях, созданных из матки *Bombus terrestris* (L.) и рабочих особей *Apis mellifera* L. // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ “Веневитиново”; вып. XXII).— Воронеж, 2009.— С. 71–77.

Резюме

Выявлены новые возможности использования синтетических аналогов феромонов пчелы (*Apis mellifera*) для стимуляции развития колоний шмелей *Bombus terrestris* при помощи рабочих особей медоносной пчелы.

New opportunities for using synthetic analogs of pheromones of honeybee (*Apis mellifera*) to stimulate the development of colonies of bumble bees *Bombus terrestris* with honey bee species workers is identified.

¹КИРИЧЕНКО В.В., ¹МАКЛЯК К.М., ²КУТІЩЕВА Н.М., ³ВАРЕНИК Б.Ф.

¹Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ, Україна, 61060, Харків, пр. Московський, 142, e-mail: yuriev1908@gmail.com

²Інститут олійних культур НААНУ, Україна, 70417, Запорізька обл., Запорізький р-н, сел. Сонячне, вул. Весняна, 1, e-mail: itkua@mail.ru

³Селекційно-генетичний інститут — Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення, Україна, 65036, м. Одеса, Овідіопольська дорога, 3, e-mail: sgi-uaan@ukr.net

ПАРАМЕТРИ ЕКОЛОГІЧНОГО СЕРЕДОВИЩА ЯК ФОНУ ДЛЯ ОЦІНКИ ВРОЖАЙНОСТІ ГІБРИДІВ СОНЯШНИКУ

Для характеристики екологічного середовища, як фону для оцінки і добору генотипів, у селекції рослин використовують параметри продуктивності, типовості, здатності виявляти мінливість у популяції, що вивчають

(здатність до диференціювання), і повторюваність вищезгаданих параметрів у різні роки [1, 2, 3].

Ярд авторів вивчали вплив умов місцевості, року, особливостей селекційного матеріалу, на ефективність добору. За повідомленням Allen F.L., здатність середовища виявляти мінливість серед генотипів є функцією цього середовища та мало залежить від генотипів і років випробувань [3]. За даними Кильчевського А.В., Хотильової Л.В., основні параметри середовища, у першу чергу, залежать від пункту випробувань, однак суттєво коливаються за роками [4].

Науково-дослідні установи, які створюють селекційний матеріал та проводять його екологічне випробування у різних ґрунтово-кліматичних зонах, є однією з основних сукупностей середовищ для оцінки генотипів у процесі селекційно-насінницької роботи [5].

Метою наших досліджень було оцінити пункти екологічного випробування за їхніми основними параметрами як середовищ для оцінки врожайності і добору гібридів соняшнику.

Матеріали і методи

Екологічне випробування гібридів проводили в 4-х науково-дослідних установах системи Національної академії аграрних наук України, що розташовані у різних ґрунтово-кліматичних зонах, а саме: Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ (м. Харків), Інститут олійних культур НААНУ (м. Запоріжжя), Селекційно-генетичний інститут — Національний центр насіннізнавства та сортовивчення (м. Одеса), Луганський інститут агропромислового виробництва НААНУ (м. Луганськ). Дослідження проведено у рамках науково-технічної програми “Олійні культури”, завдання “Селекція і насінництво соняшнику”, виконання якої координує Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ. Далі у тексті статті пункти випробувань визначені як Харків, Запоріжжя, Одеса, Луганськ.

Проаналізовано дані з урожайності 69 гібридів соняшнику, створених з використанням стерильних ліній селекції Селекційно-генетичного інституту — Національного центру насіннізнавства та сортовивчення та Інституту олійних культур і ліній-відновників фертильності пилку селекції Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва. Планування, організацію та проведення польових досліджень проводили згідно методики польових досліджень [6], єдиної для всіх установ. Догляд за посівами — загальноприйнятий у зоні вирощування. Попередник у зонах випробування — зернові колосові. Облікова площа ділянки 10,15 м². Випробування гібридів проводили методом рендомізованих блоків. Обчислювали урожайність гібридів в т/га, яку приводили до стандартної вологості (10%).

Дослідження проведено у 2007–2008 рр. За окреме середовище приймали будь-яке сполучення “пункт випробувань (науково-дослідна установа) × рік випробувань”. Тобто, гібриди випробовували у восьми середовищах.

Продуктивність середовища (ефект середовища d_i) та відносну здатність його до диференціювання (s_{ek}) розраховували за методикою Кильчевсько-

го А.В., Хотильової Л.В. [7]. За кількісну міру типовості середовища встановили коефіцієнт кореляції t_k між значеннями ознаки у генотипів у даному середовищі та середніми значеннями ознаки у генотипів у ряді середовищ [1, 3]. Як комплексний показник, що дозволяє розподілити середовища на ранги за їхньою придатністю слугувати селекційним фоном, використовували коефіцієнт передбачуваності P_k [8]. Експериментальні дані оброблені методом кластеризації k середніх за допомогою пакету прикладних програми “STATISTICA”, версія 6.0. Кластеризацію проведено після нормування даних (коли середня дорівнює нулю, а варіанса одиниці) [9].

Результати та обговорення

Дисперсійним аналізом даних з урожайності гібридів встановлено достовірність різниць між ефектами середовищ, а також ефектами взаємодії генотип \times середовище, що дозволило оцінити параметри фонів випробувань.

За даними таблиці, параметри кожного середовища змінюються за роками досліджень. Найбільш постійною була продуктивність середовища d_k . Всі середовища розподілено на три групи. До середньопродуктивних віднесено середовища, d_k яких не перевищує середнє значення (0,00) на величину $HP_{0,05}$; до високо- і низькопродуктивних — середовища, які відрізняються від середньої на величину, більшу ніж $HP_{0,05}$ (у протилежних напрямках).

Згідно такому розподілу, до високопродуктивних середовищ віднесено Харків 2007 і 2008 років. Також до високопродуктивних віднесено Одеса 2008 року, хоча рівень продуктивності у цьому середовищі був суттєво

Таблиця

Параметри середовища в екологічному випробуванні гібридів соняшнику, 2007–2008 рр.

Пункт випробувань	Рік випробувань	d_k	Рівень продуктивності	s_{ek}	t_k	P_k	P_k сер. (ранг)
Харків	2007	1,32*	В	11,0	0,558*	0,075	0,049 (4)
	2008	1,07*	В	4,8	0,587*	0,023	
Одеса	2007	-1,13*	Н	18,2	0,514*	0,094	0,092 (2)
	2008	0,18*	В	15,2	0,594*	0,090	
Запоріжжя	2007	0,02	С	12,5	0,615*	0,082	0,098 (1)
	2008	-0,29*	Н	18,1	0,583*	0,113	
Луганськ	2007	-0,47*	Н	13,3	0,667*	0,091	0,074 (3)
	2008	-0,70*	Н	14,5	0,402*	0,057	
HP _{0,05} порівняння із середньою		0,03					
HP _{0,05} попарного порівняння		0,05					

Примітки: 1.* — достовірно на 5%-ному рівні істотності; 2. В — висока продуктивність середовища; Н — низька продуктивність середовища; С — середня продуктивність середовища.

нижчий за рівень продуктивності у Харкові. Незалежно від року, до низькопродуктивних середовищ віднесено Луганськ. Продуктивність пункту Запоріжжя була середньою у 2007 році і низькою у 2008 році, пункту Одеса у 2007 році — низькою.

Відносна здатність середовища до диференціювання s_{ek} розраховується у відсотках. Чим більше s_{ek} , тим більший буде виявлений поліморфізм у популяції за даною ознакою. Показник s_{ek} суттєво зменшився у 2008 році у пункті Харків — від 11,0% до 4,8%. Найбільшу здатність середовища до диференціювання виявлено в Одесі (2007 рік) і Запоріжжі (2008 рік).

У селекції дуже важливим є питання про вплив продуктивності фону на здатність його диференціювати генотипи. Добір генотипів, які поєднують високу потенціальну продуктивність і екологічну стабільність, можливий на такому селекційному фоні, що забезпечить реалізацію обох генетичних систем у фенотипі. За думкою багатьох дослідників, такий фон має бути середньопродуктивним [4, 10]. За нашими даними, найбільший показник s_{ek} виявлено на низькопродуктивному фоні (Одеса 2007 року). Високопродуктивний фон (Харків), навпаки, мав найменшу здатність до диференціювання.

Важливим показником селекційного фону є його типовість, тобто відповідність умов добору умовам середовища, в яких у подальшому будуть вирощувати гібриди. Загалом, всі коефіцієнти типовості по окремих пунктах випробувань були високими і достовірними.

Зміна s_{ek} по рокам досліджень і пунктам випробувань призвела до зміни рангів коефіцієнта передбачуваності P_k , розрахованого для кожного середовища. За необхідністю, коефіцієнт P_k може бути усереднений по пункту випробувань за різні роки ($P_k \text{ сер.}$). Найвищий показник $P_k \text{ сер.}$ був у Запоріжжі, найменший — у Харкові.

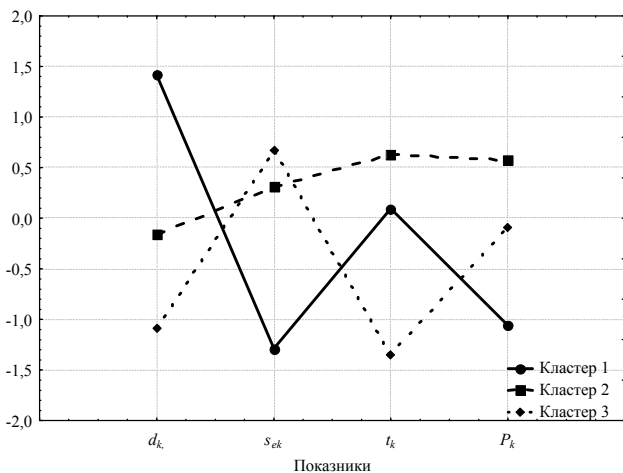


Рис. Розподіл середовищ на кластери, 2007–2008 рр.

Аналіз зв'язку між показником продуктивності середовища d_k і коефіцієнтом передбачуваності P_k показав, що найбільшу здатність до передбачення має низкопродуктивне середовище, а саме, Запоріжжя 2008 року.

Ми застосували метод кластерного аналізу для об'єднання середовищ у гомогенні за основними показниками групи. 8 середовищ розподілено на 3 кластери (рис.).

До 1 кластеру віднесено високопродуктивні середовища, з найнижчою здатністю до диференціювання генотипів, середні за типовістю та з низьким коефіцієнтом передбачуваності. Це Харків 2007 і 2008 років. До 2 кластеру віднесено середовища із відносно середньою продуктивністю, які показали найвищі коефіцієнти типовості і передбачуваності, а також середню здатність до диференціювання: Одеса 2008 року, Запоріжжя 2007 року і 2008 року, та Луганськ 2007 року. До 3 кластеру віднесено середовища з найнижчою продуктивністю і типовістю, але вони мають найвищу здатність до диференціювання і середній коефіцієнт передбачуваності. Це Одеса 2007 року і Луганськ 2008 року.

Висновки

Аналізом даних екологічного випробування гібридів соняшнику, створених на основі кращих батьківських ліній вітчизняної селекції, проведено порівняння пунктів випробування за їхніми основними показниками як фонів для добору генотипів. Встановлено, що найбільш інформативними з точки зору виявлення потенціалу продуктивності генотипів є дані, отримані у Харкові. Інші показники середовища, коливаються по пунктам випробувань та за роками, але перевірку стабільності врожайності гібридів у стресових умовах, рекомендовано, перш за все, проводити в умовах зони Запоріжжя.

Література

1. *Hamblin J.* The choice of locality for plant breeding when selecting for high yield and general adaptation / J. Hamblin, H.M. Fisher, H.Y. Riding // *Euphytica*.— 1980.— Vol.29, №1.— P. 161–168.
2. *Brown K.D.A.* Method for Classification and Evaluation of Testing Environments / K.D. Brown, M.E. Sorrells, W.R. Coffman // *Crop Sci.*— 1983.— Vol.23.— P. 889–893.
3. *Allen F.L.* Optimal Environments for Yield Testing / F.L. Allen, R.E. Comstock, D.C. Rasmusson // *Crop Sci.*— 1978.— Vol.18, №5.— P. 747–751.
4. *Кильчевский А.В.* Экологическая селекция растений / А.В. Кильчевский, Л.В. Хотылева.— Минск: Тэхналогія, 1997.— С. 244.
5. *Кильчевский А.В.* Генетико-экологические основы селекции растений / А.В. Кильчевский // *Информ. Вестник БОГИС*.— 2005.— Т.9, №4.— С. 518–526.
6. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта / Доспехов Б.А.— М.: Агропромиздат, 1985.— 351 с.
7. *Кильчевский А.В.* Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов [растений], дифференцирующей способности среды. Сообщение 1. Обоснование метода / А.В. Кильчевский, Л.В. Хотылева // *Генетика*.— 1985.— Т.21.— №9.— С. 1481–1490.
8. *Кильчевский А.В.* Комплексная оценка среды как фона для отбора в селекционном процессе / А.В. Кильчевский // *Докл. АН БССР*.— 1986.— Т.XXX.— №9.— С. 846–849.

9. Hartigan J.A. *Algorithm 136. A k-means clustering algorithm* / J.A. Hartigan, M.A. Wong // *Applied Statistics*.— 1978.— №28.— P. 100–105.

10. Моргунов А.И. Селекция зерновых культур на стабилизацию урожайности / А.И. Моргунов, А.А. Наумов.— М.: ВНИИТЭИ агропром, 1987.— 51 с.

Резюме

Исследованиями, проведенными в рамках научно-исследовательских институтов системы НААНУ, определены основные параметры сред как фонов для испытания и экологической оценки гибридов подсолнечника. Установлены пункты испытания, наиболее информативные для отбора гибридов, приспособленных к выращиванию в различных почвенно-климатических зонах Украины, потенциально высокоурожайных.

By means of the researches carried out within the scientific-researches institute of NAASU the main environmental parameters as the background for trialing and ecological evaluation of sunflower hybrids are determined. The locations for trialing are set, which are most informative for hybrid selection, being adapted to growing in different soil-climatic zones of Ukraine with a high potential yield.

КИРИЧЕНКО В.В., КОЛОМАЦЬКА В.П., БОРОВСЬКА І.Ю., СИВЕНКО В.І.

Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ

Україна, 61060, Харків, пр. Московський 142, e-mail: yuriev1908@gmail.com

ЦІННІСТЬ БАТЬКІВСЬКИХ ЛІНІЙ СОНЯШНИКУ ЯК КОМПОНЕНТІВ ГІБРИДНИХ КОМБІНАЦІЙ ЗА ОСНОВНИМИ СЕЛЕКЦІЙНИМИ ОЗНАКАМИ

Отримання високих сталих урожаїв сільськогосподарських культур забезпечується, перш за все, правильним вибором біологічного засобу виробництва — сорту чи гібриду. Сучасний рівень вимог до гібридів соняшнику потребує поєднання високого потенціалу урожайності з якісними показниками, а також генетично обумовленою стійкістю до дії біотичних чинників, наявність якої обумовлює його реалізацію. В адаптивній селекції особливе місце відведено вивченню мінливості і успадкування відповідних адаптивних реакцій, інтегрованість яких генетично детермінована і обумовлена численними взаємозв'язками на рівні як окремих рослин, так і біоценозу в цілому. Основні фактори інтенсифікації рослинництва, такі як використання сортів і гібридів з високою потенційною продуктивністю, загущення посівів, внесення високих доз азотних добрив, в більшості випадків знижують стійкість агроценозів до дії біотичних факторів. Саме ці обставини і висувають на перший план задачу підвищення потенційної урожайності культурних рослин, які характеризуються високою стійкістю до несприятливих умов вирощування фізичного та біотичного середовища.

В гетерозисній селекції одним із важливих етапів є оцінка цінності лінійного матеріалу як компонентів гібридних комбінацій. Саме генетичні особли-

вості ліній, їх донорські властивості та правильний добір пар для схрещування обумовлюють успіх в створенні найкращих гібридів. Генетична цінність ліній визначається, насамперед, здатністю давати високоурожайні комбінації з генетично обумовленою стійкістю до біо- та абіотичних факторів середовища. В той же час, їх селекційна цінність виражається поєднанням комплексу господарсько-цінних ознак безпосередньо у ліній. Таким чином, визначення донорських властивостей ліній, які відображають ступінь передачі лініями ознак гібридам, має найбільш важливе значення для практики створення гібридів [1].

Матеріали і методи

Дослідження проведено на полях Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ впродовж 2007–2009 рр. Роки вивчення відрізнялись за динамікою температур та сумою опадів впродовж всього вегетаційного періоду соняшнику. За температурним режимом 2007 рік характеризувався підвищеними температурами порівняно з багаторічними впродовж всього вегетаційного періоду соняшнику, а в 2008 році — навпаки, спостерігались помірні температури, дещо нижчі за багаторічні. Лише в період формування насіння відмічено надмірно високе підвищення температури. В 2009 році було найбільш контрастне коливання температур впродовж вегетаційного періоду. Найбільш посушливим був 2008 рік за виключенням другої декади червня, 2007 рік мав помірну кількість опадів впродовж майже всього вегетаційного періоду і значну — в третій декаді червня, 2009 рік характеризувався нестачею вологи за виключенням періоду активного вегетативного росту.

Матеріалом для досліджень були 10 стерильних материнських ліній, 5 ліній-відновників фертильності пилку та 58 гібридних комбінацій, створених за їх участю за тестерною схемою [2]. Гібриди вивчали в дослідах попереднього випробування з обліковою площею ділянки 10,15 м² в 3-х повтореннях. Лінії та гібриди оцінено за продуктивністю рослин, морфологічними ознаками, тривалістю вегетаційного періоду. Дані трирічного вивчення ліній та їх гібридів було узагальнено і представлено у вигляді середнього значення ліній за роки вивчення, коефіцієнту екологічної пластичності, який вказує на реакцію ліній на зміну умов року, а також індексів донорських властивостей, які відображають рівень проявлення ознак ліній в гібридах [3].

Певну частину ліній та їх гібридів одночасно вивчали в умовах штучного інфекційного фону на стійкість до фомопсису в умовах 3-річної монокультури. Строк посіву зміщали на 2 тижні пізніше від рекомендованих для зони. Інфекційний фон збудника підвищували розміщенням уражених стебел соняшнику між ділянками в фазі бутонізації за загальновідомими методиками. Середньозважений показник інтенсивності розвитку хвороби [4] вираховували за методикою А.Е. Чумакова [5].

Результати та обговорення

В результаті трирічного вивчення цінних господарських ознак батьківських ліній соняшнику в польових дослідах виявлена значна відмінність за селекційною і генетичною цінністю.

Результати, представлені в таблиці 1, показали різний рівень вивчених ознак, індексів донорських властивостей, а також його коливання як по лініях, так і за ознаками.

Тривалість вегетаційного періоду у материнських ліній соняшнику коливалась від 92 до 103 діб, у батьківських — від 96 до 103. Коефіцієнт екологічної пластичності за цією ознакою коливався у лінії від 0,26 до 1,78. Майже у всіх ліній тривалість вегетаційного періоду слабо відрізнялась по роках, або коливалась в незначних межах. Найбільш залежною від погодних умов вона була у материнських ліній Сх 2552 А, Сх 2111 А, Сх 2122 А та ліній — відновників пилку Х 1228 В та Х 785 В. Гібриди за даною ознакою не відрізнялись від своїх батьківських форм, на що вказують індекси донорських властивостей, які наближаються до 1,0. Лише у гібридів за участю лінії Сх 908 А, відмічено тривалість вегетаційного періоду, яка перевищувала дану ознаку материнського компоненту $i=1,65$.

За продуктивністю рослини у материнських ліній соняшнику коливалась від 25,1 до 48,9 г, у батьківських — від 19,5 до 39,0 г. При цьому показники ознаки у батьківських ліній залежить від морфотипу рослини. Високу продуктивність виявлено у батьківських одкошикових форм (Х 843 В) або з найбільш розвинутим головним кошиком (Х 526 В та Х 1228 В). Материнська лінія Сх 1006 А мала оптимальну реакцію на умови року ($b=1,18$), при цьому її продуктивність сягала 41,6 г з рослини в середньому за 3 роки. За найвищим рівнем продуктивності виділено материнську лінію Сх 1008 А — 48,9 г з рослини, але за коефіцієнтом екологічної пластичності ($b=1,82$) вона має високу залежність від умов року. За індексами донорських властивостей виділено материнські лінії Сх 1010 А, Сх 1006 А та Сх 2552 А.

Вміст олії кращих за даною ознакою материнських ліній Сх 2552 А, Сх 503 А та Сх 1006 А коливався в межах 51,92–53,25 %, батьківських Х 526 В і Х 785 В — від 52,18 до 52,96%. Високий рівень значень коефіцієнтів екологічної пластичності (0,58–2,10), порівняно з іншими ознаками, вказує на високу залежність цієї ознаки від погодних умов.

За достовірно високими індексами донорських властивостей за вмістом олії (1,09–1,35) виділено материнські лінії Сх 908 А, Сх 1010 А, Сх 2111 А та батьківську Х 843 В.

Висота батьківських ліній коливалась від 87,6 до 159,3 см, на що значно впливали умови 2008 і, особливо, 2009 років, які характеризувались недостатнім рівнем зволоженості. Високий рівень коливання висоти рослин відмічено у Сх 908 А, Х 526 В та Х 1228 В ($b=1,41$ – $1,84$). Висота рослин впливає на технологічність гібридів соняшнику, бажаний її рівень знаходиться в межах 160,0–165,0 см. Тому, найбільшу цінність мають лінії, які забезпечують саме цей рівень прояву ознаки у гібридних комбінацій.

Також оптимальний рівень площі листової поверхні певною мірою впливає на можливості реалізації потенціалу продуктивності рослини. Серед материнських ліній найбільшу площу листової поверхні формують Сх 2552 А,

Селекційна і генетична цінність ліній соевих за господарсько-цінними ознаками, 2007–2009 рр.

Лінія	Тривалість вегетативного періоду		Продуктивність рослини			Вміст олії		Висота рослини			Площа листової поверхні		Ураженість фоміозом					
	діб	б	г	б	і	%	б	і	см	б	і	дм ²	б	і	%	б	і	
Магеринські форми																		
Cx 908 A	92*	0,26	1,65	0,81	1,54	49,78	0,82	1,35	87,6*	1,41	1,17	42,70*	0,24	1,41	5,00*	0,40	3,38	
Cx 1006 A	95*	0,61	1,04	41,6	2,00	51,92*	1,03	1,01	145,3	1,06	1,51*	47,60	0,98	1,64	18,63	1,07	0,94	
Cx 2552 A	103*	1,78	0,99	31,8	0,62	53,25*	0,63	0,93	91,3	0,62	1,23	63,90*	1,38	1,20	14,00	1,59	1,71	
Cx 1008 A	99	0,93	1,02	48,9	1,82	49,63	2,10	1,10	149,7	0,66	1,06	59,50*	1,03	1,25	15,13	1,24	1,04	
Cx 2111 A	101	1,94	1,01	32,8	1,17	48,14	0,74	1,14	138,7*	0,65	1,02	48,20	1,03	1,36	11,38	1,64	1,04	
Cx 503 A	101	0,58	1,03	33,2	1,26	52,32*	1,92	0,95	117,0*	0,66	0,99	45,83*	0,21	1,66*	9,75	1,68	1,73	
Cx 808 A	103*	0,79	0,99	34,4	1,47	50,48	1,25	1,04	155,7*	1,12	1,03	61,81*	0,54	1,30	26,40	0,42	0,53	
Cx 1010 A	100	0,81	1,03	25,4	0,39	2,90*	48,53	1,52	1,21	119,0	0,60	1,49*	42,04	0,18	1,87*	2,75*	0,38	5,21
Cx 1012 A	102	0,84	1,00	28,9	1,13	1,75	50,50	1,39	0,98	129,7	1,01	1,11	55,56	0,07	1,55	13,88	1,30	0,94
Cx 2122 A	101	1,56	0,99	37,6	1,38	49,02	1,03	1,11	116,7	1,00	1,14	49,94	0,77	1,49	23,88	1,79	0,71	
Батьківські форми																		
X 843 B	102	0,83	0,99	38,3	1,02	1,07	48,82	1,05	1,09	114,4	0,41	1,37	72,99	1,26	1,24	32,00	2,02	0,5*
X 1228 B	103	1,27	0,99	39,0	0,60	1,49	49,48	0,58	1,02	159,3	1,81	1,15	74,10	2,28	1,15	32,00	0,98	0,6*
X 785 B	101	1,19	1,00	21,1	1,21	1,78	52,18	1,14	0,98	122,3	0,90	1,17	39,77	0,44	1,55	15,13	1,79	1,00
X 526 B	103	1,04	0,99	37,9	0,93	1,33	52,96	1,39	0,99	158,3	1,84	1,13	79,94	2,74	0,95	8,00*	0,65	1,50
X 720 B	96	0,79	1,03	19,5	0,57	2,47	49,78	0,58	1,03	94,1	1,02	1,84	34,80	0,29	2,04	5,25*	1,29	3,1
Середнє	101		1,01	33,23						1,05	1,17	52,71	-	1,48		15,09		1,53
НП₀₅	1,88		0,01	11,89						0,07	10,7	5,94		0,17		5,54		1,1

Примітка. б — коефіцієнт екологічної пластичності, і — індекс донорських властивостей.

Cx 1008 A та Cx 808 A (59,5–63,90 дм²), серед батьківських форм — X 843 B, X 1228 B та X 526 B (72,99–79,94 дм²).

Найменший рівень ураження збудником фомопсису мали материнські лінії Cx 1010 A, Cx 908 A, Cx 503 A (2,75–9,75% інтенсивності розвитку хвороби) та батьківські X 720 B і X 526 B (5,25 та 8,0%)

З них найбільш стабільну по роках стійкість показали лінії Cx 908 A, Cx 1010 A та X 526 B ($b=0,40-0,65$). За здатність надавати стійкість своїм гібридам виділено материнську лінію Cx 808 A, підтверджену достовірно низьким рівнем індексом донорських властивостей 0,53, яка сама є середнесстійкою до збудника фомопсису. Таку ж властивість серед батьківських ліній мали X 843 B та X 1228 B (0,5 та 0,6).

Висновки

Таким чином, оцінено селекційну та генетичну цінність батьківських ліній за рівнем господарських ознак та ураженістю збудником фомопсису, їх стабільністю по роках та донорськими властивостями.

Виділено батьківські компоненти гібридів першого покоління з високою селекційною і генетичною цінністю за окремими ознаками та їх поєднанням: Cx 1010 A, Cx 808 A, Cx 1006 A, Cx 1008 A і X 526 B, X 843 B.

Література

1. Кириченко В.В. Селекция и семеноводство подсолнечника (*Heliantus annuus* L.) / В.В. Кириченко.— Харьков, 2005.— 385 с.
2. Литун П.П. Методика полевого селекционного опыта / П.П. Литун, Н.В. Проскурнин, Т.И. Гопций.— Харьков: ХСГУ, 1996.— 271 с.
3. Системний аналіз в селекції польових культур: навчальний посібник / П.П. Литун, В.В. Кириченко, В.П. Петренкова, В.П. Коломацька.— Х.: Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва, 2009.— 354 с.
4. Методики випробування і застосування пестицидів // С.О. Трибель, Д.Д. Сігарьова, М.П. Секун, О.О. Іващенко та ін. За ред. С.О. Трибеля.— К.: Світ.— 2000.— 448 с.
5. Основные методы фитопатологических исследований / [Чумаков А.Е., Минкевич И.И., Власов Ю.И., Гаврилова Е.А.]; под. ред. А.Е. Чумакова.— Москва: Колос, 1974.— 190 с.

Резюме

Викладено результати оцінки селекційної та генетичної цінності батьківських ліній за рівнем господарських ознак та ураженістю збудником фомопсису, їх стабільністю по роках та донорськими властивостями.

Представлены результаты оценки селекционной и генетической ценности родительских линий подсолнечника по уровню хозяйственных признаков и пораженностью возбудителем фомопсиса, их стабильности по годам и донорскими свойствами.

The results of evaluation of plant breeding and genetic values of parental lines of sunflower in terms of economic traits and resistance to phomopsis agent, their stability from year to year and donor properties.

КОЗАЧЕНКО М.Р.

*Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ
України, 61060, Харків, проспект Московський, 142,
e-mail: yuriev1908@gmail.com*

ПРОЯВ ОЗНАК У ГІБРИДІВ ДІАЛЕЛЬНИХ СХРЕЩУВАНЬ ЯЧМЕНЮ ЯРОГО

Не всі сорти є придатними для вирощування в усіх регіонах України. Більшість з них, навіть занесених до реєстру для певної зони, мають ті чи інші недоліки, а головне, часто мають недостатній рівень урожайності, так як не зовсім пристосовані до конкретних умов регіону.

Дослідження особливостей селекційних ознак ярого ячменю, особливо елементів урожайності, в залежності від генотипу і різних умов вирощування проводили свого часу на сортах в основному екстенсивного типу, які зараз мало, або зовсім не придатні для виробництва і не занесені до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні [1–4].

Таким чином, недостатньо вивчено селекційну цінність сучасних сортів і нових ліній, закономірності мінливості, успадкованості та генетичних параметрів ознак та їх комплексу в умовах різних років з метою створення і виділення нового цінного селекційного матеріалу.

Необхідність вирішення цих задач і є основою обґрунтування актуальності та підставою для проведення досліджень за даною темою.

Метою досліджень було встановлення закономірності прояву комплексу господарсько цінних ознак, їх кореляції і виділення цінного вихідного матеріалу для селекції ярого ячменю.

Для досягнення цієї мети вирішували завдання з визначення генетичних параметрів продуктивності та її структурних елементів у сортів і гібридів ярого ячменю, кореляції ознак, а також виділяли за цими показниками цінний вихідний матеріал для селекції.

Матеріали і методи

Дослідження проводили в 2004–2007 рр. на полях наукової сівозміни Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ, які знаходяться в Харківській області.

Сівбу здійснювали касетною сівалкою СКС-6А. Досліджувані зразки висівали по 2–3 рядки довжиною 1 м. Визначали елементи структури продуктивності, а саме: кущистість, висота рослини, довжина основного колоса, щільність, кількість колосків та зерен основного колоса, маса зерна з колоса та рослини, маса 1000 зерен, відношення зерно : солома.

Дослідження здійснювали методами генетико-статистичного, дисперсійного, кореляційного і генетичного аналізів для визначення компонентів генетичної дисперсії, успадкованості та кореляцій ознак за А.Н. Доспеховим [5] та М.А. Фединим та ін. [6].

Проведено генетичний аналіз в F_1 - F_2 гібридів прямих діалельних схрещувань 7 сортів (Annabelle, Ceylon, Tolar, Philadelphia, Пафос, Джерело, Фенікс).

Результати та обговорення

Визначено генетичні компоненти дисперсії кількісних ознак у гібридів F_1 та F_2 діалельних схрещувань за 2005–2007 рр. (табл. 1, 2).

Показано, що компоненти H_1 і H_2 домінантних ефектів генів значно більші показників компоненту D адитивних ефектів генів. Це вказує на те, що у батьківських форм переважають домінантні ефекти генів за всіма кількісними ознаками. На це вказує також компонент F частоти розподілу домінантних і рецесивних алелей, так як за всіма ознаками, як правило, $F > 0$, тобто батьківські форми мають більше домінантних алелей, або вірогідно, що переважає в них не кількість, а ефекти домінантних генів.

Середній ступінь домінування (відношення H_1/D) майже за всіма ознаками > 1 , що вказує на наддомінування.

В F_2 підтверджено генетичні закономірності, встановлені в F_1 , за винятком ознаки висота рослин (H_1/D менше 1 — часткове домінування).

Визначено коефіцієнти успадкованості кількісних ознак у гібридів F_1 та F_2 діалельних схрещувань за 2005–2007 рр. (табл. 3).

Майже за всіма ознаками різниця між успадкованістю в широкому розумінні H^2 і успадкованістю у вузькому розумінні h^2 значна. Тому генотипова мінливість обумовлена головним чином неадитивними ефектами

Таблиця 1

Компоненти генетичної дисперсії кількісних ознак у гібридів F_1 діалельних схрещувань, 2005–2007 рр.

Компонент	Рік	Висота	Продуктивна куцистість	Кількість зерен	Продуктивність	Маса 1000 зерен	Відношення маси зерна до соломи
D	2005	70,73	1,24	5,34	0,91	5,82	0,03
	2006	77,48	0,25	4,81	1,06	11,36	0,05
	2007	153,06	0,76	5,01	1,83	0,56	-0,04
F	2005	50,62	0,73	6,63	1,15	15,76	0,06
	2006	-4,64	0,53	8,08	1,12	7,27	0,09
	2007	65,87	0,01	7,13	0,29	-14,94	-0,03
H_1	2005	170,77	2,59	22,47	3,10	73,19	0,27
	2006	89,98	3,30	16,21	4,83	22,44	0,26
	2007	287,61	2,81	49,23	5,93	82,06	0,45
H_2	2005	138,68	2,31	18,32	2,26	52,07	0,22
	2006	70,88	2,65	12,18	3,68	18,47	0,22
	2007	260,01	2,77	40,35	5,68	71,25	0,34
H_1/D	2005	2,41	2,08	4,21	3,41	12,58	9,52
	2006	1,16	13,40	3,37	4,57	1,97	4,92
	2007	1,88	3,70	9,83	3,24	147,39	10,18

Таблиця 2

Компоненти генетичної дисперсії кількісних ознак у F_2 гібридів діалельних схрещувань, 2005–2007 рр.

Компонент	Рік	Висота	Продуктивна кущистість	Кількість зерен	Продуктивність	Маса 1000 зерен	Відношення маси зерна до соломки
D	2005	71,36	1,08	4,58	1,26	4,41	0,03
	2006	79,66	0,09	4,64	1,01	11,42	0,05
	2007	161,31	0,71	5,83	1,81	7,89	0,01
F	2005	31,45	0,75	4,55	1,19	4,30	0,05
	2006	18,67	0,13	6,08	0,97	12,33	0,08
	2007	19,00	0,36	8,88	1,08	4,13	0,00
H_1	2005	78,48	1,54	9,62	1,51	36,73	0,09
	2006	55,51	2,52	9,52	2,53	32,90	0,13
	2007	156,15	1,63	11,17	2,90	21,33	0,08
H_2	2005	67,02	1,28	7,09	1,04	27,70	0,06
	2006	49,87	2,16	6,74	1,82	26,25	0,09
	2007	133,62	1,28	6,89	2,34	19,24	0,06
H_1/D	2005	1,10	1,43	2,10	1,19	8,33	3,29
	2006	0,70	28,88	2,05	2,51	2,88	2,84
	2007	0,97	2,30	1,91	1,60	2,70	5,32

генів (це підтверджується і співвідношенням компонентів D , H_1 і H_2 в таблицях 1, 2). Це говорить про те, що добір на збільшення параметрів ознак з доміантним характером успадкування не завжди забезпечить бажані результати в потомстві. Тому необхідно добирати значний обсяг біотипів в популяціях гібридів, які розщеплюються, і добір на збільшення параметрів ознак слід проводити в якомога пізніших поколіннях, де буде більше константних форм.

Така ж закономірність успадкованості кількісних ознак спостерігалась і у F_2 гібридів.

Визначено залежність продуктивності від її структурних елементів в F_1 та F_2 гібридів діалельних схрещувань в середньому за 2004–2007 рр.

Серед гібридів F_1 найбільш істотна кореляція спостерігається між продуктивністю та продуктивною і загальною кущистістю, також досить значна істотна кореляція з масою зерна з основного колоса, висотою рослин, кількістю зерен та колосків з колоса. В меншій мірі продуктивність залежить від довжини основного колоса та маси 1000 зерен, а із щільністю спостерігається неістотна кореляція.

У гібридів F_2 кореляція є істотною між продуктивністю та продуктивною і загальною кущистістю, дещо менша — із висотою рослин, масою зерна з

Коефіцієнти успадкованості кількісних ознак у F_1 та F_2 гібридів діалельних схрещувань, 2005–2007 рр.

Форми	Компонент	Рік	Висота	Продуктивна куцистість	Кількість зерен	Продуктивність	Маса 1000 зерен	Відношення маси зерна до соломи
F_1	H^2	2005	0,98	0,92	0,93	0,98	0,99	0,86
		2006	0,99	0,99	0,96	0,99	0,98	0,83
		2007	0,93	0,95	0,90	0,99	0,79	0,79
	h^2	2005	0,42	0,37	0,22	0,34	0,30	0,07
		2006	0,74	0,23	0,10	0,37	0,46	0,17
		2007	0,44	0,35	0,23	0,38	0,33	0,34
F_2	H^2	2005	0,95	0,88	0,85	0,90	0,89	0,67
		2006	0,98	0,83	0,89	0,93	0,99	0,77
		2007	0,95	0,86	0,79	0,98	0,92	0,77
	h^2	2005	0,58	0,42	0,36	0,47	0,35	0,17
		2006	0,18	0,19	0,25	0,42	0,57	0,11
		2007	0,67	0,45	0,21	0,52	0,35	0,38

основного колоса, кількістю зерен та колосків в колосі, масою 1000 зерен та довжиною основного колоса. Із щільністю колоса спостерігається несуттєва від'ємна кореляція.

Таким чином, в F_2 підтверджуються ті ж закономірності щодо кореляцій, які було визначено в F_1 .

Висновки

Встановлено особливості прояву компонентів генетичної дисперсії (сумарний адитивний ефект генів — D , домінантні ефекти генів H_1 і H_2 , середній ступінь домінування H_1/D) у F_1 та F_2 гібридів ярого ячменю. Показано, що всі ознаки структури продуктивності рослин детермінуються, в основному, домінантними генами, що передбачає значний обсяг добору в гібридних популяціях ранніх поколінь. Тому добір за згаданими ознаками слід проводити в більш пізніх поколіннях, починаючи з F_3 .

Встановлено, що майже за всіма ознаками різниця між успадкованістю в широкому розумінні H^2 і успадкованістю у вузькому розумінні h^2 значна. Тому генотипова мінливість обумовлена, головним чином, неадитивними ефектами генів (це підтверджується і співвідношенням компонентів D , H_1 і H_2).

Встановлено істотну кореляцію продуктивності з майже всіма її структурними показниками.

Література

1. Зенищева Л.С. Наследуемость количественных признаков, определяющих устойчивость растений к полеганию // Сельскохозяйственная биология.— 1971.— Т.4.— №2.— С. 283–287.

2. Лукьяненко Н.М., Усань Л.А. Создание устойчивых к полеганию форм ячменя // Селекция и семеноводство.— Киев, 1976.— С. 17–19.

3. Усикова А.А. Наследование некоторых хозяйственно ценных признаков у ячменя // Селекция ячменя и овса.— М.: Колос, 1971.— С. 168–178.

4. Барсуков П.Н. Некоторые вопросы селекции ярового ячменя на продуктивность, качество зерна и устойчивость к полеганию: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: Укр. НИИРСиГ им. В.Я. Юрьева.— Харьков, 1972.— 20 с.

5. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования): учебное пособие.— 5-е изд., доп. перераб.— М.: Агропромиздат, 1985.— 351 с.

6. Федин М.А., Силис Д.Я., Смиряев А.В. Статистические методы генетического анализа.— М.: Колос, 1980.— 207 с.

Резюме

Встановлено особливості прояву компонентів генетичної дисперсії, успадкованості і кореляцій ознак F_1 і F_2 гібридів діалельних схрещувань ячменю ярого. Показано їх детермінацію, в основному, доміантними генами. Тому добір біотипів слід проводити за значного обсягу рослин і в більш пізніх поколіннях гібридів.

Установлены особенности проявления компонентов генетической дисперсии, наследуемости и корреляций признаков F_1 и F_2 гибридов диаллельных скрещиваний ячменя ярового. Показана их детерминированность, в основном, доминантными генами. Поэтому отбор биотипов следует производить при значительном объеме растений и в более поздних поколениях гибридов.

Some specific features of manifestation of genetic dispersion's components, inheritance and traits' correlations in F_1 and F_2 hybrids diallel crossing of spring barley are established. Their determination is shown, generally, by dominant genes. Thus the selection of biotypes should be done at insignificant amount of plants and in the later generations of hybrids.

ІКОНДРАЦКАЯ І.П., АГАБАЛАЕВА Е.Д., МІХАЙЛЕНКА К.В.

¹ГНУ “Центральны́й ботанічыескі сад НАН Беларусі”, 220012, Мінск, ул. Сурганова, 2 в, e-mail: ikondratskaya@mail.ru

²Белорусский государственный университет, г. Минск, ул. Курчатова, 10

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ПО ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИМ СПЕКТРАМ ЗАПАСНЫХ БЕЛКОВ СЕМЯН ПАЖИТНИКА ГРЕЧЕСКОГО TRIGONELLA FOENUM GRAECUM

Пажитник греческий или сенной (*Trigonella foenum — graecum* L.) одно из древнейших лекарственных растений. История его применения насчитывает несколько тысячелетий. Фармакологические и хозяйственные свойства этой культуры в условиях Беларуси очень мало изучены, а также, недостаточно разработана технология его возделывания, что и представляет большой научный и практический интерес. В отделе биохимии и биотехнологии рас-

тений Центрального ботанического сада НАН Беларуси начата работа по интродукции пажитника греческого в условия Беларуси и изучение его хозяйственной и фармакологической ценности.

Хорошо известно, что терапевтические эффекты и вкусовые качества растений зависят в первую очередь от их химического состава, который, в свою очередь, формируется в зависимости от состава почвы и состояния окружающей среды. данной работе мы идентифицировали по электрофоретическим спектрам полипептидов запасных белков из семян *Trigonella foenum-graecum* L., произрастающих в полевых условиях в Венгрии и на интродуцированном участке ЦБС НАН Беларуси.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовали семена пажитника греческого трех сортов Ovary Gold, Ovary-4 и PSZ.G.SZ, выращенные в условиях Венгрии, любезно предоставленные профессором Западно-Венгерского Университета (г. Мошонмадяровар, Венгрия) Шандором Макаи и сорт Ovary-4 полученный на интродуцированном участке ЦБС НАН Беларуси.

Пажитник греческий — это однолетнее бобовое растение, имеющей мощный стержневой корень, прочно закрепляющий его в почве, а на поверхность поднимается стебель 60–80 см высотой. Стебель округлый, ветвится в верхушечной части. Листья тройчатые, черешковые. Семена очень твердые, гладкие, морщинистые или бугорчатые, коричневато-желтые, ромбической формы, длиной 4–6 см. Благодаря наличию кумарина пажитник имеет сильный специфический аромат. Благодаря этому размолотые зрелые семена входят в состав пряных смесей и приправ таких как “Карри”, “Хмели-сунели”, аджика. В одном бобе может насчитываться до 20 семян

Выделение запасных белков из семян пажитника проводили электродным буфером, рН 8,3. Электрофоретическое разделение проводили по Лаемли.

Результаты и обсуждение

В данной работе было проведено сравнительное изучение электрофоретических спектров полипептидов запасных белков семян и муки пажитника греческого (*Trigonella foenum — graecum* L.) сортов Ovary Gold, Ovary 4 и PSZ.G.SZ, выращенных в условиях Венгрии и сорта Ovary 4 выращенный на интродуцированном участке ЦБС НАН Беларуси. Для выделения запасных белков взяли по 4 семени каждого сорта.

Основная часть полипептидов запасных белков 3-х сортов из семян пажитника расположена в диапазоне молекулярных масс (мМ) от 10 кД до 120 кД и характеризуется незначительной изменчивостью как внутри сорта, так и между сортами. Однако полного совпадения в попептидных спектрах запасных белков пажитника не выявлено.

На электрофореграммах исследуемых образцов можно выделить четыре зоны: I — зона белковых компонентов расположена в диапазоне мМ от 120 кД до 70 кД; II — в диапазоне от 62 кД до 35 кД; III — от 35 кД до 15 кД;

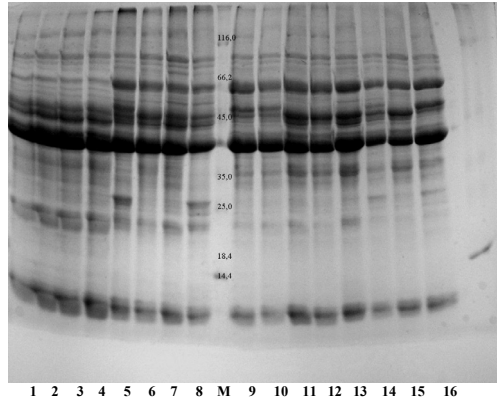


Рис. 1. Электрофореграмма запасных белков из семян пажитника греческого: 1–4 — сорт *Ovary-4*, выращенный на интродуцированном участке ЦБС НАН Беларуси; 5–8 — сорт *Ovary-4*, выращенный в Венгрии; 9–12 — *PSZ.G.SZ*, выращенный в Венгрии; 13–16 — сорт *Ovary Gold*, выращенный в Венгрии

IV — от 14,4 кД до 10 кД. В изучаемых сортах пажитника в зонах II и III, выявлена гетерогенность по составу и по уровню экспрессии белка.

При исследовании электрофореграммы (рис. 1) и денситограммы (рис. 2, I), сорта *Ovary-4*, выращенного на участке ЦБС НАН Беларуси обнаружено полное совпадение по количеству и интенсивности белковых компонентов в полипептидных спектрах. Сравнивая денситограммы сорта *Ovary 4*, выращенного на участке ЦБС НАН Беларуси и сорт *Ovary-4*, выращенный в Венгрии следует отметить, что сорт *Ovary-4*, выращенный в Венгрии характеризуется более высоким уровнем экспрессии белка области мМ 66,2 кД. Площадь пика этого белкового компонента ($Rf=0,22$) у сорта *Ovary-4*, выращенного в Венгрии в 1,04 раза выше, чем у сорта *Ovary-4*, выращенного на участке ЦБС НАН Б.

Электрофоретическое разделение белков из семян сортов пажитника, выращенного в Венгрии показало высокую схожесть по количественному составу и по уровню экспрессии белковых компонентов в полипептидных спектрах запасных белков. Однако полного совпадения по количеству белковых компонентов и по степени интенсивности отдельных компонентов не выявлено. Так, сравнивая образцы сорта *Ovary-4* (рис. 1 и рис. 2, II), в одном из образцов семени обнаружен полипептид с мМ около 50 кД ($Rf=0,29$), который не выявлен в других образцах этого сорта. Также уровень экспрессии белковых компонентов в области мМ, 25 кД в образце 1 и 4 этого сорта выше, чем в образцах 2 и 3. Площадь пика этого белкового компонента в образцах 1 и 4 в 1,7 раз выше, чем в образцах 2 и 3.

При исследовании электрофореграмм сорта *Ovary Gold*, выращенный в Венгрии, в зоне мМ от 50 кД до 40 кД наблюдается изменчивость по

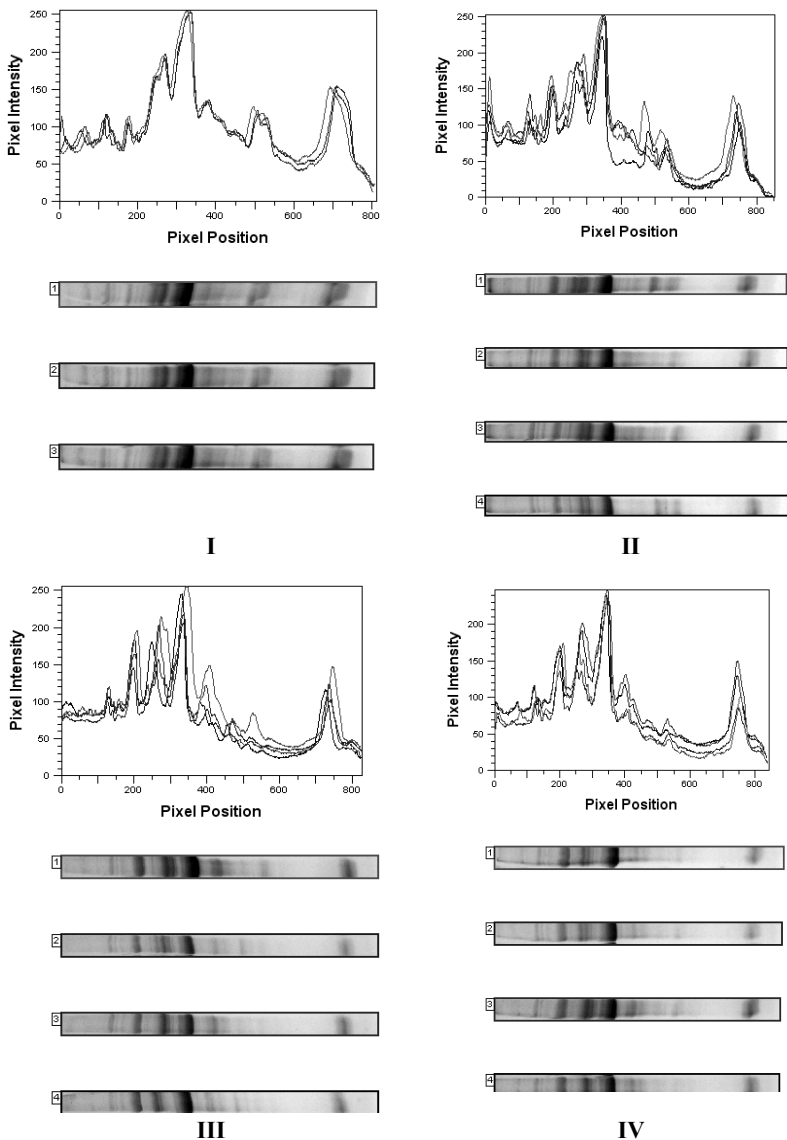


Рис. 2. Денситограммы электрофоретического разделения запасных белков из семян пажитника греческого: I — сорт Ovary-4, выращенного на участке ЦБС НАН Беларуси; II — сорт Ovary-4, выращенный в Венгрии; III — сорт Ovary Gold, выращенный в Венгрии; IV — сорт PSZ.G.SZ, выращенный в Венгрии

расположению и интенсивности белковых компонентов в каждом образце. В области мМ около 25 кД отмечено только различие по интенсивности белковых компонентов (рис. 1 и рис. 2, IV).

Для сорта PSZ.G.SZ характерна большая схожесть в спектрах как по интенсивности, так и расположению белковых компонентов, однако все же полного совпадения не обнаружено. Так, в двух образцах выявлен белковый компонент с мМ около 47 кД, который не выявлен в других образцах этого сорта.

Выводы

Основная часть полипептидов запасных белков 3 сортов из семян пажитника расположена в диапазоне молекулярных масс (мМ) от 10 кД до 120 кД и характеризуется незначительной изменчивостью как внутри сорта, так и между сортами.

Выявлена схожесть спектров запасных белков семян пажитника греческого, выращенного на интродуцированном участке ЦБС НАН Б. Для спектров запасных белков из семян пажитника, выращенного в Венгрии характерна невысокая изменчивость как внутри сорта, так и между сортами по количественным, так и по качественным показателям белковых компонентов.

Произрастание пажитника греческого в разных эколого-географических и климатических условиях не выявило существенных изменений в спектрах полипептидов семян.

Литература

1. Шелюто Б.В., Нестерова И.М., Шандор Макау. Пажитник греческий (*Trigonella foenum — graecum* L.) новая кормовая и лекарственная культура // Современное состояние, проблемы и перспективы развития кормопроизводства/ мат. междунаучно-практич. конф. Горки, БГСХА, 2007, с. 203–206.
2. Balandrin M.F., Klocke J.A., Wurtele E.S., Bollinger W.H. Natural plant chemicals sources of industrial and medicinal materials // *Science*.— 1985.— 228.— P. 1154–1160.
3. Grover J.K., Yadav S., Vats V. Medical plants of India with diabetic potential // *J. of Ethnopharmacology*.— 2002.— 81.— P. 81–100.
4. Laemli, U.K. (1970) *Nature* 227, 680–685.
5. Конарев В.Г. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян.— СПб., 2000.— 186 с.

Резюме

Проведена идентификация по электрофоретическим спектрам запасных белков трех сортов пажитника греческого, выращенного в Венгрии и одного сорта Ovary-4, полученного на интродуцированном участке ЦБС НАН Беларуси. Показано, что произрастание пажитника греческого в разных эколого-географических и климатических условиях не выявило существенных изменений в спектрах полипептидов семян.

Identification of electrophoretic spectra of reserve proteins of three varieties of fenugreek, grown up in Hungary and one variety Ovary-4 received on experimental part of Central Botanical Garden of NAS of Belarus was conducted. It has been shown that growth of fenugreek in different ecologo-geographical and environmental conditions has not revealed essential changes in electrophoretic spectra seeds.

**КОРНИЕНКО А.В., СУХОРУКИХ В.А., БЕРДНИКОВ Р.В., ГОНЧАРОВ Е.В.,
МЕЛЬНИКОВ Ю.Н., ДАВЫДЕНКО М.А., МЕЛЬНИКОВ А.В..**

Всероссийский НИИ сахарной свеклы и сахара имени А.Л. Мазлумова

E-mail: kornienko@mlkbsl.vsi.ru

НОВАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ ПО ФОРМЕ КОРНЕПЛОДА

Одним из главных путей дальнейшего повышения продуктивности сахарной свеклы и производства сахара есть создание и внедрение новых высокопродуктивных гибридов нового поколения, основанных на эффекте гетерозиса, по форме и массе корнеплода с использованием основных методов генетики и селекции. Селекция основана на общих методах и законах биологии, генетики, систематики, цитологии, физиологии и других науках, включает учение об исходном материале, о роли среды, теории гибридизации и селекционного процесса, изучение основных направлений селекционных работ — селекция на продуктивность, качество, и на иммунитет.

Одним из преимуществ является то, что в гибридах первого поколения можно реализовать сочетания признаков — это урожайность (форма корнеплода) и сахаристость, устойчивость к биотическим и абиотическим факторам.

Материал и методы

В качестве исходного материала были взяты односемянные формы сахарной свеклы, популяции многосемянных опылителей различных направлений отбора (всего 12 номеров), популяции белой кормовой свеклы и стандарт — Рамонская односемянная 47 (Р одн. 47). Также были взяты сростноплодные формы, которые использовались при создании гибридов на МС основе (РМС-70, РМС-73 и РМС-78). В качестве группового стандарта были использованы гибриды Баккара, РМС 70 и ЛМС 94 ВНИСС. При сравнительном испытании в ЗАО “Промкор” было изучено 10 гибридов иностранной селекции — KWS (Соня, Победа, Фиделия, Бьянка, Клаудия), Danisco seed (Матадор и Панама), Ses Europe (Advanta) (Тип-топ, Бристоль, Орикс), и 6 отечественной — ВНИСС (Р одн. 47, РМС 73), ЛООС (Л одн. 52, ЛМС 94), СК НИИСС (Кубанский МС 81, Кубанский МС 82).

Также исходным материалом для исследований служили 6 сростноплодных тетраплоидных номеров лаборатории селекции сахарной свеклы ВНИСС и 2 селекционных номера ИКК УААН. Изучение биологических и генетических особенностей исследуемого материала, как на свекле первого, так и второго года вегетации, осуществляли методом фенологических наблюдений, измерений, анализа и описания. Полученные экспериментальные данные обрабатывались методом дисперсионного анализа (Доспехов, 1985).

Форма корнеплодов и тип розетки листьев определялись по методике проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность (2003). Размножение селекционных материалов осуществлялось на пространст-

венно изолированных участках, которые размещались в посевах озимой пшеницы и подсолнечника. На посевах сахарной свёклы проводились фенологические наблюдения, а также необходимые замеры и отбор проб (примерно по 25 растений в 3-х повторениях) для определения динамики роста и развития растений.

Результаты и обсуждение

Требования по изучению генетики и селекции сахарной свеклы по форме корнеплода высказаны в 1927 году А.Л. Мазлумовым актуальны и через 80 лет. Он писал что, получение наибольших урожаев свеклы должно сопровождаться, возможно, меньшими затратами. Из таких полезных хозяйственных особенностей, изучение которых ведет к удешевлению культуры свеклы, следует прежде всего указать на форму корня. В настоящей работе мы рассмотрим форму корня, включая и экстерьерные признаки, как со стороны генетической, так и со стороны влияния ее на полезные хозяйственные особенности при культуре свеклы.

Наши попытки, как пишет А.Л. Мазлумов, уложить пеструю картину форм корня у современных сортов свеклы в определенные рамки или шкалу

Таблица 1

Формы корнеплодов сахарной свеклы, определенные разными авторами, в разные годы исследований

№ п/п	Авторы и годы исследований		
	Формы корнеплода у Мазлумова А.Л. (1927 г.)	Типы корнеплодов по Орловскому Н.И. и Зосимовичу В.П. (1960–1970 гг.)	Современная классификация по признаку формы корнеплода Корниенко А.В. и др. (2006–2008 гг.)
1	Цилиндрическая	Бочковидная	Веретенообразная
2	Усеченный конус	Удлиненно-бочковидная	Узкокониическая
3	Укороченный конус	Роговидная	Кониическая
4	Морковообразная	Бочковидно-кониическая	Ширококониическая
5	Кониическая	Кониическая	Овально-кониическая
6	Клинообразная	Удлиненно-кониическая	Цилиндрическо-кониическая
7	Мешковатая		Округло-кониическая
8	Удлиненный конус (кониическая удлиненная)		
9	Узкоголовая		
10	Нейлодная		
11	Неправильная		
12	Неопределенной формы		
13	Уродливая		

Индексы формы корнеплода

Индексы формы корнеплода		
Мазлумов А.Л.	Орловскому Н.И. и Зосимовичу В.П.	Корниенко А.В. и др.
Индекс формы корнеплода определяется отношением диаметра у коронки корня к наименьшему диаметру, отстоящему от коронки корня на 10 см.	1) Длина собственного корнеплода к длине корнеплода. 2) Длина шейки к длине корнеплода. 3) Длина головки к длине корнеплода. 4) Ширина собственного корнеплода к длине корнеплода. 5) Ширина шейки к длине корнеплода. 6) Ширина головки к длине корнеплода.	Индекс формы корнеплода (Φ) определяется произведением коэффициента массы корнеплода, максимального диаметра и величины от максимального диаметра корнеплода до вершины головки и отношением произведения длины корнеплода и диаметра в хвостовой части $(\Phi) = \left(\frac{K \times D \times B}{L \times d} \right)$

не увенчались успехом. При фиксировании всех деталей по форме корня получается чрезвычайно сложная и громоздкая шкала, которая в практической работе, в особенности в полевой обстановке, совершенно непригодна. Поэтому мы, опуская отдельные детали в экстерьер корня, разбиваем формы корней только на типы. Почти все разнообразие форм корней современных сортов свеклы европейской и русской селекции может быть уложено в следующие 11 групп (табл. 1).

Как пишет В.А. Борисюк и др. (1989) селекцию свеклы по форме корнеплода и другим морфобиологическим косвенным признакам ведут с начала возникновения свеклосахарного производства. Так, в результате исследований, проведенных Н.В. Роиком, Е.В. Красовским, К.П. Оточко, Н.А. Неговским, установлено, что отбор по форме корнеплода в течение одной-трех генераций значительно меняет структуру сортов популяций. Кроме того, отбор по выравненности и по форме корнеплода сказывается и на выравненности семенных растений и продуктивности свеклы.

Существующая до настоящего времени классификация сахарной свеклы по форме корнеплода, в сущности, обозначала “сбег корнеплода в конус” и этим самым отмечала только общие контуры корнеплода (Мазлумов А.Л., 1927). Для более детального разграничения формы корнеплода внутри каждой группы нами была видоизменена классификация, состоящая из 5 ранее описанных форм корнеплода и предложенных 2 новых (коническая и округло-коническая) (рис. 3).

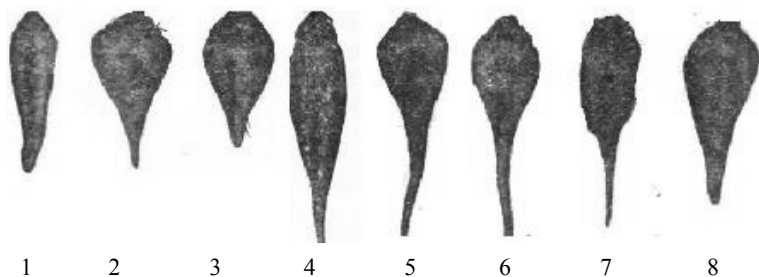


Рис. 1. Формы корнеплодов сахарной свеклы по А.Л. Мазлумову

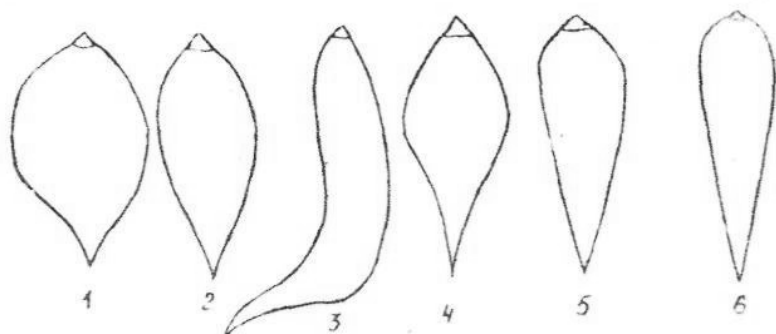


Рис. 2. Типы корнеплодов свеклы (по Н.И. Орловскому, В.П. Зосимовичу):
 1 — бочковидный, 2 — удлиненно-бочковидный, 3 — роговидный, 4 — бочковидно-конический, 5 — конический, 6 — удлиненно-конический



Рис. 3. Современная классификация корнеплодов по форме (Корниенко А.В. и др.)

В связи с изменением климата нами разработана новая модель идиотипов растений, линий, компонентов, сортов и гибридов. Расширено использование методов сингенетики — закономерностей наследования и изменчивости групповых признаков, формы корнеплода у сахарной свеклы.

Практически через 80 лет решена “идея” академика А.Л. Мазлумова (1927 г.) “о создании идеальной формы корнеплода, обеспечивающей продуктивность свеклы, производительность работ на заводе и в поле” — округло-конической и “наполнен ее объем”. “Выведение сортов и гибридов свеклы (должно и сейчас) опирается на учете разнообразных функциональных и структурных особенностей, с учетом не только утилитарных признаков, но их внутренних и внешних свойств”. “Пеструю картину форм корня у современных сортов и гибридов свеклы нами “уложено” в определенные рамки и шкалу” — разработана математическая модель индекса формы корнеплода, которая “проста и пригодна в полевой обстановке”.

На основании и обобщении исследований разработан метод — маркер-групповой селекции (MGS), при котором отбор (селекция) нужных признаков и индивидуальных растений ведется по морфотипу организма (по основным групповым ассоциативным признакам) с учетом (методов генетики) их проявления (изменчивость) и наследования (передачи потомкам).

Принцип (MGS) селекции состоит в том, что если известно месторасположение маркерного фенотического признака и влияние на проявление хозяйственного-ценного признака (урожайности), то следить за таким признаком можно не только по его проявлению, но и по наследованию контролируемых им составляющих и по наличию нужной их величины в селекционном материале.

Успехи в применении MGS могут быть обеспечены не только знанием расположения маркерных признаков, но и возможностью работать с ними, имеющими достаточно сильный эффект на проявление хозяйственного признака.

Фенотипические маркеры полигенных групповых признаков (MGS) принесет очевидные положительные результаты в связи с наличием четких генетических и селекционных представлений, о том, как они формируют хозяйственно ценный признак.

Ожидаемые усилия в области сингенетики растений свеклы позволяет осуществить прорыв, в этом направлении. При проведении MGS необходима тесная кооперация генетиков, селекционеров и других специалистов, поскольку предполагаются, по крайней мере, два обязательных этапа работы:

1. Подготовительный, в ходе которого генетиками проводится накопление знаний о генетическом контроле (изменчивости и наследовании признака) и подбираются подходящие морфобиологические маркеры.

2. Проведение селекционной работы привычными для селекционера методами, но с использованием предложенного генетиками инструментария MGS. Наиболее оправдано применение маркерных признаков с использованием их проявления на ранних стадиях онтогенеза, когда признак уже

Схема поиска, создания и использования доноров ценных признаков в селекции сахарной свеклы

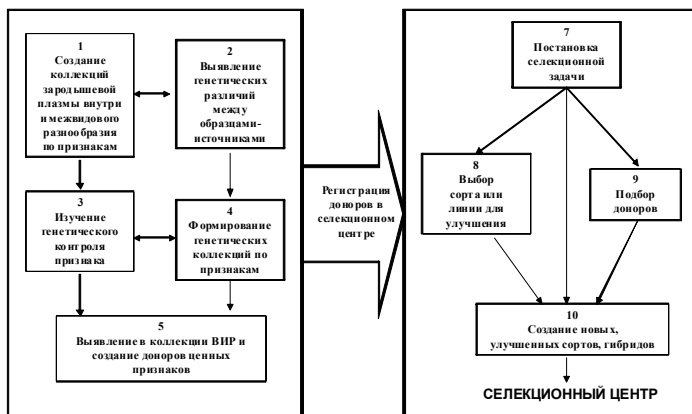


Рис. 4. Схема поиска, создания и использования доноров, маркеров, ценных признаков в селекции сахарной свеклы

проявляется и возможно ускоренное его размножение (за счет биотехнологии и других методов) и дальнейшее его использование. Использование вышеуказанных методов усложнит селекционный процесс, но вместе с тем повысит его эффективность на 40–50% (рис. 4).

Литература

1. *Борисюк В.А.* Анатомо-морфологические и физиолого-биохимические тесты при изучении селекционных материалов сахарной свеклы (методические указания). Всесоюзная академия сельскохозяйственных наук имени В.И. Ленина, Всесоюзный научно-исследовательский институт сахарной свеклы. Москва 1989.
2. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов.— М.: 1985.
3. *Мазлумов А.Л.* Морфологические признаки у сахарной свеклы как фактор отбора / А.Л. Мазлумов // Из сортоводных полевых и лабораторных работ Рамонской сортоводной и опытной станции.— Воронеж: 1927.— С. 100–114.
4. Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Сахарная свекла.— М.: 2003.— 12 с.

Резюме

Проведен анализ и разработана новая классификация по форме корнеплода. Предложены принципы отбора, основанные на использовании методов сингенетики — закономерности изменчивости и наследования групповых признаков формы корнеплода.

Проведений анализ і розроблена нова класифікація за формою корнеплоду. Запропоновані принципи, основані на використанні методів сингенетики — рекомендовані закономірності мінливості та успадкування групових ознак форми корнеплоду.

An analysis has been performed, and new classification according to beet root shape has been developed. Principles of selection based on using the methods of syngenetics, i.e. regularity of variability and inheritance of group traits of root shape, are suggested.

КУЗНЕЦОВА Г.В.

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия,
660036 Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail: galva@ksc.krasn.ru*

КАЧЕСТВО СЕМЯН КЕДРА СИБИРСКОГО В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) имеет большое значение в виду его многосторонней полезности, долговечности и большой экономической значимости. В последнее время древостои кедра сибирского сильно деформированы лесными пожарами, интенсивными рубками и требуют восстановления, для чего необходимы качественные семена.

В данной работе представлены результаты изучения качества семян кедр сибирского в горных популяциях Западного Саяна и в северных низкогорных популяциях в низовьях реки Енисей (район п. Туруханска).

Основной задачей исследования был анализ качества семян кедр сибирского в зоне оптимального произрастания на юге и на северной границе его ареала в Красноярском крае.

Материалы и методы

Объектом исследования на юге были семена в кедровнике зеленомошном 1350–1450 м над уровнем моря (Красноярский край, Араданское лесничество — одна популяция) и в кедровнике горно-таежном черневом 1200–1300 м над уровнем моря (республика Хакасия, Абазинское лесничество — три древостоя), возраст деревьев 140–160 лет. На севере семена взяты в низкогорном кедровнике разнотравно-бруснично-черничном (Красноярский край, Туруханский лесхоз — три древостоя), возраст деревьев 120–140 лет

Для определения жизнеспособности семян кедровых сосен использовали отраслевой стандарт рентгенографического метода анализа качества семян специально разработанный для кедровых сосен лабораторией лесной генетики и селекции Института леса — ОСТ 56-94-87 [1].

Жизнеспособность семян определяли по рентгенограммам на основании анализа внутреннего строения и классов развития семян без нарушения их целостности и жизнеспособности. Определение жизнеспособности семян осуществлялось по трем-четырем образцам по 100 семян в каждом. Анализ рентгенограмм вели на основании видимых различий в развитии зародыша и эндосперма. По рентгенограммам семена разделяли на пять классов в зависимости от степени развития зародыша и эндосперма, размеров и формы.

Всхожесть семян вычисляли как среднее арифметическое по результатам дешифрирования рентгенограмм и выражали в процентах.

Определение жизнеспособности:

$$Ж = (0,93(k_1 + k_2 + k_3)) / n \times 100\%$$

N — Общее количество семян в образце; K — классы.

Результаты и обсуждение

Известно, что высокие показатели семян имеют кедровники, произрастающие в оптимальных условиях. По мере отклонения от оптимума качество семян ухудшается, и ближе к северной границе семена имеют низкую всхожесть [2].

Результаты изучения качества семян исследуемых популяций кедров сибирского отражены в табл. 1. Как видно из таблицы у особей южных популяций кедров сибирского (абазинская, араданская) семена кедров имеют высокую жизнеспособность семян (77% и 83% соответственно). Для этих же популяций характерен невысокий процент пустых семян (5%, 14%). У деревьев кедров сибирского туруханской популяции отмечена невысокая жизнеспособность семян (59%) и наличие большого количества пустых семян (до 23%).

Для всех изученных популяций характерно наличие семян с полиэмбрионами (табл. 1). В наших исследованиях доля семян с полиэмбрионами повышается в насаждениях, произрастающих вблизи северного предела (в среднем 7%), тогда как в зеленомошном и горно-таежном, черневом подпорье она составляет не более 2%. В исследованиях А.И. Земляного [3] также показано, что доля семян с полиэмбрионами в субальпийском подпорье на Алтае в отдельные годы может достигать почти 50%, тогда как в черневом и горно-таежном она составляет обычно не более 10% и нередко менее 1%.

На появление полиэмбрионии семян могут влиять как генетические, так и средовые факторы. Одни исследователи считают, что она появляется вследствие обильного питания, другие ее связывают с гибридизацией или наследственными факторами. А.И. Ирошников [2], исследуя низкорослые, горные и субарктические популяции кедров сибирского, отмечал у особей этих популяций явление полиэмбрионии. В то же время в каждой популяции имеются особи со стабильным формированием семян с несколькими эмбрионами, процент полиэмбриональных семян у таких особей только колеблется

Таблица 1

Характеристика семян кедровых сосен

Популяции	Количество семян, шт./%	%, полнозернистых семян	%, пустых семян	%, с полиэмбрионами	%, жизнеспособность
Кедр сибирский					
Араданская (Красноярский край)	291/100	95	5	0	83
Туруханская (Красноярский край)	341/100	77	23	7	59
Абазинская (республика Хакасия)	784/100	86	14	2	77

Таблица 2

Показатели длины зародыша семян кедровых сосен разных популяций

Популяции	Распределение по длине зародыша от длины эмбрионального канала (% от всех семян)				Без зародыша, %
	зародыш 0,8–1,0	зародыш 0,5–0,9	зародыш 0,3–0,7	зародыш 0,1–0,2	
Кедр сибирский					
Араданская (Красноярский край)	17,5	52,2	19,6	5,5	5,2
Туруханская (Красноярский край)	7,2	29,2	28,3	16	19,3
Абазинская (республика Хакасия)	19	49	15,2	8	8,8

по годам. Изменение степени полиэмбрионии в многолетнем цикле и определенную ее географию А.И. Ирошников объясняет значительным влиянием атмосферно-космических факторов на формирование и развитие зародышей. Исследования Т.П. Некрасовой [4], М. Шимака [5] также указывают на роль внешних условий в определении количественной стороны полиэмбрионии.

Изучение качественной характеристики семян кедр сибирского показывает, что в случае максимальной зрелости семян не все из них оказываются жизнеспособными. Степень зрелости и пригодности семян к посеву определяется также уровнем развития зародышей (табл. 2).

У деревьев исследуемых южных популяций кедр сибирского преобладают семена с более крупными зародышами (табл. 2). Средний процент семян без зародыша у этих деревьев невелик в пределах 5–9%, что говорит о нормальном развитии семян деревьев данных популяций. У деревьев северных происхождений (Туруханский лесхоз) увеличивается доля семян с зародышами, занимающими 0,3–0,7 и 0,1–0,2 длины эмбрионального канала (табл. 2).

Для всех типов кедровников характерна изменчивость отдельных показателей качества семян кедр сибирского, как территориальная, так и урожая разных лет. Известно, что высокие показатели семян имеют кедровники крупно-травной и папоротниковой групп типа леса низкогорного пояса, а семена среднегорного пояса и субальпийского имеют низкую всхожесть семян [5]. В изученных нами кедровниках зеленомошном на высоте 1350–1450 м над уровнем моря (араданская популяция) и горно-таежном-черневом на высоте 1200–1300 м над уровнем моря (абазинская популяция) имеются особи с высокими показателями качества семян.

Заключение

Как показали наши исследования, качества семян разных популяций кедровых сосен, по величине зародыша можно судить о месте произрастания семян. Деревья кедр сибирского из сравнительно теплообеспеченных мест имеют семена с развитым крупным зародышем, занимающим более 2/3 эмбрио-

нального каналу. Дерев'я кедр сибирського, що виростає в холодних умовах, мають насіння з зародком, що займає 2/3 ембріонального каналу.

В наших дослідженнях у дерев'ях північних популяцій кедр сибирського (Туруханський лісхоз) відзначено підвищене число насіння з поліембріонами.

Робота виконана при частковій підтримці інтеграційного проекту №53.

Література

1. Семена древесных пород // Методи рентгенографічного аналізу.— М.: Гослісхоз СРСР, 1988.— 22 с.

2. *Ирошников А.И.* Поліморфізм популяцій кедр сибирського / *Ирошников А.И.* // *Изменчивость древесных растений Сибири.*— Красноярск, 1974.— С. 73–103.

3. *Земляной А.И.* Особливості формування насіння кедр сибирського на Алтає / *Земляной А.И.* // *Изв. СО АН СРСР. Сер. біол. Вып. 1, 1971.*— С. 38–43.

4. *Некрасова Т.П.* Біологічні основи семенування кедр сибирського / *Некрасова Т.П.*— Новосибірськ: Наука, 1972.— 273 с.

5. *Шимак М.* Поліембріональні насіння в Арктичних областях / *Шимак М.* // *Половая репродукция хвойных.*— Новосибірськ: Наука, 1973.— С. 83–93.

Резюме

Вивчено якість насіння кедр сибирського на півдні та на північній межі вирощування. Показано відмінності за життєспроможності, поліембріонності та розміру зародка насіння досліджуваних популяцій.

The quality of seeds of Siberian stone pine in the south and the northern limit of growth. The difference on the viability, poliembrionii and size of the seeds studied populations are showed.

ЛАЗАРЕНКО Л.М., БЕЗРУКОВ В.Ф

Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Україна 01033, м. Київ, вул. Володимирська, 64; lml@univ.kiev.ua

ВПЛИВ ТЕМПЕРАТУРИ ЗБЕРІГАННЯ НАСІННЯ НА УТВОРЕННЯ ХРОМОСОМНИХ АБЕРАЦІЙ В МЕРИСТЕМНИХ КЛІТИНАХ ПРОРОСТКІВ БАТУНА

Відомо, що низька температура сприяє збереженню життєздатності насіння. Так, насіння рослин, яке при звичайній температурі втрачає схожість протягом 2–4 років, при 4 °С зберігає схожість тривалий час [1]. Зберігання насіння батун (*Allium fistulosum* L.) в холодильнику не лише сприяє збереженню життєздатності насіння, але й гальмує розвиток хромосомної нестабільності: в наших дослідженнях схожість насіння, частота аберацій анафаз (ЧАА) та інші цитогенетичні показники через 6 років зберігання при

пониженій температурі залишались на рівні молодого насіння, в той час як у контрольному насінні (зберігалось в лабораторних умовах) ЧАА зросла від 2% у молодому насінні до 70–80% [2]. На трьох партіях насіння батунна тієї ж популяції рослин, але інших років урожаю, було показано, що ЧАА у насінні, що зберігалось в холодильнику, до кінця експерименту (63–65 місяців зберігання контрольного насіння) залишалась на рівні, що відповідав віку насіння (терміну зберігання) на момент розміщення його в холодильник [3]. В інших роботах показано, що вікова динаміка ХН у насінні батунна залежить не лише від рівня забруднення середовища [4], але й від сумарного впливу кліматичних та метеорологічних факторів [5], що досить чітко проявилось у різниці швидкості наростання частоти аберантних анафаз (коефіцієнт регресії $b_{\text{ЧАА}}$).

Метою даної роботи є аналіз залежності впливу температури зберігання насіння на утворення хромосомних аберацій в клітинах кореневої меристеми проростків батунна (*Allium fistulosum* L.) від спонтанної швидкості вікових змін ЧАА та від віку насіння на момент закладки в холодильник (початок впливу низької температури).

Матеріали та методи

В роботі використовували насіння *A. fistulosum* L., сорту “Майський”, п’яти партій: 1997, 1998, 1999, 2000 та 2001 років урожаю. Насіння всіх партій генетично однорідне, збирали на одній і тій же ділянці з однієї і тієї ж популяції, створеної в 1992 році. У серпні 2001 року (через 1 місяць після збору врожаю останньої, 2001 року, партії) деяку частину насіння кожної з перерахованих вище партій помістили в холодильник, де температура, згідно періодичним вимірюванням, коливалась від 4 до 9 °С. Вік досліджуваного насіння (термін зберігання) на час закладки в холодильник становив відповідно 49 міс, 37 міс, 25 міс, 13 міс та 1 місяць. Контрольне насіння зберігали в лабораторних умовах. Температура в лабораторії коливалась в межах від 14 до 29 °С — залежно від пори року.

Насіння періодично пророщували в дистильованій воді в термостаті з температурою $24 \pm 1,5$ °С. Фіксацію матеріалу, приготування та аналіз препаратів анафазним методом проводили згідно стандартних, дещо модифікованих нами методик [6].

В роботі наводяться результати аналізу частоти аберантних анафаз (ЧАА — частка анафаз з абераціями хромосом від загальної кількості проаналізованих) в корінцях проростків батунна, залежно від температури зберігання насіння.

Статистичну обробку даних проводили стандартним чином [7].

Результати та обговорення

В таблиці приводяться дані багаторічних досліджень динаміки ЧАА у насінні батунна різних партій, що зберігалось в різних температурних умовах, починаючи з початку експозиції насіння в холодильнику.

В таблиці також наводяться дані про ЧАА у насінні лабораторного зберігання, яка мала місце до розміщення насіння в холодильник. На початок

Таблиця

Вплив температури зберігання насіння на утворення аберацій хромосом в клітинах кореневої меристеми батуня

Партія насіння	Вік насіння (міс)*	Умови зберігання насіння			
		Лабораторія		Холодильник	
		Вивчено анафаз всього (абераційних)	ЧАА, %	Вивчено анафаз всього (абераційних)	ЧАА, %
насіння урожаю 1997 року	41	297 (72)	24,2±2,5	-	-
	49	252 (90)	35,7±3,0	-	-
	51	108 (36)	34,3±4,6	-	-
	54	460 (243)	52,7±2,3	-	-
	62	234 (153)	65,4±3,1	443(151)	34,1±2,3
	64	231 (175)	75,8±2,8	206(74)	35,9±3,3
	66	115 (52)	45,2±4,6	-	-
	74	213 (171)	80,3±2,7	151(66)	43,7±4,0
	75	177 (128)	72,3±3,4	-	-
	77	-	-	327(143)	43,7±2,8
насіння урожаю 1998 року	29	471(142)	30,1±2,1	-	-
	37	404(110)	27,2±1,8	-	-
	39	351(147)	41,9±2,6	-	-
	42	349(145)	41,6±2,6	429(86)	20,0±1,9
	50	504(197)	39,1±2,2	350(68)	12,4±1,4
	54	229(123)	53,7±3,3	-	-
	56	374(220)	58,8±2,5	501(127)	25,3±1,9
	62	262(174)	66,4±2,9	535(124)	23,2±1,8
	65	476(356)	74,8±2,0	-	-
	66	230(150)	65,2±3,1	608(211)	34,7±1,9
насіння урожаю 1999 року	23	327(26)	8,0±1,5	-	-
	25	388(64)	16,5±1,9	-	-
	30	1151(262)	22,7±1,2	4112(67)	16,5±1,8
	38	295(139)	47,1±2,9	399(64)	16,0±1,8
	44	431(268)	62,2±2,3	699(164)	23,5±1,6
	53	551(320)	58,1±2,1	-	-
	56	342(198)	57,9±2,7	-	-
	76	-	-	752(171)	22,7±1,5
насіння урожаю 2000 року	6	299(6)	2,0±0,8	-	-
	13	325(17)	5,2±1,2	-	-
	15	317(23)	7,3±1,4	-	-
	18	418(22)	5,3±1,1	441(9)	2,0±0,7
	26	683(129)	18,9±1,5	515(25)	4,9±1,0
	32	615(138)	22,4±1,7	548(21)	3,8±0,8
	44	342(119)	34,8±2,6	-	-
	65	170(113)	66,5±3,6	443(40)	9,0±1,3

Примітки: (*) — термін зберігання насіння; жирним шрифтом виділено дані на момент розміщення насіння в холодильник; (-) — відсутність даних.

Партія насіння	Вік насіння (міс)*	Умови зберігання насіння			
		Лабораторія		Холодильник	
		Вивчено анафаз всього (аберантних)	ЧАА, %	Вивчено анафаз всього (аберантних)	ЧАА, %
насіння урожаю 2001 року	1	501(12)	2,4±0,6	-	-
	3	533(12)	2,3±0,6	356(14)	3,9±1,0
	6	456(13)	2,9±0,8	477(10)	2,1±0,6
	14	459(48)	10,5±1,4	473(13)	2,8±0,8
	20	440(40)	9,1±1,4	541(25)	4,6±0,9
	28	603(87)	14,4±1,4	-	-
	29	610(123)	20,2±1,6	482(20)	4,1±0,9
	32	419(35)	8,4±1,3	-	-
	53	171(46)	26,9±3,4	606(33)	5,4±0,9

експерименту (час розміщення насіння в холодильник) частота аберантних анафаз в кореневій меристемі проростків батуну становила 2,4%, 5,2%, 16,2%, 27,2% та 35,7% відповідно для насіння 2001, 2000, 1999, 1998 та 1997 років урожаю (в таблиці ці дані виділені жирним шрифтом). Надалі розвиток хромосомної нестабільності в різних партіях насіння лабораторного зберігання відбувається з різною швидкістю і на час остаточної втрати життєздатності ЧАА досягає різних значень: 26,9%, 66,5%, 57,9%, 65,2% та 72,3% відповідно для партій насіння 2001, 2000, 1999, 1998 та 1997 років урожаю (табл.). Середня швидкість спонтанних вікових змін ЧАА протягом позитивного зберігання у насінні батуну відповідних партій дорівнювала 0,44%, 1,01%, 1,20%, 1,09% та 1,02% за місяць (про що свідчив коефіцієнт регресії b ЧАА за віком насіння). Як видно, найменш мутабільною була партія насіння 2001 року урожаю ($b_{\text{ЧАА}}=0,44$), а найбільш мутабільною — партія насіння 1997 року урожаю ($b_{\text{ЧАА}}=1,20$).

Частота аберантних анафаз в меристемі проростків з насіння, що зберігалось в холодильнику, як видно з таблиці, також наростає. Проте, швидкість наростання ЧАА значно нижча для всіх досліджуваних партій насіння (коефіцієнт регресії $b_{\text{ЧАА}}$ дорівнював 0,05, 0,14, 0,18, 0,61 та 0,69 відповідно для партій насіння 2001, 2000, 1999, 1998 та 1997 років урожаю): вона тим нижча, чим раніше після збору урожаю насіння було поміщене до холодильника. Загалом, не важко помітити, що хромосомна нестабільність за частотою аберантних анафаз у насінні батуну при зберіганні за температури 4–9 °C залишається практично на вихідному рівні.

Коливальний характер спонтанної вікової динаміки ЧАА, як одна з характеристик хромосомної нестабільності, пов'язаної з віком насіння, зберігається і за умов низької температури, хоча й не так виражено (табл.). Причому, чим вищі значення ЧАА, тим амплітуда коливань більша, що також має місце при спонтанному розвитку хромосомної нестабільності у насінні батуну [2]. Генопротекторний вплив низької температури підкреслює роль мутагенних продуктів метаболізму у розвитку ХН при старінні насіння: чим нижча швид-

кість метаболічних перетворень, тим менша концентрація так званих ауто-мутагенів, а отже і ймовірність мутаційних та передмутаційних змін.

Висновки

Таким чином, зберігання насіння в умовах низької температури гальмує розвиток хромосомної нестабільності в клітинах кореневої меристеми проростків батуну незалежно від швидкості спонтанних вікових змін ЧАА за звичайних, лабораторних умов. Генопротекторний ефект низької температури зберігання тим вищий, чим раніше (після збору) насіння було поміщене в холодильник.

Література

1. Бартон Л. Хранение семян и их долговечность. М.: “Колос”, 1964, 240 с.
2. Лазаренко Л.М., Безруков В.Ф. Динамика хромосомной нестабильности батуну (*Allium fistulosum* L.): Влияние температуры хранения семян // Цитология и генетика 2008.— №5.— С. 54–60.
3. Lazarenko L.M., Bezrukov V.F.. Age related dynamics of chromosomal instability of welsh onion (*Allium fistulosum* L.) and its modification by temperature of storing // XX International Congress of genetics. July 12–17, 2008, Berlin, Germany. Abstract book.— P. 67.
4. Bezrukov V.F., Lazarenko L.M. Environmental impact on age-related dynamics of karyotypical instability in plants // Mutation Research, 2002, October, Vol. 520/1–2.— P. 113–118.
5. Лазаренко Л.М., Безруков В.Ф. Динаміка хромосомної нестабільності в насінні батуну (*Allium fistulosum* L.) різних років репродукції // Вісник Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника. Серія Біологія.— Івано-Франківськ: Гостинець. 2007.— Вип. VII–VIII.— С. 265–267.
6. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: “Агропромиздат”, 1988.— 271 с.
7. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990.— 349 с.

Резюме

Досліджували залежність впливу температури зберігання насіння на утворення хромосомних аберацій в клітинах кореневої меристеми проростків батуну (*Allium fistulosum* L.) від швидкості вікових змін ЧАА та від віку насіння на момент закладки в холодильник (початок впливу низької температури). Незалежно від швидкості спонтанних вікових змін ЧАА, низька температура зберігання насіння сприяє стабільності хромосом в меристемних клітинах проростків. Генопротекторний ефект низької температури зберігання тим вищий, чим раніше (після збору) насіння було поміщене в холодильник.

Исследовали влияние зависимости температуры хранения семян на образование хромосомных aberrаций в меристемных клетках проростков батуну от скорости возрастных изменений ЧАА и возраста семян на момент помещения в холодильник. Независимо от скорости спонтанных возрастных изменений ЧАА, пониженная температура хранения семян способствует стабильности хромосом в клетках корневой меристемы проростков. Генопротекторный эффект низкой температуры хранения тем выше, чем раньше (после уборки) семена помещены в холодильник.

We investigated the influence of seeds storage temperature effects on the formation of chromosome aberrations in meristem cells of Welsh onion (*Allium fistulosum* L.)

seedlings depending on the rate of age-related changes of frequency of chromosome aberrations (FCA) and the seed storage time at the moment of their placement to refrigerator. The low temperature storage of seeds contributes to the stability of chromosomes in the cells of the root meristem of seedlings regardless of the rate of spontaneous age-related changes FCA. The more early (after harvest) seeds are placed to the refrigerator, the higher gene-protective effect of low temperature storage may be obtained.

ЛЯЛЬКО І.І. ДУБРОВНА О.В.

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України

Україна, 03022, Київ, вул. Васильківська, 31/17, e-mail: dubrovny@ukr.net

ВПЛИВ БЕТАСТИМУЛІНУ ТА АКВАРИНУ НА ЯКІСТЬ НАСІННЯ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ

Впровадження сучасних технологій вирощування цукрових буряків потребує використання високоякісного насіння, від якого залежить продуктивність даної культури. Значна увага при цьому приділяється енергії проростання та схожості, оскільки саме ці показники і обумовлюють якість насіння. В той же час бурякам притаманний порівняно низький рівень прояву даних ознак, що пояснюється нерівномірним розвитком насінників в популяціях і неодночасним дозріванням клубочків. Тому важливе значення для формування високоякісного насіння має синхронність розвитку та цвітіння квітконосів.

Певний вплив на схожість насіння мають розмір та маса плодів. Плодики буряків невеликі за розмірами і характеризуються низьким запасом елементів живлення. Насіннева оболонка клубочків містить фенольні сполуки та абсцизову кислоту, які певною мірою гальмують проростання, порушуючи клітинний метаболізм. Проте слід відмітити, що серед цих сполук є стимулятори коренеутворення і крім того вони виконують захисну функцію, перешкоджаючи розвитку патогенної флори [2]. Для підвищення посівних якостей використовують різні прийоми передпосівної обробки насіння, що в подальшому має позитивний вплив на ріст і розвиток рослин [1, 5, 7].

На сучасному етапі для активації метаболічних процесів з метою підвищення продуктивності буряків проводять обробку насіння або рослин на різних фазах вегетації біологічно-активними речовинами, в тому числі регуляторами росту. Фізіологічно-активні речовини відіграють суттєву роль в регуляції росту та розвитку як вегетативних, так і генеративних органів рослин, здійснюючи цю регуляцію шляхом активації тих чи інших ферментів. Особливу увагу приділяють препаратам, отриманим шляхом мікробіологічного синтезу, або вилученим з рослинної сировини, що дозволяє забезпечувати екологічну безпеку виробництва. Метою нашої роботи було вивчення впливу регулятора росту бетастимуліну та комплексного мінерального добрива акварину №5 на якість насіння цукрових буряків.

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень було оброблене та необроблене насіння сорту цукрових буряків Індустріальний та соматоклональних ліній 1-КС і 2-КС з комплексною стійкістю до сольового стресу та низьких позитивних температур, отриманих біотехнологічним шляхом на рослинах цього ж сорту. Розмноження даних ліній проводили на ізольованих польових ділянках з одночасним контролем та добором за генетично обумовленою ознакою обмеженого росту пагонів. Наявність даної ознаки забезпечує одночасність цвітіння і дозрівання, завдяки чому утворюються більш великі клубочки, в яких нагромаджується більше запасних речовин.

Для обробки насіння та рослин буряків використовували регулятор росту бетастимулін в суміші з комплексним мінеральним добривом із збалансованим набором мікро- і макроелементів Акварин №5. Бетасимулін це препарат, похідний від емістиму, продуцентом якого є ендомікоризний гриб *Cylindrocarpon magnusianum*.

Насіння протягом доби замочували в розчині бетастимуліну в концентрації 75 мкл/л з додаванням 1,5% акварину та висушували повітряно-сухим способом. Контрольні варіанти обробляли дистильованою водою. Дані концентрації речовин та час експозиції були визначені в наших попередніх дослідженнях. Оброблене насіння пророщували в термостаті при температурі 27 °С на змоченому водою фільтрувальному папері по 100 штук на кювету у трьохкратній повторності. На 4-й та 7-й день визначали енергію проростання і схожість, а також довжину і вагу первинних корінців. На кожний варіант виміряли по 25 корінців. Масу 1000 плодів, енергію проростання і схожість визначали за стандартними методиками.

В польових умовах проводили обприскування рослин першого року вегетації таким же розчином біостимуляторів на стадії 3–4 пар справжнього листя та повторно у фазі розвинутої розетки, насінників — на початку стеблуння та у фазі бутонізації. Протягом періоду вегетації проводили фенологічні спостереження за морфологічними ознаками рослин. Результати обробляли статистично [4].

Результати і обговорення

Аналіз посівних якостей насіння контрольних варіантів показав, що у вихідного сорту і лінійних матеріалів енергія проростання і схожість знаходилися практично на одному рівні. Енергія проростання обробленого насіння сорту Індустріальний, дещо підвищилася, але достовірно не відрізнялася від контролю. В той же час у лінійних матеріалів цей показник збільшився на 8,6 та 8,9%. У всіх варіантах дослідження спостерігалася тенденція до підвищення схожості насіння, проте різниця між контрольними і дослідними варіантами була недостатньою (табл. 1).

За показниками росту та маси корінців показано достовірне перевищення дослідних варіантів над контрольними (табл. 2, 3). Це може свідчити, що обробка даними препаратами призводить до підвищення рівня клітинного метаболізму та активації клітинного поділу.

Таблиця 1

Вплив БАР на енергію проростання та схожість насіння цукрових буряків

Матеріал	Варіант досліджу	Енергія проростання, %	% до контролю	Схожість, %	% до контролю
Сорт. Індустріальний	Контроль	52,1 ± 2,9		77,8 ± 2,3	
	Обробка	56,3 ± 2,9	+4,2	82,1 ± 2,2	+4,3
Лінія 1-КС	Контроль	51,8 ± 2,8		80,4 ± 2,1	
	Обробка	60,7 ± 2,7	+8,9	84,3 ± 2,1	+3,9
Лінія 2-КС	Контроль	51,2 ± 2,9		74,9 ± 2,4	
	Обробка	59,8 ± 2,4	+8,6	81,6 ± 2,2	+6,7

Примітка: В таблиці приведені середні дані за трьома повторностями.

Таблиця 2

Вплив БАР на ростові процеси проростків цукрових буряків

Матеріал	Варіант досліджу	Довжина корінців, см на 4 добу	% до контролю	Довжина корінців, см на 7 добу	% до контролю
Сорт Індустріальний	Контроль	67,2 ± 2,8		89,4 ± 2,1*	
	Обробка	70,6 ± 2,2	+3,4	98,9 ± 1,9	+9,5
Лінія 1-КС	Контроль	72,1 ± 2,1*		96,5 ± 2,0*	
	Обробка	83,3 ± 2,2	+11,2	119,7 ± 1,7	+23,3
Лінія 2-КС	Контроль	69,9 ± 2,7*		83,9 ± 2,1*	
	Обробка	80,4 ± 2,1	+10,5	102,4 ± 1,8	+18,5

Примітка: В таблиці приведені середні дані за трьома повторностями.

*Різниця між контролем та дослідом достовірна при P=0,95

Таблиця 3

Вплив БАР на вагу проростків цукрових буряків

Матеріал	Варіант досліджу	Вага корінців, гр. на 4 добу	% до контролю	Вага корінців, гр. на 7 добу	% до контролю
Сорт. Індустріальний	Контроль	2,1 ± 0,3		2,33 ± 0,4	
	Обробка	2,2 ± 0,2	+5,3	2,56 ± 0,3	+9,9
Лінія 1-КС	Контроль	0,99 ± 0,4*		1,20 ± 0,1*	
	Обробка	1,33 ± 0,3	+34,3	1,74 ± 0,3	+45,0
Лінія 2-КС	Контроль	1,58 ± 0,2*		2,35 ± 0,2*	
	Обробка	1,82 ± 0,1	+15,2	2,81 ± 0,2	+19,6

Примітка: В таблиці приведені середні дані за трьома повторностями.

*Різниця між контролем та дослідом достовірна при P=0,95.

Фенологічні спостереження за розвитком висадків показали, що контрольні та дослідні рослини характеризувалися обмеженим ростом квітконосів, завдяки чому були практично ідентичними за фізіологічним розвитком, початком цвітіння, строками дозрівання насіння. Аналіз за пилюкотворюючою здатністю та життєздатністю пилюки показав, що всі насінники характеризуються вивпненими гарячо-жовтими пиляками, які легко розтріскуються і мають нормальний фертильний пилок. Мікроскопічні дослідження підтвердили, що практично всі пилюкові зерна триядерні із сформованою оболонкою і порами проростання. Дозрілі клубочки досить вирівняні і відносилися головним чином до основної посівної фракції 3,5–4,5 мм, незначну частку складало насіння дрібної або великої фракції — 3,0–3,5 мм та 5,0–5,5 мм відповідно.

Визначення маси 1000 плодів показало, що в контрольних і дослідних варіантах цей показник був практично однаковим і складав 1,79–1,81 гр., що, на нашу думку, обумовлюється практично однаковими розмірами клубочків.

При визначенні динаміки проростання за сівби насінням, зібраним з насінників, листкова поверхня яких та квітконосні пагони були оброблені бетастимуліном та акварином, встановлено, що енергія проростання та схожість були значно вищими ніж в контрольних варіантах (табл. 4).

Після визначення схожості аналізували насіння, що не проросло. Клубочків з нормально розвинутим зародком серед непророслих насінин не відмічено. З'ясовано, що більшість таких клубочків не мали зародка, або він був фізіологічно незрілим.

Рівень життєдіяльності насіння обумовлений наявністю запасних речовин в ньому. Особливо важливу роль відіграють запасні речовини на початкових етапах онтогенезу, забезпечуючи живлення проростків в гетеротрофний період їх розвитку. Серед таких запасних речовин важливу роль

Таблиця 4

Енергія проростання та схожість насіння цукрових буряків за обробки насінників біологічно-активними речовинами

Матеріал	Варіант досліджу	Маса 1000 плодів, гр	Енергія проростання, %	% до контролю	Схожість, %	% до контролю
Сорт Індустріальний	Контроль	19,5 ± 1,2	53,7 ± 2,6		79,1 ± 2,4	
	Обробка	20,3 ± 1,1	61,4 ± 2,6	+7,7	88,3 ± 1,9	+9,2
Лінія 1-КС	Контроль	18,1 ± 1,3*	54,1 ± 2,4*		82,4 ± 2,7*	
	Обробка	19,3 ± 1,4	64,9 ± 2,7	+10,8	92,1 ± 1,6	+9,7
Лінія 2-КС	Контроль	17,8 ± 1,2*	50,8 ± 2,7*		78,1 ± 2,7*	
	Обробка	18,9 ± 1,2	62,1 ± 2,6	+11,3	91,4 ± 1,7	+12,3

Примітка: В таблиці приведені середні дані за трьома повторностями.

*Різниця між контролем та дослідом достовірна при P=0,95.

відіграють білки, які утворюють після свого розкладу при проростанні пул вільних амінокислот, які використовуються проростком для побудови нових структурних і ферментних білків. Значне підвищення енергії проростання і схожості насіння за обробки буряків регуляторами росту та елементами живлення також пов'язано із стимуляцією синтезу і метаболізму сахарози в листках та інтенсивності притоку асимілятів із вегетативних органів в репродуктивні [6].

Підвищення продуктивності цукрових буряків за рахунок стимуляції метаболічних та ростових процесів — одна із найважливіших задач рослинництва. В цьому відношенні продуктивним є створення ресурсозберігаючих технологій вирощування сільськогосподарських культур на основі використання нових високоефективних регуляторів росту рослин та елементів живлення. До таких перспективних препаратів відносяться біосинтетичний регулятор росту вітчизняного виробництва — бетастимулін, який активує основні метаболічні процеси, що приводить до збільшення продуктивності коренеплодів, підвищення доброякісності цукросировини. Показано, що сумісна обробка бетастимуліном та Акваріном №5 рослин цукрових буряків протягом онтогенезу покращує посівні якості насіння. Більш ефективною є обробка насінників, ніж насіння.

Висновки

Досліджено вплив регулятору росту бетастимуліну та комплексного мінерального добрива акварину №5 на енергію проростання і схожість насіння цукрових буряків. Показано підвищення посівних якостей насіння за обробки даними препаратами, особливо протягом стадії бутонізації. Дані препарати можуть бути використаними в практичній селекції.

Робота виконана у рамках цільової комплексної програми наукових досліджень НАН України “Біомаса як паливна сировина” (“Біопалива”).

Література

1. *Балан В.Н.* Разнокачественность семян // Сахарная свекла.— 2000.— №1.— С. 15–17.
2. *Гонтаренко С.М., Гізбуллін Н.Г.* Підвищення продуктивності цукрових буряків при використанні для обробки насіння регуляторів росту, що містять комплекс амінокислот // Збірник наукових праць ІЦБ.— Вип.5.— Київ.— 2003.— С. 119–126.
3. *Захаров Л.Н.* Влияние различных способов предпосевной обработки семян на посевные качества и урожайность сахарной свеклы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05/ ТСХА.— М., 1985.— 20 с.
4. *Рокицкий П.Ф.* Введение в статистическую генетику.— Минск: Высшая школа, 1974.— 447 с.
5. *Файдюк В.В.* Прийоми формування високоякісного гібридного насіння цукрових буряків // Зб. наук. праць ІЦБ.— К.— 2005.— С. 347–352.
6. *Сакало В.Д.* Регуляция метаболизма сахарозы у свеклы и других культур // Киев: Логос. 2006.— 245 с.
7. *Юхновський О.І.* Формування врожаю та якості насіння цукрових буряків залежно від прийомів вирощування компонентів ЧС-гібридів: Автореф. дис. ... к.с/г наук 06.01.14 ІЦБ УААН.— Киев, 2004.— 18 с.

Резюме

Вивчено сумісний вплив препаратів “Бетастимулін” та “Акварин №5” на енергію проростання та схожість насіння цукрових буряків. Експериментально доведено, що обробка фізіологічно активними речовинами сприяє покращанню селекційних якостей даної культури.

Исследовано совместное влияние препаратов “Бетастимулин” и “Акварин №5” на энергию прорастания и всхожесть семян сахарной свеклы. Экспериментально доказано, что обработка физиологически активными веществами способствует улучшению селекционных качеств данной культуры.

Joint influence of preparations “Betastimulin” and “Acvamarin №5” on energy of germination and germinability seeds of a sugar beet is investigated. It is experimentally proved, that processing physiologically active substances improvement of breeding qualities of the given culture.

МАЛЕЦКИЙ С.И.

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

“ВЕТВЛЕНИЕ” СЕМЯПОЧЕК В ЗАВЯЗЯХ ЦВЕТКОВ И РЕПРОДУКЦИЯ СЕМЯН У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS L.*)

В ботанико-эмбриологической литературе дискурс о способах репродукции семян у *Beta vulgaris L.* происходил ранее и происходит сейчас примерно в той же манере, как и для любого другого вида покрытосеменных растений. Разница в дискурсах обычно сводится к тому, что в каждом конкретном случае отмечается специфика в строении морфологических частей и эмбриологических структур, тканей и органов у цветков, плодов и семян, присущих конкретным видам. Этот дискурс обычно затрагивает описание структур тканевого или органного уровней, но не затрагивает уровень клеток.

Мультииндивидуальность строения растений, их способность к неограниченному росту, позволяет выделить два типа детерминации континуальных признаков: а) конечные размеры признака детерминирует само растение (его эпигенотип); б) конечные размеры признака определяют условия среды. К признакам первого типа относят размеры и число частей цветка, размеры семян, плодов и др. К признакам второго типа относят дискретные счетные признаки — число цветов, плодов или семян на растениях и др. [1] и, как будет показано ниже, число семяпочек в завязях цветков.

У *Beta vulgaris L.* на побегах закладываются гермафродитные цветки, из которых после их опыления и оплодотворения формируются семена и плоды. Цветоносные побеги у свеклы при благоприятных условиях обильно ветвятся и формируют большое число цветков, исчисляемое сотнями, тыся-

чами или десятками тысяч на одно растение. Число формируемых в завязях цветков семяпочек всегда выше числа цветков на растении [2]. Формула типичного цветка сахарной свеклы — $P_5A_5G_3$.

“Цветок свеклы пятерного типа, правильный, обоеполый, с простым раздельнолистным чашечковидным околоцветником, остающимся при плодах в соплодиях. Гинецей (совокупность плодолистиков) у свеклы синкарпный, состоит из 3–4-х плодолистиков, сросшихся в один пестик. В пестике отсутствует столбик; поэтому рыльце сидячее — трех-, реже четырехлопастное. ...Завязь одногнездная с **одной** (выделено автором настоящей статьи) двупокровной семяпочкой. Описанное строение цветка свойственно всем культурным и диким формам, принадлежащим к полиморфному виду *B. vulgaris* L. Другие виды Beta, сохраняя тот же пятерный тип строения цветка, различаются, главным образом, в деталях околоцветника” [3, с. 92]. “Каждый цветоносный побег у свеклы представляет собой ось стебля (колоса), на которой располагаются соцветия-“клубочки”. Под соцветием-“клубочком” понимается возникновение нескольких цветков, весьма скученных, в виде одного монолитного головчатого образования в пазухах прицветника. ...Цветки в клубочке свеклы возникают в виде меристематических бугорков в пазухе прицветника. При этом, первый из бугорков является началом первого цветка в клубочке, а возникновение следующих 2-3-х бугорков указывает на образование в клубочке еще 2–3 цветков” (3, с. 90).

Наряду с правильными цветками $P_5A_5G_3$ на растениях исследователи отмечали и наличие “неправильных” цветков, с увеличенным числом андроцейных и гинецейных элементов, которые классифицировали как случайные уродства. К таковым относили и цветки не с одной, а с несколькими семяпочками в завязях. Например, формулу цветков раздельноцветковой (РЦ) линии 742-24-8 записывается как $P_6A_6G_6$ [2]. Встречаемость цветков с измененной морфологией была относительно редкой, так как в 1940–1960 гг. все исследователи работы преимущественно со сростноцветковыми (СЦ) формами свеклы [4, 5]. При анализе же посевных партий одноростковых сортов свеклы стали обнаруживать одиночные плоды, у которых под крышечкой было 2–4 семени. Такие семена ошибочно называли близнецами [6–8]. Особенно часто растения с многосемянными плодами встречались в потомствах инбредных РЦ линий [9, 10]. Доля одиночных плодов с 2–3 или большим числом семян в отдельном плоде варьировала от растения к растению, достигая иногда 73% от числа просмотренных плодов. Наблюдения касались числа семян в плодах, а не числа семяпочек в завязях цветков. Между тем значительное число цветков с несколькими семяпочками в цветках формируют в плодах лишь одно семя [2].

С нашей точки зрения, многосемяпочковые цветки и многосемянные плоды у свеклы скорее обычный, нежели случайный феномен, и связан он, с “ветвлением” эмбриологических структур, протекающих в завязях цветков. “Анализ множественности семяпочек у инбредной РЦ линии 742-24-8 показал, что число семяпочек в завязях почти всегда четное. Если семяпочек

две — их размеры примерно одинаковы, если четыре — одна пара крупнее другой — результат одновременной их закладки. При большем числе семяпочек в завязи цветка, различие во времени их закладки еще большее, что сказывается и на их размерах. Такая парная закладка семяпочек, вероятно, связана с делениями одной ствольной клетки цветочного бугорка. Дробление в примордиях цветков одной ствольной клетки приводит к формированию двух семяпочек, а деление двух клеток — к четырем семяпочкам в одном цветке и т.д. Число пар семяпочек в завязи цветка соответствует числу последовательных митозов этой клетки: одно деление — две семяпочки, два деления — четыре и т.д. [11, с. 291]. Формирование четного числа семяпочек в одном цветке напоминает процесс дихотомического ветвления побегов. Если цветок — это видоизмененный побег, то такие морфогенетические события как ветвление вполне возможны как на тканевом и органном уровнях, так и на клеточном уровне.

Ход развития растений — формирование побегов, закладка в пазухах прилистников цветков и соцветий связано с непрерывным эпигенетическим репрограммированием генома: одни программы в клетках сменяются вторыми, которых сменяют третьи и т.д. В норме в цветках свеклы закладываются по одной семяпочке на завязь [3]. Однако, множественность семяпочек в завязях однолетних растений свеклы (“ветвлении” семяпочек) довольно обычное явление и вполне аналогично процессам ветвления побегов, закладке цветков и соцветий на побегах.

Изменить порядок морфогенеза (в частности, ветвления) у свеклы удается путем различных экспериментальных воздействий: а) отбор растений с одиночными цветками (РЦ фенотипы); б) гомозиготизация генома (репродукция растений путем инбридинга); в) получение семян в беспыльцевом режиме (апозиготическая репродукция семян).

Согласно ботанической классификации *Beta vulgaris* L.— это перекрестноопыляющееся растение, которому свойственно открытое цветение, легучесть и обилие пыльцы, разносимой ветром и насекомыми. Цветение свеклы начинается с раздвигания листочков околоцветника и раскрытия цветка. Длительность цветения отдельного цветка определяется сроком жизнедеятельности рыльца, который колеблется от 3 до 6 суток (в зависимости от условий цветения), после чего лопасти рыльца подсыхают, и восприимчивость рыльца пестика к пыльце исчезает. Попадание новых порций пыльцы на дегенерировавшие рыльца пестиков не позволяет им прорасти и сформировать пыльцевые трубки. В свою очередь, в неоплодотворенных зародышевых мешках начинаются дегенерационные процессы, ведущие в конечном итоге к гибели исходной семяпочки.

Исходя из вышесказанного, можно было бы ожидать, что если процессы дегенерации затрагивают не единственный цветок, а цветки на всем растении, то утрата центров аттракции (цветков) должно вести к гибели и растения в целом. Однако при беспыльцевом режиме семенной репродукции, хотя и наблюдается дегенерация тканей рыльца пестиков в массовом масштабе,

но эти события обычно не отражаются на общей жизнеспособности растений. Правда, у таких растений заметно удлиняется сроки семягеза и плодоношения, так как партенокарпические плоды и агамоспермные семена развиваются партеногенетически из дополнительных семяпочек.

Если в норме (зиготический тип получения семян) от распускания цветков до созревания семян проходит примерно 35–45 суток, то при апозиготическом способе репродукции семян этот срок увеличивается на 2–3 недели и составляет в среднем 50–60 суток (условия г. Новосибирска). Увеличение срока плодоношения связано с тем, что для формирования апозиготических семян необходимо дополнительное время для возникновения и полноценного развития новых семяпочек (процесс “ветвления” семяпочек в тканях цветков показан на рисунке). Во вновь сформированных семяпочках представлены нормально развитые зародышевые мешки, клетки которых и дают начало апозиготическим семенам.

Уровень семенной продуктивности у растений, репродуцируемых в беспыльцевом режиме, достаточно высок и часто оказывается вполне сопоставимым с уровнем семенной продуктивности растений свеклы, репродуцирующих семена путем перекрестного оплодотворения [12]. Этот уровень в сильной степени определяется условиями произрастания растений [13, настоящее издание]. Как показывают многолетние наблюдения, большая часть плодов, возникших апозиготически, являются диплоидами (дигаплоидами), а меньшая часть гаплоидами (до 10%) [14]. В дигаплоидных семенах наблюдается сегрегация по маркерным локусам, что свидетельствует о том, что клетки зародышевых мешков в дополнительных семяпочках, развились из мегаспор, которые претерпели мейотические деления [15].

Благодарности. Настоящая работа выполнена при поддержке Интеграционного гранта СО РАН №99 и гранта РФФИ 10-04-00697.

Литература

1. *Малецкий С.И.* Слитное наследование (новая парадигма) // Эпигенетика растений. Новосибирск, ИЦиГ СО РАН, 2005. — С. 113–143.
2. *Малецкая Е.И.* Анатомия и морфология цветков, плодов и соплодий свеклы. // Одноростковость свеклы (эмбриология, генетика, селекция). Новосибирск, Наука. Сиб. Отделение, 1988. — С. 12–78.

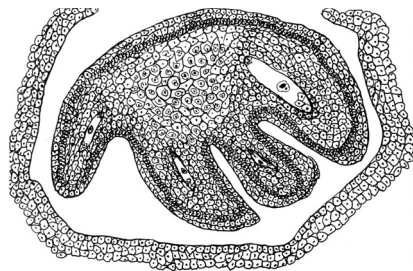


Рис. Ветвление семяпочки в завязи цветка у сахарной свеклы

3. Табенцкий А.А. Анатомия сахарной свёклы // Свекловодство. Биология, генетика и селекция сахарной свеклы. Киев, Госсельхозиздат, 1940. Т.1.— С. 89–169.
4. Харечко-Савицкая Е.И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы. // Свекловодство. Биология, генетика и селекция сахарной свеклы. Киев: Госсельхозиздат, 1940. Т.1.— С. 453–550.
5. Зайковская Н.Э. Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы // Биология и селекция сахарной свеклы. М., Колос, 1968.— С. 137–206.
6. Fischer H.E. Untersuchungen an Zwillingen von *Beta vulgaris* L. // Der Züchter, 1956. Bd.26. H.4/5.— S. 136–152.
7. Жигайло М.И. Особенности цветения и формирования семян односемянной сахарной свеклы // Односемянная сахарная свекла. М., МСХ СССР, 1960.— С. 111–115.
8. Мусиенко А.А. Что нужно знать о семенах свеклы. // Сахарная свекла, 1963. №1.— С. 31–34.
9. Nemazi J., Nielson K. Occurance of double ovules in sugar beets // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. 1967. V.14. №5.— P. 389–399.
10. Savitsky V.F., Savitsky H.I. Weight of fruits in self-fertile, male-sterile and self-sterile diploid, tetraploid monogerm *Beta vulgaris* L. // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol., 1965. V.13.— P. 621–644.
11. Малецкая Е.И. Многосемяпочковость цветков и многоростковость посевных единиц у сахарной свеклы // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика, селекция. Новосибирск, Сова, 2010.— С. 290–301.
12. Юданова С.С., Малецкая Е.И. Связь эпигеномной изменчивости с семенной продуктивностью при апозиготическом способе размножения сахарной свеклы // Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології. Київ.— Логос, 2007.— Т.2.— С. 221–225.
13. Позняк С.И., Юданова С.С., Малецкая Е.И. Апозиготическая репродукция семян у сахарной свеклы в двух экологических зонах // Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології. Київ — Логос, 2010 (настоящее издание).
14. Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И. Гаплоидия в апозиготических семенных потомствах сахарной свеклы *Beta vulgaris* L. // Доклады АН, 2009. Т.426. №5.— С. 710–713.
15. Малецкий С.И. Экспериментальный анализ сцепленного и несцепленного наследования генов в дигаплоидных потомствах сахарной свеклы // Биномиальные распределения в генетических исследованиях. Новосибир., ИЦиГ СО РАН, 2000.— С. 42–46.

Резюме

Изложено представление о множественности (“ветвлении”) семяпочек в цветках сахарной свеклы. Это свойство цветков свекловичного растения можно наблюдать у многих раздельноцветковых растений: формируются одиночные плоды с несколькими семенами в плоде. У растений, репродуцируемых в беспыльцевом режиме, происходит утрата чувствительности и жизнеспособности рыльца пестика, что ведет к отмиранию первичной семяпочки. Из дополнительных семяпочек развивается новое поколение семян (апозиготический способ репродукции семян).

The presentation about multiplicity ovules (process of “ovules branching”) in flowers of sugar beet plants was posed. This feature is observed in an unianthy plants (with solitary flowers): solitary fruits form some seeds in it. A cultivation of the sugar beet plants without pollen (pol-lenless regime) result in a loss of stigma pistils viability that by-turn bring to basic ovule atro-phy. A new progeny can develop from the additional ovules (apozygotic seed reproduction).

МАХНО Ю.А.¹, ПОЛЯКОВА И.А., ЛЯХ В.А.

*¹Институт масличных культур Украинской академии аграрных наук
Украина, 7041, Запорожье, пос. Солнечный, ул. Весенняя, 1,*

e-mail: makhnjulija@rambler.ru

*Запорожский национальный университет Украина, Запорожье,
ул. Жуковского, 66*

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА ЗАПАСНЫХ БЕЛКОВ СЕМЯН ЛЬНА МАСЛИЧНОГО МЕТОДОМ ЭЛЕКТРОФОРЕЗА

Одним из важнейших путей получения информации о генотипе растений является исследование полиморфизма белков. Для характеристики сортов все чаще применяют электрофоретический анализ различных фракций белков семян. Это дает возможность по спектру компонентов полиморфного белка различать генотипы и идентифицировать сорта, биотипы и линии [2].

Изучение запасных белков льна проводилось в разных научных центрах [1, 3, 4]. Кутузовой С.Н. [1] удалось выделить и электрофоретически разделить в диссоциирующих условиях запасные белки из семян льна. При этом были получены три зоны компонентов. С помощью стандартных наборов метчиков молекулярных масс был установлен вес и подвижность компонентов, которые во II и III зоне соответствовали кислым и основным легиминоподобным белкам. Компоненты, оставшиеся в I зоне, принадлежали белкам не глобулиновой, а альбуминовой природы. Недостатком данного метода является невозможность его использования для идентификации коммерческих сортов из-за их генетической близости.

Лапина Г.П. [3], изучая электрофоретические спектры суммарного белка разных сортов льна, выделила общую и сортоспецифическую фракцию. Юренкова С.И. и др. в своей работе [4] изучали генетику ряда ферментов. Однако работ по изучению белковых маркеров льна проводилось крайне мало и недостаток информации в данном направлении определил цели нашей работы по изучению гетерогенности отдельных фракций запасных белков семян льна и возможности идентификации сортов льна масличного с помощью электрофореза.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили семена коллекции лаборатории селекции льна Института масличных культур УААН. Нами была разработана методика для электрофоретического разделения запасных белков льна масличного в кислом полиакриламидном геле концентрацией 11,8% (методика зарегистрирована как полезная модель №27671 от 12.11.2007). Анализу подвергались белки из индивидуальных семян. Электрофорез проводили в одинаковых условиях. Электрофореграммы снимали в трех повторах для каждого варианта опыта. Полученные белковые фракции, обнаруженные на электрофореграммах, характеризовались величиной относительной электрофоретической подвижности (ОЭП), рассчитанной по отношению к по-

движности раствора утяжелителя. Сравнение проводили с сортом-стандартом и между собой.

Результаты и обсуждение

При электрофоретическом разделении запасных белков из семян льна наблюдается распределение пептидов на зоны, обозначенные нами как I, II, III, IV, V в порядке увеличения электрофоретической подвижности. Аналогичная классификация была использована в спектрах вики посевной, где авторы выделили четыре основные по интенсивности зоны компонентов. Выделение отдельных зон полипептидов было использовано и в изучении электрофоретических спектров белков кормовых бобов, где было выделено шесть полипептидных зон [2].

В наших исследованиях отдельные пептиды в зонах мы обозначили как белковые полосы или белковые компоненты. Для записи электрофоретического спектра белка многие авторы используют сквозную нумерацию компонентов (преимущественно от старта). Данная нумерация допускается для белков еще слабо изученных или если распределение компонентов в спектре не отражает их дифференциацию по биохимическим признакам и организации генетического контроля [2]. Для удобства понимания распределения белковых компонентов льна мы также использовали сквозную нумерацию белковых полос в порядке увеличения электрофоретической подвижности компонентов: 1, 2, 3–12.

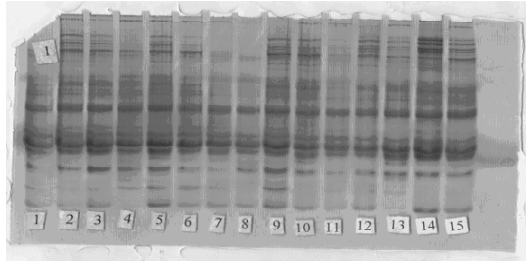
Сравнение полученных электрофоретических спектров запасного белка льна проводили с сортом-стандартом и между собой, как и указано в методике. Вместе с исследуемыми образцами постоянно разгонялся образец сорта-стандарта (Пивденна нич). Его электрофоретический спектр в каждом варианте служил контролем.

Принято считать, что сортовой признак в электрофоретическом спектре — плотность полос, отражающая количество белкового компонента в них [2]. В нашей работе мы также использовали данную особенность интенсивности проявления полос и отмечали их как более интенсивные чертой снизу, и менее — чертой сверху (таблица).

Сравнивая между собой спектры селекционных образцов и сортов разных селекционных центров (рис., табл.), можно отметить, что зоны I, II, III, характерны для всех генотипов. Белковые полосы в данных зонах похожи, они имеют одинаковую подвижность и интенсивность. Вероятно, данная особенность распределения белков в предложенных зонах характерна для рода *Linum*.

Среди сортов разных селекционных центров I зона чаще всего представлена двумя белковыми полосами, изредка одной. Также дополнительная полоса появляется во II зоне, по которой отдельные образцы отличаются друг от друга. Белки в данной зоне окрашены в фиолетово-голубой цвет и идентифицируются нами как зона IIIa.

К вариабельным (изменчивым) участкам можно отнести зоны IV–V. Исследуемый материал по данным зонам характеризовался по их “присут-



- | | | |
|-----------------|-------------|-------------|
| 1. Південна ніч | 7. 20082 | 12. Ручеек |
| 2. Айсберг | 8. 20073 | 13. Байкал |
| 3. Золотистый | 9. Авангард | 14. Славный |
| 4. Орфей | 10. Лирина | 15. Антарес |
| 5. 20034 | 11. Циан | |
| 6. 20098 | | |

Рис. Электрофоретические спектры запасных белков сортов и селекционных образцов льна масличного

Таблица

Компонентный состав сортов и селекционных образцов запасных белков семян льна масличного

Зоны	№ п/п	Пивденна нич	Айсберг	Орфей	Золотистый	Циан	Байкал	20034	20098	20073	20082
I	1	0,21	0,21	0,21	0,21	0,21	0,22	0,21	0,22	0,22	0,22
	2	0,22	0,22	0,22	0,22	0,22	0,23	0,22	0,23	0,23	0,23
Ia	3	-	-	-	-	0,26	-	-	0,26	0,27	0,27
II	4	0,27	0,28	0,27	0,27	0,27	0,28	0,27	0,29	<u>0,29</u>	0,29
	5	<u>0,30</u>	<u>0,30</u>	<u>0,30</u>	<u>0,30</u>	<u>0,30</u>	<u>0,30</u>	<u>0,30</u>	<u>0,30</u>	<u>0,30</u>	<u>0,30</u>
	6	0,32	<u>0,32</u>	0,32	<u>0,33</u>	<u>0,32</u>	<u>0,32</u>	<u>0,32</u>	<u>0,32</u>	<u>0,32</u>	<u>0,32</u>
IIa	7	-	-	-	-	-	<u>0,34</u>	0,34	0,34	0,35	0,35
III	8	<u>0,36</u>	0,36	0,36	<u>0,36</u>	<u>0,36</u>	<u>0,36</u>	0,36;	0,36	-	<u>0,36</u>
	9	-	-	-	-	-	0,37	0,37	0,37	0,37	-
IV	10	0,41	0,41	0,41	-	<u>0,41</u>	0,41	0,41	0,42	-	0,41
	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
V	12	0,46	-	-	<u>0,46</u>	<u>0,46</u>	-	<u>0,46</u>	0,45	0,46	0,47

ствию-отсутствию” в спектрах, подвижности и интенсивности проявления данных белковых компонентов.

В целом по электрофоретическим спектрам исследуемые генотипы различаются, хотя некоторые из них имеют близкие электрофореграммы. Так, при сравнении с сортом — стандартом можно отметить, что сорт Золотистый характеризуется отсутствием IV зоны, а сорта Айсберг и Орфей — V.

Вероятно, данная особенность отражает уровень и характер межсортового полиморфизма.

Принимая во внимание, что сорт Айсберг получен путем экспериментального мутагенеза из сорта Циан, интересно сравнение белковых спектров данных образцов. Как видно из рис., в целом белковые спектры этих генотипов достаточно близки, но наблюдается определенный полиморфизм по V зоне. Кроме того, белковые компоненты в III и IV зоне у сорта Айсберг более интенсивно окрашены. Возможно, данная изменчивость является следствием произошедших мутаций, приведших к значительным отличиям от исходного генотипа по ряду морфологических признаков, продуктивности и масличности.

Селекционные образцы №20034, 20073, 20098, 20082 обладают более полиморфными спектрами. Они характеризуются большой степенью гетерогенности белков в зонах, что отличает их от исследованных сортов. На наш взгляд, это связано с влиянием отбора определенных генных комплексов в процессе селекции.

Между сортами разных селекционных центров наблюдалось определенное сходство по стабильным белковым зонам и распределению в них белковых компонентов (рис., табл.). В тоже время, спектры украинских и иностранных сортов имеют определенный полиморфизм по вариабельным зонам, которые характеризуются не только специфическим набором компонентов, но и распределением белковых компонентов в них, а также их количественным соотношением. Отличия проявлялись и в интенсивности отдельных белковых полос. Значительную степень белкового полиморфизма показал сорт Байкал, у которого белковые компоненты имели меньшую подвижность по сравнению с другими сортами.

Таким образом, на примере исследуемого материала продемонстрирована принципиальная возможность электрофоретического разделения запасных белков семян льна для идентификации образцов культурного льна, в том числе коммерческих сортов. Используемая в данной работе методика позволяет определить количество белковых зон и полос в каждой из них у сортов и селекционных образцов.

На электрофоретических спектрах исследуемых образцов было выделено ряд стабильных белковых зон — I, II, III и вариабельных — IV, V.

Используя метод электрофореза запасных белков семян, установлены и описаны белковые спектры 11 сортов. По электрофореграммам отмечен межсортовой полиморфизм сортов льна украинской и иностранной селекции.

Литература

1. *Кутузова С.Н., Гаврилюк И.П., Егги Э.Э.* Перспективы использования белковых маркеров в уточнении систематики и эволюции рода *LINUM L.* // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции.— Л.: ВИР, 1999.— Т.156.— С. 23–39.

2. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции / Конарев В.Г., Гаврилюк И.Г., Губарев Н.К. и др.; под редакцией В.Г. Конарева.— М.: Колос, 1993.— 447 с.

3. Лапина Г.П. Электрофоретические спектры семян разных сортов льна // Физиология и биохимия культ. раст.— 1989.— Т.21, N5.— С. 494–500.

4. Юренкова С.И., Хотылева Л.В., Жученко А.А. Сравнительное изучение изоферментных спектров сортов льна-долгунца // Доклады АН Беларуси.— 1992.— Т.36, №5.— С. 473–475.

Резюме

В результате изучения электрофоретических спектров линий льна масличного был выделен ряд стабильных и варибельных белковых зон. Используя метод электрофореза запасных белков семян льна масличного, установлены и описаны белковые спектры 11 сортов и 4 селекционных образцов. По электрофореграммам отмечен межсортовой полиморфизм льна украинской и иностранной селекции.

В результаті вивчення отриманих електрофоретичних спектрів сортів та селекційних зразків виділені ряд стабільних та варіабельних білкових зон. Використовуючи метод електрофорезу запасних білків насіння льону, встановлені та описані білкові спектри 11 сортів та 4 селекційні зразки. По електрофореграммам відмічені міжсортовий поліморфізм сортів льону української та іноземної селекції.

In result of studying of electrophoreses spectrum of varieties and breeding samples the proteins zone stability and variability were found. Using the method of electrophoreses of storage oil flax proteins the protein spectrum of 11 varieties and 4 breeding samples were established and described. After the electrophoreses spectrum of the intervariety polymorphism of flax's variety the Ukrainians and foreign breeding was marked.

МІЩЕНКО С.В.

Інститут луб'яних культур УААН,

Україна, 41400, Сумська обл., м. Глухів, вул. Терещенків, 45, e-mail:

ibc@sm.ukrtel.net

ЕВОЛЮЦІЙНИЙ РОЗВИТОК СТАТІ *CANNABIS SATIVA L.*: ГЕРМАФРОДИТИЗМ — ОДНОДОМНІСТЬ — ДВОДОМНІСТЬ

Статевий поліморфізм конопель (*Cannabis sativa L.*) — унікальне природне явище, вивчення філогенезу і генетичних факторів якого завжди цікавило дослідників.

За Е.Л. Кордюм, Г.И. Глущенко еволюційний розвиток статі рослин може здійснюватися двома шляхами: дводомні рослини виникають від гермафродитних через проміжну однодомну форму або безпосередньо від гермафродитів [1]. М.Д. Мигаль вважає, що явище статевого поліморфізму конопель, яке виражається в наявності дводомних рослин, статевих типів однодомних конопель з фемінізованим і маскулінізованим габітусом та різним співвідношенням чоловічих і жіночих квіток у суцвітті, а також різних форм інтерсексуальності, є прямим відображенням особливостей онтогенетичного й філогенетичного розвитку [2]. Н.Н. Гришко вказує на те, що коноплі пройшли

такий історичний шлях розвитку статі: гермафродитні рослини → однодомні рослини → дводомні рослини [3, 4].

Концепція еволюції статі конопель у зазначеному напрямку, а не в напрямку двох незалежних шляхів розвитку, доводиться М.Д. Мигалем такими основними аргументами: 1) відсутністю потенційно двостатевих жіночих і чоловічих квіток у дводомних конопель; 2) відсутністю нормально розвинених гермафродитних квіток; 3) вищим ступенем життєздатності матірки й плосконі порівняно з однодомними рослинами; 4) наявністю генетично обумовленого ряду статевих типів, який показує поступовий перехід однодомних рослин до дводомних [2, 5, 6]. Частково до них належать ще й такі: 1) відсутність самостерильності у однодомних рослин конопель [7]; 2) наявність реліктових нектарників у квітках конопель як анемофілів [8]; 3) легкість трансформації однодомних конопель у дводомні. Нижче розглянемо ці аргументи.

Виокремлення основних статевих типів квіток базується переважно на даних зовнішньої морфології, що в значній мірі обумовлює ряд неточностей в описі одностатевих квіток. У природі має місце досить чітке розмежування двох типів одностатевих квіток: 1) квітки без зачатків (рудиментів) органів іншої статі — структурно одностатеві квітки; такі чоловічі і жіночі квітки описані у однодомних видів *Betula L.*, *Spinacia oleracea L.*, *Salix caprea L.*, *Populus pyramidalis Rozier*; жіночі — у дводомного виду *Urtica dioica L.* та ін.; 2) квітки із зачатками (рудиментами) органів іншої статі, ступінь розвитку яких може варіювати, — потенційно двостатеві квітки; такі чоловічі і жіночі квітки описані в однодомних видів *Zea mays L.*, *Acer L.*, чоловічі — у дводомного виду *Urtica dioica L.* і однодомного *Aesculus hippocastanum L.*, жіночі — у *Laurus nobilis L.* та ін. [1]. У конопель наявна виключно перша група квіток [1].

М.Д. Мигаль вказує, що порушення в розвитку квіток конопель зустрічаються часто. У результаті зміни статі генеративних органів, як правило, утворюються двостатеві квітки з недорозвиненим андроцеєм і гінецеєм. Такі квітки прийнято називати інтерсексуальними. Автор не зустрічав в природі справжніх гермафродитних квіток з нормально розвиненими генеративними органами обох статей. Він стверджує, що так звані “гермафродити”, — це не що інше, як інтерсексуальні рослини, тобто особини з аномальними двостатевими квітками [2]. Найбільш поширеною формою порушень у розвитку квіток конопель є онтогенетична інтерсексуальність однодомних рослин. Чоловічі квітки в суцвітті однодомних особин змінюються жіночими не різко, а шляхом поступового перетворення андроцея в гінецей. Перетворення чоловічих квіток у жіночі схематично проходить у такій послідовності: нормальні чоловічі квітки (андроцей), чоловічі квітки з порушеннями без ознак інтерсексуальності, андрогіноморфні квітки (інтерсексуальні квітки з перевагою ознак андроцея), гінандроморфні квітки (інтерсексуальні квітки з перевагою ознак гінецея), нормальні жіночі квітки (гінецей). Також у популяції дводомних і однодомних конопель зустрічаються інтерсексуальні рослини — інди-

віди, в яких замість усіх або частини чоловічих квіток утворюються двостатеві тератологічні квітки (модифікаційна інтерсексуальність рослин дводомних і однодомних конопель). У суцвітті цих індивідів зустрічаються п'ять типів квіток: нормальні чоловічі, нормальні жіночі, інтерсексуальні, тератологічні чоловічі та тератологічні жіночі без ознак перетворення статі. Описана інтерсексуальна форма карликових рослин та спадкова форма інтерсексуальної чоловічої стерильності однодомних конопель [2, 6, 9]. Спільним для усіх форм інтерсексуальності конопель є те, що трансформація ознак статі в природних умовах проходить в напрямку від чоловічих до жіночих генеративних органів [2], хоча є дані про маскулінізацію жіночих квіток [1].

Вищий ступінь життєздатності матірки й плосконі порівняно з однодомними рослинами полягає у наступному. Чоловічі квітки плосконі, маючи довгі квітконіжки, розташовуються на квітконосних пагонах розріджено, що створює умови для вільного розкриття квіток, легкого звільнення пиляків від пилку й осипання їх після відцвітання, порівняно з однодомними рослинами плоскінь цвіте інтенсивніше й дає більшу масу пилку в середньому з рослини, пилко більш конкурентоздатний до запилення; вищі показники маси тисячі насінин та їх схожості у матірки порівняно з рослинами однодомних конопель тощо [2, 6].

У ботаніці загальноприйнятим є поділ квіток на двостатеві (гермафродитні), якщо вони містять андроцей і гінецей, і одностатеві, якщо вони містять один тільки андроцей або тільки гінецей. П.М. Жуковський зазначає, що зустрічаються різні поєднання, переходи від одного статевого типу до іншого, завдяки чому виокремлювані групи є відносними [10]. Е.Л. Кордюм, Г.И. Глуценко [1] наводять більш повну класифікацію статевих форм, в основу якої покладена класифікація М.А. Розанової:

1. Гермафродити — рослини тільки з двостатевими (гермафродитними) квітками.

2. Однодомні (синоніми: моноєцичні, еумоноїкести) — рослини з одностатевими чоловічими (тичинковими) і жіночими (маточковими) квітками, які формуються на одній і тій же особині. До однодомних рослин належать: а) андромоноєцичні (андромоноїкести) — рослини з двостатевими і чоловічими квітками; б) гіномоноєцичні (гіномоноїкести) — рослини з двостатевими і жіночими квітками; в) полігамні (тримоноїкести, полімоноїкести) — рослини з двостатевими, чоловічими і жіночими квітками.

3. Двodomні (синоніми: диєцичні, еудойкести) — популяції, у яких чоловічі і жіночі квітки формуються на різних особинах. До дводомних рослин належать: а) андродиєцичні (андродіойкести) — популяції, у яких двостатеві і чоловічі квітки формуються на різних особинах; б) гінодиєцичні (гінодіойкести) — популяції, у яких двостатеві і жіночі квітки формуються на різних особинах; в) полігамно диєцичні (полідіойкести) — популяції, на окремих чоловічих і жіночих особинах яких формуються квітки протилежної статі або двостатеві, чи ті і інші.

4. Трьохдомні (синоніми: триєцичні, тріойкести) — популяції, у яких чоловічі, жіночі і двостатеві квітки формуються на різних особинах.

Як вказують Е.Л. Кордюм, Г.И. Глущенко, різноманітні статеві форми зустрічаються у родинях і порядках, які займають різне місце в системі. Причому, якщо для одних таксономічних груп, зокрема родин чи родів, характерна якась одна статева форма, то для інших — різноманітні поєднання декількох статевих форм, що може спостерігатись і в межах одного виду. Наприклад, п'ять статевих форм — гермафродити, гіно- і андромоноєцичні, гіно- і андродієцичні описані у *Plantago media L.*; чотири статеві форми — гермафродити, однодомні, андро- і гіномоноєцичні — у *Ceratonia siliqua L.*; гермафродити, одно-, дводомні і полігамні форми — у *Carica papaya L.* та ін. [1]. Багатоманіття статевих форм покритонасінних обумовлюється наявністю декількох статевих типів квіток і їх різноманітним поєднанням як на окремих особинах, так і в межах популяції чи виду. Додаткову різноманітність статевих типів квітки створює явище стерильності (чоловічої і жіночої) [1].

У природних умовах конопля є дводомним видом з чітко вираженим статевим диморфізмом. Жіночі рослини (матірка) мають компактне суцвіття й жіночі квітки, чоловічі рослини (плоскінь) мають розріджене суцвіття й чоловічі квітки. Ці статеві типи також відрізняються за багатьма іншими морфологічними і фізіологічними ознаками. З біологічної точки зору розрив у дозріванні плосконі і матірки є адаптацією до умов існування, а дводомні коноплі — сучасний етап еволюційного розвитку виду. З практичного боку більш раннє досягання чоловічих рослин (приблизно на місяць) викликає труднощі при збиранні врожаю. Ось чому вчені зосередили свої зусилля на створенні одночасно дозріваючих конопель, які згодом були створені.

Важливе історичне значення має класифікація статевих типів конопель, запропонована Н.Н. Гришко [3]. Усе різноманіття статевих форм він відносить до 4 типів: чоловічої рослини, жіночої рослини, фемінізованої чоловічої рослини, маскулінізованої жіночої рослини. При цьому виділяв наступні 20 найменувань типів однодомності: *Unisexualis masculus*, *Monoicus masculus*, *Trisexualis masculus*, *Hermaphroditus masculus*, *Unisexualis femineus*, *Monoicus femineus*, *Trisexualis femineus*, *Gynomonioicus femineus*, *Hermaphroditus femineus*, *Unisexualis masculus feminatus*, *Monoicus masculus feminatus*, *Trisexualis masculus feminatus*, *Andromonoicus masculus feminatus*, *Hermaphroditus masculus feminatus*, *Unisexualis femineus masculatus*, *Monoicus femineus masculatus*, *Trisexualis femineus masculatus*, *Gynomonioicus femineus masculatus*, *Hermaphroditus femineus masculatus* [3].

З наукової ж точки зору рослини з аномальними квітками не прийнято використовувати в системі статевих типів чи форм [1]. Згідно сучасної класифікації [2, 6], в основу якої покладені ознаки габітусу рослини і співвідношення чоловічих та жіночих квіток у суцвітті, статеві типи однодомних конопель об'єднані у фемінізовану (з компактним суцвіттям) та маскулінізовану (з розрідженим суцвіттям) групи. До фемінізованої групи належать: матірка однодомних конопель (МОК) — усі квітки жіночі, однодомна фемінізована матірка (ОФМ) — жіночі квітки переважають, справжні однодомні фемінізовані рослини (СОФР) — приблизно однакове співвідношення жіно-

чих і чоловічих квіток, однодомна фемінізована плоскінь (ОФП) — чоловічі квітки переважають, фемінізована плоскінь (ФП) — усі квітки чоловічі. Відповідно до маскулінізованої групи належать: маскулінізована матірка (ММ), однодомна маскулінізована матірка (ОММ), справжні однодомні маскулінізовані рослини (СОМР), однодомна маскулінізована плоскінь (ОМП), плоскінь однодомних конопель (ПОК). У монографіях М.Д. Мигаля [2, 6] показано і цілісну систему взаємодії генетичних факторів статевих хромосом і аутосом, генетичну модель статевого поліморфізму однодомних конопель.

Зазначимо, що домінуючим статевим типом сучасних сортів конопель є однодомна фемінізована матірка, яка характеризується інтегративною властивістю давати у потомстві високу стабільність ознаки однодомності і продуктивність.

Г.С. Степанов вважає, що на певному етапі еволюції двостатева квітка ставала обмежуючим фактором еволюції, і нові умови середовища почали вимагати удосконалення її функцій шляхом переходу від гермафродитної статевої організації до роздільностатевої. При цьому жіноча квітка могла виникнути в результаті стерилізації андроцея двостатевої квітки, чоловіча — шляхом стерилізації гінцея. Ізоляція і відбір могли привести до корінної зміни сексуального типу рослин, тобто до вироблення екзогенного типу онтогенезу за ознакою статі, що на морфологічному рівні знайшло вираз в неоднаковому розміщенні квіток різних статевих типів на окремих особинах. Для конопель еволюційно простіше було перейти від самонесумісного гермафродитизму до однодомності, ніж виробити ефективний механізм самостерильності. Така точка зору підтверджується тим, що однодомні рослини майже ніколи не бувають самостерильними [7].

К. Фегри і Л. ван дер Пейл вказують, що наявність реліктових нектарників у квітках анемофілів (у т.ч. й конопель), специфічні запахи свідчать про виникнення анемофілії від ентомофілії, яка характерна для гермафродитних рослин. У анемофілів розвиток йшов від роздільностатевості до дводомності, яка завжди є вторинною у покритонасінних [8].

Однодомні коноплі легко трансформуються у дводомні. Так, за нашими даними, у вихідній популяції сорту однодомних конопель ЮСО-31 матірка і плоскінь відсутня, після 1-го року сумісного вирощування і вільного переzapилення з дводомними коноплями матірки обліковано 1,8%, а плоскінь — 9,0%, після 2-х років — 26,1% і 35,0%, 3-х років — 40,2% і 46,8% відповідно. При гібридизації однодомної фемінізованої матірки сорту Однодомні 9ЧС з плоскінною дводомних конопель сорту Єрмаківські місцеві у F_1 вищеплюється 44,9% чоловічих рослин. Плоскінь однодомних конопель з'являється починаючи з II генерації (у популяції розсадника розмноження сімей, супереліти, еліти, I генерації вона відсутня). Вільне переzapилення з рештою рослин популяції приводить до збільшення її кількості з 0,8% до 34,9% у VI генерації.

Виникає необхідність комплексних досліджень популяцій однодомних сортів конопель із застосуванням генетичного, цитологічного, ембріологічного, фізіологічного, біохімічного і молекулярно-біологічного методів для

більш глибокого пізнання генетичних механізмів визначення та філогенезу статі, органогенезу одностатевих квіток.

Література

1. Кордюм Е.Л. Цитозембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных / Е.Л. Кордюм, Г.И. Глушенко.— К.: Наукова думка, 1976.— 198 с.
2. Мигаль М.Д. Экспериментальна зміна статі конопель: [монографія] / М.Д. Мигаль.— Суми : ВАТ “СОД”, вид-во “Козацький вал”, 2004.— 248 с.
3. Гришко Н.Н. Одновременно созревающая конопля / Н.Н. Гришко.— М.: Сельхозгиз, 1937.— 53 с.— (Серия “Новое в сельском хозяйстве”; вып.5.).
4. Биология конопля: [Труды ВНИИ конопля / под ред. Н.Н. Гришко].— К.— Харків: Держсільгоспвид УРСР, 1935.— Вып.8.— 272 с.
5. Мигаль Н.Д. Генетические аспекты эволюции пола конопля / Н.Д. Мигаль // Генетика.— 1991.— Т.27, №5.— С. 1561–1569.
6. Мигаль Н.Д. Генетика пола конопля / Н.Д. Мигаль.— Глухов: 1992.— 212 с.
7. Степанов Г.С. Разнокачественность репродуктивных органов у основных половых типов однодомной конопля / Г.С. Степанов // Доклады Россельхозакадемии.— 1997.— №6.— С. 12–14.
8. Фегри К. Основы экологии опыления / Фегри К., Л. ван дер Пэйл ; пер. с англ. Л.В. Ковалевой, Э.Л. Миляевой ; под. ред. А.П. Меликяна.— М.: Мир, 1982.— 380 с.
9. Бородина Е. И. Цитозембриология интерсексуальности половых типов конопля: дисс. ... кандидата с.-г. наук: 06.00.23 / Бородина Екатерина Ивановна.— Глухов, 1995.— 139 с.
10. Жуковский П.М. Ботаника / П.М. Жуковский.— М.: Высшая школа, 1964.— 668 с.

Резюме

На основе анализа литературных источников поданы аргументы в пользу концепции эволюции пола конопля в направлении гермафродитизм → однодомность → двудомность.

На основі аналізу літературних джерел подано аргументи на користь концепції еволюції статі конопель у напрямку гермафродитизм → однодомність → дводомність.

The conception of hemp sex type evolution in the direction of hermaphroditism → monoeciousness → dioeciousness is proved on the basis of analyzes of literature sources.

МОНТВІД П.Ю.

Інститут овочівництва і баганняцтва УААН,

Україна, 62478, п/в Селекційне Харківського р-ну Харківської обл.,

e-mail: montvid@mail.ru

ВИКОВІ ОСОБЛИВОСТІ МЕЙОЗУ У *SOLANUM ANGUIVILAM.*, *SOLANUM MARGINATUM L.* І МІЖВИДОВОГО ГІБРИДУ F_1 *SOLANUM LINNAEUM L.* × *SOLANUM INCANUM L.*

Міжвидова гібридизація залишається одним з важливих методів створення вихідного матеріалу для селекції баклажана, оскільки його дикорослі види є носіями генів стійкості щодо біотичних і абіотичних чинників [1]. Так, в селекційних програмах використовується вид *Solanum incanum L.*,

який схрещується з культурним баклажаном *S. melongena* L. як правило, в якості материнського компонента [2]. Мейоз міжвидового гібрида F_1 *S. incanum* × *S. melongena* відрізнявся нормальним перебігом з невеликою часткою мейоцитів з порушеннями, фертильність пилку була на рівні 60% [2, 3].

Solanum linnaeum L. (*Solanum sodomaeum*) є джерелом стійкості до вертицильозного в'янення, посухи та засолення ґрунту [4]. Незважаючи на репродуктивні бар'єри, в окремих випадках можлива його штучна гібридизація з іншим близьким до баклажана видом, введеним в культуру — *Solanum macrocarpon* L. [5]. Мейоз даного міжвидового гібрида F_1 відбувався з порушеннями [5].

Залучення *S. linnaeum* до гібридизації з *S. melongena* обмежене завдяки несумісності й високому вмісту в плодах речовин вторинного походження, наприклад, глюкоалкалоїдів [5]. Проте, результати останніх досліджень свідчать про доцільність використання даного виду в селекції баклажана й можливість одержання гібридів на основі ембріокультури й соматичної гібридизації [4]. У випадку застосування методу посередника, ефективного в селекції пасльонових культур [7], необхідно подолання стерильності міжвидового гібрида, залученого до ступінчастих схрещувань. Простим і доступним способом підвищення фертильності міжвидових гетерозигот F_1 баклажана може бути продовження вегетаційного періоду в різних умовах середовища [8].

Види *Solanum anguivi* Lam., *Solanum marginatum* L. є несумісними у відношенні до культурного баклажана, проте перспективним є одержання гібридів культурного баклажана з даними видами на основі біотехнологічних методів [9]. Репродукція рослин *S. anguivi* і *S. marginatum* ускладнюється у зв'язку з їх вимогливістю до умов вирощування та багаторічним циклом розвитку в природних умовах [10]. Таким чином, особливості перебігу мейозу у видів *Solanum anguivi* Lam., *S. marginatum* L. і гібрида *Solanum linnaeum* L. × *S. incanum* L. в процесі вегетації у зв'язку з її продовженням й плодоутворенням вимагають подальших досліджень.

Метою досліджень було визначення особливостей перебігу мейозу залежно від віку рослин видів *Solanum anguivi*, *S. marginatum* і міжвидового гібрида F_1 *S. linnaeum* × *S. incanum*.

Матеріали і методи

Дослідження проводили в 2008–2009 рр. Зразки видів *Solanum linnaeum* L., *S. incanum* L., *Solanum anguivi* Lam., *S. marginatum* L., люб'язно надані Marie-Christine Daunay (INRA, Montfavet-Cedex, France), вирощували в умовах неопалювальної скляної теплиці. Схрещування з кастрацією нерозкритих квіток здійснювали за загальноприйнятою методикою [11]. Рослини видів *Solanum anguivi*, *S. marginatum*, а також гібриду *S. linnaeum* × *S. incanum* не утворювали плоди на першому році життя, тому перед суттєвим погіршенням погодних умов їх пересаджували в вегетаційні посудини й вирощували в умовах лабораторії, в травні наступного року знов висаджували в теплицю. Пуп'янки довжиною до 5–8 мм (в залежності від об'єкта,

що досліджували) від основи квітколожа до верхівки пиляка збирали на початку цвітіння (I і II роки життя), перед пересадкою в вегетаційні посудини й на початку плодоутворення (на другому році життя), фіксували в фіксаторі Кларка (суміш абсолютного етанолу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 3:1) протягом однієї доби, зберігали в 70% етанолі. Тимчасові оцтокармінні давлені препарати пиляків перед фарбуванням витримували протягом 1 години в 4% залізоамонійному галуні [12]. В ранньому діакінезі профазі I визначали кількість відкритих, кільцевих, нетипових бівалентів (з трьома хіазмами), унівалентів, тривалентів і тетравалентів на мейоцит, а також частоту інтерстиціальних хіазм і сумарну, використовуючи мікроскоп “Микмед-1” (збільшення $\times 1350$). На наступних стадіях досліджували частоту основних порушень мейозу — передчасних відходжень унівалентів (хромосом) до полюсів в метафазі I і II, мостів в анафазі I і II, фрагментів в анафазі I і II, мікроядер в телофазі I і II (збільшення Ч 600–800). Досліджували 3 рослини кожного виду або гібриду, 100 мейоцитів на стадії профазі й 500 — на інших стадіях.

Коливання температур фіксували термографом.

Достовірність різниці між пуп'янками залежно від дати фіксації або року життя за кількістю кільцевих і нетипових бівалентів, унівалентів, три- й тетравалентів, частотою інтерстиціальних хіазм на мейоцит (розподіл істотно відрізнявся від нормального) визначали із застосуванням критеріїв Краскела — Уолліса [13], за кількістю відкритих бівалентів, сумарною частотою хіазм — t -критерію Стьюдента [14]. Множинні порівняння здійснювали з урахуванням поправки Бонферроні [13]. Відсоток порушень мейозу порівнювали на основі u — критерію для долів варіант [14].

Результати та обговорення

Обнасеніні плоди у рослин видів *S. anguivi*, *S. marginatum* і міжвидового гібриду F_1 *S. linnaeum* \times *S. incanum* було одержано лише на другому році життя. В профазі I мейозу рослин F_1 *S. linnaeum* \times *S. incanum* утворювались уніваленти, триваленти і тетраваленти, частота хіазм була достовірно меншою в порівнянні з батьківськими формами. На другому році життя, особливо в період плодоутворення (вік рослин 511 діб, вересень 2009 р.), відбувалося зниження частоти унівалентів і тетравалентів. Кількість відкритих бівалентів і частота хіазм, у тому числі інтерстиціальних, зростала. Сумарна частота порушень мейозу знижувалась від 21,9% на початку цвітіння (вік рослин 109 діб, червень 2008 р.) на першому році життя до 11,5% в період плодоутворення на II році вегетації. Встановлений ефект підтверджується для її складових — передчасного відходження хромосом в метафазі I і II, фрагментів і відставань в анафазі I, мікроядер в телофазі I і II. Мейоз у батьківських форм був регулярним, уніваленти й хромосомні асоціації не утворювались, частота порушень не перевищувала 3,5%.

Аналогічні дані одержано і для видів *S. anguivi* і *S. marginatum*. На першому році життя в мейозі утворювались уніваленти, наприкінці другого їх частота, як і частота основних порушень істотно знижувалась.

Таким чином, у досліджених багаторічних видів баклажана й міжвидового гібрида F_1 зростала регулярність мейозу й відбувалося плодоутворення в кінці другого року життя.

Прояв різної частоти порушень, у тому числі хромосомних асоціацій, не виключено, залежав від негомологічності окремих локусів хромосом [3, 5], умов оточуючого середовища [15], віку рослин [8]. Так, 2009 р. відрізнявся високими температурами, особливо на початку цвітіння рослин, що відповідає даті фіксації пуп'янків 17 червня. Згідно з результатами аналізу термограм, на даному етапі розвитку рослин середньодобова температура дорівнювала 31 °С (під час плодоутворення — 24 °С), а максимальні її значення сягали 55 °С.

Саме з дією високих температур ряд авторів пов'язують утворення унівалентів [16, 17], передчасного старіння або порушення метаболізму пилоквих зерен [15] і зародкових мішків [18]. Так, у нестійкого до дії високих позитивних температур вид роду *Solanum* — *S. torvum* за впливу температурних стресів спостерігали десинапсис й зростання частоти інших аберацій [16].

З іншого боку, поява унівалентів свідчить про наявність інверсій або транслокацій між гомологічними хромосомами [17], що призводить до стерильності мікро- і мегаспор [17].

Вікову залежність перебігу мейозу встановлено для ряду рослинних видів [19]. Утворення обнасінених плодів у міжвидових гібридів в ряді випадків пов'язують із ступенем розвитку рослин [8].

Таким чином, виявлене збільшення частоти унівалентів, тетравалентів та інших порушень мейозу в пиляках пуп'янків у міжвидового гібрида F_1 *Solanum linnaeum* × *S. incanum* може бути обумовленим як гібридною природою генотипу, так і впливом віку рослин й чинників оточуючого середовища.

Висновки

Для видів баклажана *S. anguivi* Lam., *S. marginatum* L. і міжвидового гібриду F_1 *S. linnaeum* L. × *S. incanum* L. встановлено особливості перебігу мейозу у зв'язку з подовженням вегетаційного періоду. Частота унівалентів й порушень мейозу знижувалась із збільшенням віку рослин, в результаті чого утворювались обнасінені плоди. Одержані закономірності свідчать про доцільність використання продовження вегетаційного періоду в інтрогресивній селекції баклажана.

Література

1. S'kara A., Cebula S., Kunicki E. Cultivated eggplants — origin, breeding objectives and genetic resources, a review // Folia horticulture.— 2007.— Vol.19/1.— P. 97–114.
2. Baksh S. Cytogenetic studies on the F_1 hybrid *Solanum incanum* L. × *Solanum melongena* L. variety Giant of Banaras // Euphytica.— 1979.— Vol.28, №3.— P. 793–800.
3. Siddiqui B.A., Mujeeb-ur-Rehman Interrelationship between *Solanum incanum* and *Solanum melongena* along with their interspecific hybrid // Journal of the Indian Botanical Society.— 1998.— Vol.77, №1–4.— P. 91–93.

4. Topino L., Acciari N., Mennella G., Lo Scalzo R., Rotino G.L. Introgression breeding of eggplant (*Solanum melongena* L.) by combining biotechnological and conventional approaches // Proceedings of the 53rd Italian Society of Agricultural Genetics Annual Congress.— Torino, 2009.— P. 3.

5. Kenya B. U., Zarasco J.F. Crossability and cytological studies in *Solanum macrocarpon* and *Solanum linnaeum* // Euphytica.— 1995.— Vol.86, №1.— P. 5–18.

6. Masateru O., Nishimura K., Keita S., Takeshi F., Keiji I., Hitoshi Y., Tsuyoshi I., Toshihiro N. Steroidal glycosides from the underground parts of *Solanum sodomaeum* // Chem. Pharm. Bull.— 2006.— Vol.54, №2.— P. 230–233.

7. Picy, B., Herraiz, J., and Nuez, F. *Lycopersicon chilense* — derived bridge lines for introgressing *L. peruvianum* traits into the esculentum genome // Report of the Tomato Genetics Cooperative.— 2000.— №50.— P. 30–33.

8. Лудилов В.А. Способ повышения фертильности межвидовых гибридов баклажан // С.-х. биология.— 1974.— Т.9, №6.— С. 32–34.

9. Kashyap V., Vinod Kumar S., Collonnier C., Fusari F., Haicour R., Rotino G., Sihachakr D., Rajam M. Biotechnology of eggplant // Scientia Horticulturae.— 2003.— Vol.97, №3.— P. 1–25.

10. Anaso H. U. Comparative cytological study of *Solanum aethiopicum* Gilo group, *Solanum aethiopicum* Shum group and *Solanum anguivi* // Euphytica.— 1991.— Vol.53, №2.— P. 81–85.

11. Боос Г.В., Бадина Г.В., Буренин В.М. Гетерозис овощных культур.— Москва: Агропромиздат, 1990.— 223 с.

12. Жученко А.А., Граци В.Г., Андрющенко В.К., Граци М.И. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов контролируемых некоторые хозяйственно — ценные признаки в геноме томатов // Изв. АН Молдавской ССР. Сер. Биол. и хим. наук.— 1980.— №4.— С. 24–30.

13. Лакин Г.Ф. Биометрия.— М.: Высшая школа, 1990.— 352 с.

14. Орлов А.И. Прикладная статистика.— М.: Экзамен, 2004.— 656 с.

15. Tang Ri-Sheng, Zheng Jian-Chu, Jin Zhi-Qing, Zhang Da-Dong, Huang Yi-Hong, Chen Liu-Gen. Possible correlation between high temperature-induced fleret sterility and endogenous levels of IAA, GAs and ABA in rice (*Oryza sativa* L.) // Plant Growth Regulation.— 2008.— Vol.54, №1.— P. 37–43.

16. Karihaw J. L. Desynapsis to temperature stress in three species of *Solanum* L. // Cytologia.— 1991.— Vol.56, №4.— P. 603–611.

17. Смирнов В.Г. Цитогенетика.— М.: Наука, 1991.— 247 с.

18. Peet Mary M., Willis D.H., Gardner R. Response of ovule development and post-pollen production processes in male-sterile tomatoes to chronic, sub-acute high temperature stress // Journal of experimental botany.— Vol.48, №1.— P. 101–111.

19. Жученко А.А. мл. Архитектура репродуктивной системы томата.— Кишинев: Штиинца, 1990.— 200 с.

Резюме

Досліджено перебіг мейозу у видів *Solanum anguivi* Lam., *Solanum marginatum* L. і міжвидового гібрида F_1 *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L. на першому й другому роках вегетації. Кількість унівалентів й відсоток порушень зменшувались із збільшенням віку. Зроблено висновок про зв'язок регулярності мейозу з гібридною природою генотипу, віком й впливом чинників оточуючого середовища.

Изучено проходження мейоза у видів *Solanum anguivi* Lam., *Solanum marginatum* L. и межвидового гібрида F_1 *Solanum linnaeum* L. \times *Solanum incanum* L. на першому и другому роках вегетації. Кількість унівалентів и процент порушень зменшались з збільшенням віку. Сделан вывод о зв'язку регулярності мейоза с гібридною природою генотипа, віком и впливом факторів зовнішньої середовища.

Investigation concerning meiosis passing in first and second-year plants of species *Solanum anguivi* Lam., *Solanum marginatum* L. and interspecific F_1 hybrid *Solanum linnaeum* L. \times *Solanum incanum* L. Univalents quantity and disorders frequency lowered with plants age increasing. The conclusion is drawn about meiosis regularity connection with heterozygous genotype, environment factors influence and plants age.

НЕНЬКА М.М., ТЮЛЕНЬОВА О.В.

*Уманський національний університет садівництва,
Україна, 20301, м. Умань, вул. Інститутська, 1*

ЕКОЛОГІЧНА ПЛАСТИЧНІСТЬ ТА СТАБІЛЬНІСТЬ БАГАТОНАСІННИХ ЛІНІЙ-ЗАПИЛЮВАЧІВ БУРЯКІВ ЦУКРОВИХ

Для більш повного визначення генетичної цінності перспективних номерів буряка цукрового селекціонеру необхідно мати ґрунтовну інформацію про взаємодію генотипу та середовища, яка впливає на зміну основних спадково обумовлених параметрів продуктивності. Це сприяє створенню гібридів, які найкраще проявляють свій потенціал у відповідних агроекологічних зонах.

Під взаємодією “генотип — середовище” розуміють зміну ознак генотипу при вирощуванні їх в різних ґрунтово-кліматичних умовах. Як правило в селекційній практиці часто користуються таким терміном, як “пластичність” — стійкість прояву ознаки в різних умовах вирощування [1].

Селекція буряка цукрового спрямована на пошук резервів підвищення врожайності і цукристості і, як наслідок, збільшення збору цукру з гектара. Однак, вивчення генетичного потенціалу батьківських форм буде неповним без врахування “генотип-середовищних” взаємодій, оскільки фактор позитивної взаємодії гібридів із середовищем є рівноцінним фактором у формуванні гетерозису [2].

Питання стабільності різноманітних генетичних параметрів є цікавим як з теоретичної, так і з практичної точки зору. При цьому, характер мінливості типів взаємодії генів, які обумовлюють цю ознаку — різноманітний.

Матеріали і методи

Для вивчення взаємодії генотипу з середовищем в наших дослідженнях використано метод дисперсійного і регресійного аналізу [3, 4].

Для кількісного вимірювання показника взаємодії “генотип — середовище” використовуються різні методи, які були розроблені та запропоновані як зарубіжними, так і вітчизняними вченими [2].

Оцінку істотності різниць між факторами проводять за допомогою критерію Фішера. В наших дослідженнях, які було проведено в умовах дослідного поля Інституту коренеплідних культур НААН України, в якості ліній використовували добори з багатонасінних популяцій уманської селекції.

Оцінку ліній-запилувачів проводили в два етапи:

— на основі методу дисперсійного аналізу перевіряли наявність взаємодії генотип-середовище для всього набору ліній-запилувачів. При цьому “лінія” приймалася як фіксований фактор. Фактором “умови” слугували роки випробувань даних ліній в основному станційному випробуванні (2007–2009 рр.);

— оцінку параметрів екологічної пластичності і стабільності ліній-запилувачів проводили на основі визначення коефіцієнта регресії b_p , який характеризує реакцію лінії на зміну умов середовища, показує його пластичність і дає можливість прогнозувати зміну досліджуваної ознаки в рамках даних умов. Чим більший b_p , — тим більше лінія реагує на зміну умов середовища. Стабільність ліній-запилувачів визначали на основі варіанси стабільності ознаки S^2_p . Чим ближче S^2_p до нуля, тим стабільнішою буде лінія.

Результати та обговорення

Здатність культур до високої продуктивності в широкому діапазоні екологічних умов високо ціниться селекціонерами. Але, знаючи про вагомість генотипових відмінностей і адаптивної здатності гібридів, селекціонери не можуть повністю використовувати ці відмінності в селекційних програмах.

Розрізняють генотипну і фенотипну пластичність. Фенотипна пластичність означає здатність генотипу функціонувати в різних екологічних умовах [4].

Термін фенотипова пластичність не однозначний, тому що може включати і генотипову і модифікаційну мінливості індивіду в онтогенезі. Слід відмітити, що пластичність не визначає адаптивного значення змін, що проходять, хоча багато типів пластичності можуть мати важливі адаптивні ефекти [5].

Пластичність ознаки в своїй основі є фізіологічною і може бути:

- специфічною для даної ознаки;
- специфічною по відношенню певних дій оточуючого середовища;
- специфічною за направленістю;
- під генетичним контролем, який не пов’язаний з гетерозиготністю;
- радикально зміненою в результаті доборів.

Величину, на яку змінюється ступінь прояву індивідуальної ознаки генотипу в різних умовах середовища, називають рівнем пластичності цих ознак. Рівень пластичності певної ознаки може бути обумовлений особливостями еволюційного шляху організму [5].

Для вирішення проблеми використання генетичного різноманіття і адаптивної здатності гібридів у селекційній роботі необхідно використовувати

кількісну ознаку взаємодії генотип-середовище: оцінку селекційних матеріалів за екологічною стабільністю і пластичністю.

Дані математичних обчислень екологічної пластичності та стабільності за ознакою врожайності приведені в табл. 1.

Аналізуючи отримані дані, відмічаємо високий коефіцієнт екологічної пластичності багатонасінної лінії БЗ 6. Лінії-запилювачі БЗ 8 та БЗ 9 також активно реагують на зміну умов середовища.

Лінії-запилювачі БЗ 4 та БЗ 5 слабо реагують на зміну умов середовища. Інші лінії-запилювачі достовірно не відрізняються від середньої пластичності для даного набору.

Провівши аналогічні дослідження пластичності та стабільності за ознакою “вміст цукру” (табл. 2), відмічаємо високу пластичність ліній-запилювачів БЗ 2, БЗ 3, БЗ 4 та БЗ 5.

Таблиця 1

Параметри пластичності та стабільності ліній-запилювачів за ознакою врожайності (2007–2009 рр.)

Походження	b_i	S^2_i	F_i
БЗ 1	0,77	1,84	0,016
БЗ 2	0,81	1,24	0,011
БЗ 3	0,73	1,23	0,010
БЗ 4	0,64	3,77	0,032
БЗ 5	0,59	9,34	0,084
БЗ 6	1,15	0,17	0,001
БЗ 7	0,83	0,11	0,001
БЗ 8	1,02	0,48	0,827
БЗ 9	1,01	0,41	0,801

Таблиця 2

Параметри пластичності та стабільності ліній-запилювачів за ознакою вміст цукру (2007–2009 рр.)

Походження	b_i	S^2_i	F_i
БЗ 1	0,92	0,069	0,018
БЗ 2	1,30	0,352	0,090
БЗ 3	1,16	0,130	0,033
БЗ 4	1,30	0,031	0,008
БЗ 5	1,45	0,022	0,006
БЗ 6	0,83	0,188	0,048
БЗ 7	1,16	0,167	0,045
БЗ 8	1,02	0,026	0,439
БЗ 9	0,99	0,035	0,413

Лінії, які слабо реагують на зміну умов середовища за ознакою “вміст цукру” для даного набору не виявлено.

Лінії БЗ 1, БЗ 6 та БЗ 7–9 не мають достовірної різниці за пластичністю. Однак, на нашу думку, виключати їх з подальших селекційних робіт не слід, тому що в комбінаціях схрещувань з ЦЧС лініями вони можуть виявити досить високий ефект гетерозису.

Висновок

Проведені дослідження показали, що лінії-запилювачі, відібрані з багатонасінних популяцій є досить стабільними і пластичними. Встановлено, що умови середовища проявляють специфічний вплив на реакцію різних типів генних взаємодій в конкретних наборах гібридів. Позитивні ефекти взаємодії із середовищем служать складовою гетерозисного ефекту.

Новостворені лінії-запилювачі диференційовано реагують на зміну умов середовища. Ефекти екологічної пластичності і стабільності залежать від умов середовища, в яких проходить реалізація генотипу.

Виявлено лінії з високою екологічною пластичністю та стабільністю за ознаками врожайності та вміст цукру.

Література

1. Корнеева М.А., Николаенко Н.В., Лищитович Л.И. Эколого-генетическая оценка продуктивности перспективных селекционных номеров сахарной свеклы // Сельскохозяйственная биология.— 1987.— №9.— С. 18–23.

2. Яценко А.О., Опалко А.І. Селекційно-генетичні основи вдосконалення адаптивного потенціалу буряківництва в Україні // Зб. наук. праць ІЦБ УААН.— К.: ПоліграфКонсалтинг, 2005.— Вип.8.— С. 36–45.

3. Яценко А.О., Опалко А.І., Труш С.Г., Манько О.А, Моргуєв А.В., Поліщук В.В. Результати селекції цукрових буряків в Інституті коренеплідних культур УААН // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології: Зб. наук. пр. Укр. т-ва генет. і селекц. ім. М.І. Вавилова; Редкол.: Кунах В.А. та ін.— К.: Логос, 2007.— С. 234–238.

4. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы).— М.: РУДН, 2001.— Т.1.— 780 с.

5. Опалко А.І. Результативність природного і штучного добору залежно від прояву генотипу в фенотипі // Еволюція рослинного світу в природному і культивному середовищі: Зб. тез доп. Міжнарод. наук. конф. “Еволюція рослинного світу в природному і культивному середовищі”, присвяченої 200-річчю зо дня народження Чарльза Дарвіна (20–23 жовтня 2009 р.).— Умань: НДП “Софіївка” НАН України, 2009.— С. 109–111.

Резюме

Для всебічного визначення генетичної цінності селекційних номерів багатонасінного компоненту буряка цукрового необхідною умовою є інформація що до взаємодії генотипу та середовища, яка змінює основні спадково обумовлені параметри продуктивності. На цій підставі селекціонер створює гібриди, які найкраще проявляють свій потенціал у відповідних агроекологічних зонах.

Для всестороннього определения генетической ценности селекционных номеров многосемянного компонента свеклы сахарной необходимым условием есть

информация о взаимодействии генотипа и среды, которая изменяет основные наследственные параметры производительности. На этом основании селекционер создает гибриды, которые наилучше проявляют свой потенциал у соответствующих агроэкологических зонах.

To make a comprehensive determination of genetic value of the selected numbers of seeder sugar beet component it is important to have information about the genotype and the surrounding interaction which changes the main inherited characteristics of productivity. According to this a plant-breeder creates hybrids that show their potential in certain agro ecological areas.

НОВИКОВА Т.Н.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

Россия, 660036, Красноярск, Академгородок, e-mail: Institute forest @ ksc.krasn.ru

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ КУЛЬТУРЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЮЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

Географические культуры — это опытно-экспериментальные лесосеменные объекты, создаваемые посадкой семенного материала, полученного от популяций разного эколого-географического происхождения. Изучение географических культур проводится в разных регионах России и зарубежных стран. При этом использование местных семян не всегда гарантирует высокую выживаемость культур. В большой серии полевых опытов на севере Швеции установлено, что сохранность культур даже из местных семян в 20-летнем возрасте была ниже 30%. В связи с этим в лесной селекции всегда актуальной остается проблема определения возраста потомств, в котором могут быть получены надежные результаты по выявлению устойчивых и быстрорастущих климатипов.

Материалы и методы

Географические культуры сосны обыкновенной в южной лесостепи Красноярского края (Минусинский лесхоз) были созданы В.Л. Черепниным в 1966 г. под руководством проф. Л.Ф. Правдина. Географическое положение (53°42' с.ш. и 91°42' в.д.), а также некоторые климатические параметры района исследований отражены в табл. 1. Многолетние средние показатели продолжительности вегетационного периода составляют 163 дня, годовое количество осадков 362 мм. Континентальность климата в районе исследований по А.А. Борису (1967) — 70%. Культуры создавались 2-летними сеянцами, выращенными в питомнике Минусинского лесхоза, расстояние между рядами 2,5 м, в ряду — 1 м. Рельеф участка однородный с небольшим — 2–3ε уклоном на запад. Почва серая лесная, слабо оподзоленная, супесчаная свежая. С юга и севера опытные культуры граничат с сосновыми древостоями VI–VII классов возраста. Тип леса сосняк остепненный (Череп-

Таблица 1

Географическое положение и климатическая характеристика района выращивания географических культур сосны

Район выращивания	Координаты, град.-мин		Сумма Т более 5 °С	Период с Т более 5 °С, дней	Осадки за год, мм	Конт., %
	широта	долгота				
Минусинский лесхоз	53–42	91–42	2295	163	362	70

нин, 1959). Такова общая экологическая характеристика места произрастания географических культур.

Известно, что популяции, входящие в состав вида, характеризуются определенной генетической структурой и сформировавшимся в процессе эволюции соотношением в распределении и концентрации различных генотипов. Поэтому изучение реакции совокупности особей той или иной географической популяции на новые условия и проявление наследственных признаков и свойств сосны при взаимодействии генотип-среда представляет особый интерес.

Результаты и обсуждение

В связи с этим в южной лесостепи Красноярского края в географических культурах исследовались климатипы из районов Красноярского края, Новосибирской, Иркутской, Читинской, Амурской областей и Бурятии. Исследуемые климатипы представляют степные (ольхонский), лесостепные (сузунский, шушенский, кяхтинский, читинский, нерчинский) и южнотаежные (черемховский, кыринский, тыгдинский) районы Сибири и Дальнего Востока. В культурах проводился сплошной перебор, в том числе и погибших от пожара деревьев. Это позволило определить сохранность (выживаемость) климатипов и естественный отпад деревьев к 45-летнему возрасту. Были измерены также таксационные показатели культур разного географического происхождения.

Предыдущий учет и измерения таксационных показателей на данном лесосеменном объекте проводились в 15-летнем возрасте, что позволило провести сравнительное ранжирование потомств в разном возрасте.

В результате исследования выявлено, что сохранность данных климатипов к 45-летнему возрасту варьирует от 40 до 64% (среднее 52,6%). При этом самая низкая сохранность (40%) характерна для сосны ольхонского климатипа, материнское насаждение которого, произрастает в наиболее жестких условиях дефицита тепла и влаги (табл. 2). Малое представительство в культурах — 1 ряд свидетельствует также о слабой выживаемости сосны ольхонского климатипа в условиях питомника.

Более устойчивы в условиях Минусинской лесостепи потомства шушенского и сузунского климатипов — из оптимальных для произрастания сосны районов Сибири, их сохранность составила 48–48,4%, что несколько ниже среднего для данной группы показателя. Наиболее устойчив климатип

Таблица 2

Географическое положение и климатическая характеристика районов происхождения материнских насаждений

Происхождение*		Координаты, град.-мин		Период с Т более 5 °С, дней	Сумма Т более 5 °С	Осадки за год, мм.
		с.ш.	в.д.			
Новосибирская	Сузунский	53-46	82-20	161	2300	460
Красноярский	Шушенский	53-21	91-48	160	2290	400
Иркутская	Черемховск	53-35	102-21	145	1883	406
Иркутская	Ольхонский	53-03	106-54	135	1526	197
Бурятия	Кяхтинский	50-22	106-27	156	2194	310
Читинская	Кыринский	49-34	111-58	149	1945	330
Читинская	Нерчинский	51-58	116-35	156	1667	314
Читинская	Читинский	52-03	113-46	145	2005	300
Амурская	Тыгдинский	53-06	126-21	153	2120	476

* Названия административных районов и лесхозов приведены на период создания географических культур.

из Читинской области (читинский) его сохранность составила 64%, ему уступают черемховский и кыринский климатипы — сохранность 55–58%, а также тыгдинский, кяхтинский, нерчинский климатипы сохранность 50–54%. Эти климатипы значительно удалены от района эксперимента и характеризуются более жестким, резко континентальным климатом. Коэффициент корреляции между показателями сохранности и среднестатистическими диаметрами потомств климатипов отражает несущественную отрицательную связь $r = -0,068$.

Таким образом, в группе исследуемых климатипов с характерными для них показателями сохранности и сформировавшейся густотой потомств, средние диаметры, за исключением сузунского климатипа ($D_{1,3} = 19,7$ см) различаются незначительно (табл. 3). Из сказанного выше следует, что по радиальному росту в 45-летнем возрасте лидирует сосна из среднеобских боров Западной Сибири (сузунский климатип). Межпопуляционная изменчивость средних диаметров находится на низком уровне ($CV = 5,8\%$). При этом наиболее слабо (от 16,0 до 17,6 см) варьирует исследуемый признак у сосны, представленной климатипами из районов Восточной Сибири и Дальнего Востока ($CV = 2,7\%$). Наиболее значимые уровни изменчивости соответствуют индивидуальным или внутривидовым типам изменчивости (табл. 3).

На примере полученных данных линейного и радиального роста обнаружено, что межпопуляционная изменчивость по высоте более значительна ($CV = 8,1\%$), чем по диаметру ($CV = 5,8\%$).

Средняя высота деревьев исследуемых климатипов, варьирует от 20 до 25,3 м, при этом наибольшие показатели высоты (24,9 и 25,3 м) характерны

Таблица 3

Рост и сохранность климатипов сосны в географических культурах в южной лесостепи Красноярского края

Климатип	Сохранность, %	H, м		V, %	P, %	D _{1,3} , см	V, %	P, %
		в 15 лет	в 45 лет					
Сузунский	48,4	5,5	24,9	11,1	2,1	19,7	29,3	4,0
Шушенский	48,1	4,8	23,8	7,6	1,5	17,0	16,9	3,0
Черемховский	58	4	20,0	8,1	1,6	16,6	19,3	3,2
Ольхонский	40	3,9	21,0	5,1	1,9	16,6	23,9	9,0
Кяхтинский	51	4,2	21,4	12,9	2,5	16,8	23,4	3,1
Кыринский	55	4,7	23,5	7,1	1,4	16,0	21,0	3,9
Нерчинский	50,4	4,5	20,9	12,3	2,2	17,1	23,4	2,4
Читинский	64,2	4,3	25,3	4,5	0,8	17,6	16,1	2,8
Тыгдинский	54,4	5	21,8	8,9	1,8	16,7	16,8	2,4

соответственно для климатипов Новосибирской обл. (сузунский климатип) и Читинской обл. (читинский климатип). Неплохой показатель линейного роста (высота 23,8 м) у местного шушенского климатипа из Красноярского края.

Условия произрастания материнских насаждений сузунского и шушенского климатипов (Новосибирская область и Красноярский край) представляют экологический и климатический оптимум в ареале сосны на территории Западной и Восточной Сибири (табл. 2). Напротив, материнские насаждения климатипов из Читинской области произрастают в более жестких условиях дефицита тепла и влаги, характерных для резко континентального климата.

Сравнительный анализ показал, что лучшим линейным ростом в условиях южной лесостепи, характеризуются не только климатипы из оптимальных условий (сузунский, шушенский и др.), но и менее теплообеспеченных, резко континентальных районов Восточной Сибири значительно удаленных по долготе от места выращивания. Например, кыринский климатип по линейному росту близок к шушенскому, а читинский климатип по данному показателю превосходит сузунский. Потомство кыринского климатипа при выращивании в более северном районе Красноярской лесостепи (возраст культур 31 год) демонстрирует средние темпы роста и удовлетворительную (41%) выживаемость (Новикова, 2002).

Снижение в процессе онтогенеза межпопуляционной изменчивости насаждений свидетельствует о сближении генотипического состава популяций по линейному росту: так в 15-летнем возрасте коэффициент вариации составил ($CV=11,3\%$), в 45-летнем возрасте — 8,1%. Корреляционная связь между показателями средних высот климатипов в 15-летнем и 45-летнем возрасте положительна. Средняя теснота связи, характеризуемая коэффициентом корреляции $R=0,58$, свидетельствует о частичной смене рангов по высоте большинства инорайонных климатипов.

Не изменились ранги шушенского (№3), кыринского (№4) климатипов. Снизился (на 1) ранг у сосны сузунского климатипа, в основном из-за присутствия (17,6%) деревьев низших ступеней толщины. Значительно — (на 5 единиц) повысился ранг по росту в высоту читинского климатипа, в основном, за счет отпада деревьев низших ступеней толщины.

Выводы

Показатели высоты и сохранности климатипов из Восточной Сибири и Дальнего Востока положительно коррелируют между собой, связь средней тесноты ($R=0,62$). Очевидно, ряд климатипов из восточных районов ареала при выращивании в условиях, близких к оптимальным для роста сосны, демонстрируют удовлетворительную устойчивость и высокие показатели линейного роста. Следует также сделать вывод о том, что при отсутствии лимитирования на природные ресурсы выживанию быстрорастущих особей способствует конкуренция за свет, формирующая в процессе отбора характерную структуру популяций.

Исходя из “закона рангового роста” древостоев (Маслаков, 1984), можно предположить, что в условиях конкуренции диагностика “лидеров” достаточно надежна не только по завершению периода кульминации прироста культур по высоте (Тараканов и др., 2001), но и по завершению формирования структуры насаждения под воздействием отбора и влиянием лимитирующих факторов среды.

Литература

1. Борисов А.А. Климаты СССР. М., Просвещение.— 1967.— 296 с.
2. Новикова Т.Н. Географические культуры и плантации сосны обыкновенной в лесостепных районах Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2002.— 26 с.
3. Маслаков Е.Л. Формирование сосновых молодняков. М.: Лесная пром-ть.— 1984.— 168 с.
4. Тараканов В.В. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири — Новосибирск: Наука.— 2001.— 230 с.
5. Черепнин В.Л. Основные типы леса Минусинского лесхоза и некоторые предложения по ведению хозяйства в них / В кн.: Вопросы лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока.— Красноярск.— 1959.— С. 129–135.

Резюме

Исследованы географические культуры сосны обыкновенной в южной лесостепи Красноярского края. Климатипы из Восточной Сибири в новых условиях различаются по устойчивости и росту в высоту. Наилучшими показателями выживаемости и роста в высоту характеризуется читинский климатип. Ольхонский климатип, произрастающий в pessимальных условиях в условиях южной лесостепи менее устойчив.

Provenance trial of *Pinus sylvestris* in southern part of Krasnoyarsk forest-steppe was investigated. East Syberian climatypes differ in resistance and height increment in the new climatic conditions. The best indices of survival and height increment are peculiar to chita climatyp. Olkhon climatyp, from the pessimal conditions in southern part forest-steppe is the least resistant.

ОПАЛКО А.І.^{1,2}, КОЦЮБА С.П.²

¹ Національний дендрологічний парк „Софіївка” НАН України
Україна, 20300, Умань, Черкаської обл., вул. Київська, 12А,
e-mail: opalko_a@ukr.net

² Уманський національний університет садівництва
Україна, 20305, Умань, Черкаської обл., п/в “Софіївка-5”,
e-mail: usau@usau.ic.ck.ua

СТАБІЛЬНІСТЬ УРОЖАЙНОСТІ ЯК КРИТЕРІЙ ЦІННОСТІ НОВИХ ГІБРИДІВ КУКУРУДЗИ

Кукурудза була інтродукована в Європу у 1492–1493 рр. після повернення Х. Колумба з першої експедиції до Нового Світу [11]. Це мабуть найбільш окультурена рослина. За історичної доби селекція кукурудзи, як і решти культивованих рослин, впродовж тривалого часу орієнтувалась на генотипи з максимальною потенційною продуктивністю. Однак у середовищі селекціонерів і генетиків склалося переконання, що у процесі багаторазового добору генотипів з комплексами переважно рецесивних генів, які контролюють потенційну продуктивність, поліморфізм вихідного матеріалу зменшується з рівнобіжним зменшенням адаптивності [4, 6]. Ця на перший погляд апіорна теза нещодавно була ревізована [8] з посиланням на власні спостереження й авторитетні джерела [1, 3, 12, 18]. Ще в 1893 р. німецький ботанік А. Шульц [18] звернув увагу на те, що сучасні (на той час) ареали рослин не відображали їхні потенційні адаптаційні можливості. Сумніви в досконалості теорії кліматичних аналогів висловлював М.І. Вавилов [1], а при уважному аналізі першоджерел еволюційної теорії стає очевидним, що за Ч. Дарвіном [12] саме внаслідок виконуваного селекціонером штучного добору мінливість одомашнених видів може зростати, однак переважно за ознаками, які були предметом безпосереднього добору, майже не впливаючи на решту ознак. А.М. Гродзінський [3] пояснював пристосувальні реакції інтродукованих рослин надлишком спадкової інформації, яка проявляється в фенотипі інтродуцентів у нових умовах. Побоювання втрати генетичного різноманіття *Zea mays* L. спонукало до розробки глобальної стратегії його збереження [14] і ряду національних програм [12, 15–17].

З розвитком селекції на гетерозис і поширенням міжлінійних гібридів поліморфізм інбредних ліній як компонентів гетерозисних гібридів різко зменшився. У більшості організмів, які розмножуються статевим способом, близькоспоріднене схрещування (інбридинг) спричинює підвищення рівня гомозиготності. Механізм такої гомозиготизації знайшов своє пояснення у працях Г. Менделя та численних його послідовників [2, 5, 10, 15]. Підвищення рівня гомозиготності може супроводжуватись інбредною депресією, яка насамперед стосується адаптивності.

У селекційних програмах створення нових гетерозисних гібридів кукурудзи передбачається обов’язкове врахування параметрів стабільності продуктивності, що безпосередньо зв’язано з адаптивністю [4], як самих

гетерозисних гібридів, так і інбредних ліній — компонентів цих гібридів [7]. Подальший розвиток ідей адаптивності сприяв наповненню новим змістом поняття антропоадаптивності [6, 10] як спроможності генотипу відповідати потребам виробника, переробника і споживача біологічної продукції. Екологічна стабільність гібридів, їхня стійкість щодо коливань агрокліматичних умов як здатність формувати високі врожаї у сприятливих умовах за незначного зменшення кількості і якості врожаю у несприятливі роки стала головним критерієм оцінювання і добору.

Матеріали і методи

Дослідження проводили у 2003–2009 рр. на селекційній ділянці кафедри генетики, селекції рослин та біотехнології Уманського національного університету садівництва (УНУС). Згідно Фізико-географічного районування України [9] дослідні поля УНУС розташовані у Центральнопридніпровській височинній області Подільсько-Придніпровського краю Лісостепової Зони України в типових для цієї зони умовах.

Застосовували загальноживані методики з власними модифікаціями [5, 7]. Оцінку комбінаційної здатності виконували в діалельних схрещуваннях за четвертим методом першої моделі Гріфінга [5]. Внаслідок вивчення 128 інбредних ліній вітчизняної та зарубіжної селекції у 2004–2006 рр. було відібрано за найвищими ефектами комбінаційної здатності (ЗКЗ і СКЗ) інтродуковані — ВІР44 (Росія), Со125 (Канада), F115 (Франція) і вітчизняні інбредні лінії — Ум331, Ур273 і Чк73, про які ми вже повідомляли [7]. Продуктивність отриманих гібридів порівнювали зі стандартами — Петрівський 169 СВ та Р 3978. Показник врожайності зерна перераховували на 14 відсоткову вологість.

Результати та обговорення

У середньому за роки досліджень найвищу врожайність зерна забезпечили гібриди Ум331×Со125 та Ум331×ВІР44 з показниками 12,05 та 11,95 т/га, що майже у півтора рази більше кращого стандарту Петрівський 169СВ. Гібрид F115×Ур273 стабільно перевищував кращий стандарт на 20%, що позитивно характеризує згадану комбінацію (табл. 1).

Гібриди Ум331×ВІР44 та Ум331×Со125 мало відрізнялись за середньою врожайністю, однак Ум331×ВІР44 у гіршому за сезонним розподілом вологи році знизив урожай на 1,7 т/га. Р 3978 у несприятливий рік зменшив урожайність майже на 2 т/га, що було найгіршим показником у досліді.

Подальший розрахунок параметрів адаптивної здатності, стабільності, селекційної цінності та коефіцієнтів регресії (ϵ_i) і нелінійності (l_{gi}) показників стійкості підтвердив переваги Ум331×Со125, який характеризувався стабільним ступенем стійкості реалізації адитивного ефекту генотипу та середовища (табл. 2).

За рівнем стабільності досліджувані генотипи було об'єднано в три групи: високастабільні (низький показник σ_{CA3i}^2 і $\epsilon_i \gg 1$); середньопластичний тип — σ_{CA3i}^2 близька до середньої, а $\epsilon_i = 1$; інтенсивного типу з сильною реакцією на зміну умов вирощування (висока σ_{CA3i}^2 і $\epsilon_i \geq 1$).

Таблиця 1

Врожайність кращих гетерозисних гібридів кукурудзи, т/га

Гібрид	Урожайність за роками		Середнє	± до стандарту Петрівський 169 СВ	% від стандарту Петрівський 169 СВ
	2008 р.	2009 р.			
Петрівський 169 СВ (st. 1)	8,50	8,25	8,38	0	0
P 3978(st. 2)	8,73	6,64	7,68	-0,66	91,65
Ум331×Со125	12,10	12,00	12,05	+3,67	143,79
Ум331×ВІР44	12,80	11,10	11,95	+3,57	142,60
Чк73×Ур273	8,63	8,18	8,40	+0,02	100,23
F115×Ур273	10,10	10,10	10,10	+1,72	120,52
Середнє	10,14	9,38	9,76		
НІР _{0,95}	2,48	1,63			

Таблиця 2

Параметри адаптивної здатності, стабільності та селекційної цінності кращих гібридів за ознакою “урожай сухого зерна” (2008–2009 рр.)

Параметр	Петрівський 169 СВ	P 3978	Ум331× Со125	Ум331× ВІР44	Чк73× Ур273	F115× Ур273
Ефект ЗАЗ	-0,70	-1,40	2,67	1,90	-1,85	-0,61
Ранг ЗАЗ	4	5	1	2	6	3
Варіанса САЗ, ($\sigma^2_{САЗ}$)	2,80	1,88	3,28	6,57	3,55	2,35
Відносна стабільність (S_{gi} , %)	16,0	17,8	16,7	23,3	26,0	17,3
Ранг S_{gi} %	1	4	2	5	6	3
Коефіцієнт регресії (ϵ_i)	0,11	0,97	0,36	1,72	1,29	0,56
Коефіцієнт нелінійності, (l_{gi})	1,95	0,93	2,29	3,24	1,75	2,64
СЦГ	8,38	3,33	11,75	2,84	1,25	1,43
Ранг СЦГ	2	3	1	4	6	5
Сума рангів	7	12	4	11	18	11

Примітка: Ефект ЗАЗ = ± т/га від середнього популяційного ефекту 9,08.

До групи високостабільних віднесено гібриди Ум331×Со125, F115×Ур273 та Петрівський 169 СВ, що характеризувались низькою реакцією на коливання умов середовища, однак вони не забезпечили бажаного відгуку на покращення умов вирощування. P 3978 характеризувався середньою нормою реакції і $\epsilon_i=0,97$, що близько $\epsilon_i=1$, тому його віднесено до середньопластичного типу. Дані гібриди здатні успішно пристосовуватись до змінних умов середовища. Більш чутливими до коливань умов вирощування були

гібриди третьої групи Ум331×ВІР44 та Чк73×Ур273. Найвищий ефект ЗАЗ був у гібридних комбінацій Ум331×Со125 та Ум331×ВІР44, однак ранг селекційної цінності генотипу був вищим у гібрида Ум331×Со125.

За сумою рангів вивчені гібриди розташувались у такому порядку: Ум331×Со125, Петрівський 169 СВ, Ум331×ВІР44, F115×Ур273, Р 3978 і Чк73×Ур273. Ранжуючи ці ж гібриди в порядку зменшення середньої врожайності отримуємо дещо інше розташування: Ум331×Со125, Ум331×ВІР44, F115×Ур273, Чк73×Ур273, Петрівський 169 СВ, Р 3978. При цьому першу позицію в обох рядах посів гібрид Ум331×Со125, що дає підстави визнати його кращим. Відомий гібрид Петрівський 169 СВ поступався за середньою врожайністю новим гібридам, однак сума рангів стабільності вказую на неповністю вичерпаний потенціал цього гібрида.

Висновок

Всебічний аналіз комплексу параметрів продуктивності та адаптивної здатності нових гібридних комбінацій та районованих гібридів-стандартів кукурудзи дав змогу виділити кращий — Ум331×Со125, який готується до подання на його включення до Державного сортовипробування.

Література

1. *Вавилов Н.И.* Ботанико-географические основы селекции.— М.; Л.: Гос. изд-во совх. и колх. лит-ры, 1935.— 60 с.
2. *Вавилов Н.И.* Менделизм и его значение в биологии и агрономии // Мендель Г. Опытты над растительными гибридами.— М.: Наука, 1965.— С. 98–106.
3. *Гродзінський А.М.* До системи уявлень про інтродукцію та акліматизацію рослин // Інтродукція та акліматизація рослин на Україні.— К., 1978.— Вип.12.— С. 3–7.
4. *Жученко А.А.* Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы).— М.: РУДН, 2001.— Т.1.— 780 с.
5. *Литун П.П., Проскурин Н.В.* Генетика количественных признаков. Генетические скрещивания и генетический анализ: Учебное пособие.— Харьков: ХГАУ им. В.В. Докучаева, 1992.— 96 с.
6. *Опалко А.И., Опалко О.А.* Проблема повышения антропоадаптивного потенциала культурных растений // Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем: Мат. VIII Международ. науч. экологической конф. (Белгород, 27–29 сентября 2004 г.).— Белгород: Изд-во БелГУ, 2004.— С. 152–153.
7. *Опалко А.И., Савченко С.П.* Селекційна цінність інбредних ліній та отриманих на їхній основі гетерозисних гібридів кукурудзи уманської селекції // Зб. наук. пр. НДП “Софіївка” НАН України.— 2006.— Вип.2.— С. 123–132.
8. *Термена Б.К.* Значення генотипічної мінливості в аспекті адаптаційної здатності рослин // Інтродукція рослин.— 2009.— №1.— С. 29–32.
9. *Фізико-географічне районування* // Національний атлас України.— К.: ДНВП “Картографія”, 2007.— С. 228–229.
10. *Яценко А.О., Опалко А.И.* Напрями і перспективи селекції культурних рослин // Еволюція рослинного світу в природному і культигенному середовищі: Зб. тез доп. Міжнарод. наук. конф. “Еволюція рослинного світу в природному і культигенному середовищі”, присвяченої 200-річчю зо дня народження Чарльза Дарвіна (20–23 жовтня 2009 р.).— Умань: НДП “Софіївка” НАН України, 2009.— С. 128–129.
11. *Brandolini A., Brandolini A.* Classification of Italian maize (*Zea mais* L.) germplasm // Plant Genetic Resources Newsletter.—2001.— №126.— P. 1–11.

12. *Darwin Ch.* On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life.— London: John Murray, 1859.— 502 p.

13. *Eschholz T.W., Peter R., Stamp P., Hund A.* Genetic diversity of Swiss maize (*Zea mays* L. ssp. *mays*) assessed with individuals and bulks on agarose gels // *Genetic Resources and Crop Evolution*.— 2008.— Vol.55, №7.— P. 971–983.

14. *Global strategy for the ex situ conservation and Utilization of Maize Germplasm* September 2007.— 62 p.

15. *Holland J.B.* Increasing Yield // *Handbook of Maize: Its Biology*.— N.Y.: Springer, 2008.— P. 469–482.

16. *Peter R., Eschholz T.W., Stamp P., Liedgens M.* Swiss maize landraces — Early vigour adaptation to cool conditions // *Acta Agronomica Hungarica*.— 2006.— Vol.54, №3.— P. 329–336.

17. *Reif J.C., Fischer S., Schrag T.A., Lamkey K.R., Klein D., Dhillon B.S., Utz H.F., Melchinger A.E.* Broadening the genetic base of European maize heterotic pools with US Cornbelt germplasm using field and molecular marker data // *Theoretical and Applied Genetics*.— 2010.— Vol.120, №2.— P. 301–310.

18. *Schultz A.* Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Aus gange der Tertiärperiode: Inaug-Diss.— Halle, 1893.— 32 s.

Резюме

Вивчали врожайність і параметри адаптивної здатності, стабільності, селекційної цінності, а також коефіцієнти регресії (ϵ) і нелінійності (I_{gr}) як показників стійкості гібридів кукурудзи. Кращий за продуктивністю і стабільністю гібрид Ум331ХСо125 готується до подання на включення до Державного сортовипробування.

Изучали урожайность и параметры адаптивной способности, стабильности, селекционной ценности, а также коэффициенты регрессии (ϵ) и нелинейности (I_{gr}) как показатели устойчивости гибридов кукурузы. Лучший за продуктивностью и стабильностью гибрид Ум331ХСо125 готовится к представлению на включение в Государственное сортоиспытание.

The productivity and parameters of adaptive ability, stability, selection value and also coefficients of regression (ϵ) and nonlinearity (I_{gr}) as indexes of maize hybrids firmness were studied. The best after the productivity and stability the hybrid of Um331ХСо125 prepares to presentation on including to State strain testing.

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

¹ *Институт цитологии и генетики СО РАН
Россия, 630090, Новосибирск, пр. Лаврентьева, 10
e-mail: Svetlana-poznyak@rambler.ru*

² *Новосибирский Государственный Аграрный Университет, МСХ РФ
Россия, 630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160*

АПОЗИГОТИЧЕСКАЯ РЕПРОДУКЦИЯ СЕМЯН У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ В ДВУХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЗОНАХ

Свекла — перекрестно опыляющееся растение, которой присуще открытое цветение и обилие пыльцы, легко разносимой ветром. Как полагают специалисты в области эмбриологии растений, семена у свеклы возникают в результате двойного оплодотворения [1–3]. Такой тип семенной репродук-

ции в литературе называют двуродительским (гамоспермным или зиготическим) [4]. Одновременно было установлено, что семена у сахарной свеклы можно получать без участия пыльцевого родителя [5–8]. Этот тип семенной репродукции в литературе называют одnorodительским (агамоспермным или апозиготическим) [4]. Было показано, что при апозиготической репродукции растения сахарной свеклы могут формировать достаточно большое число семян, сопоставимое с числом семян, формирующихся при перекрестном оплодотворении [9].

Сахарная свекла — двулетнее растение: в первый год жизни образует корнеплод, цветоносные побеги и цветки формирует на второй. С ботанической точки зрения плод у сахарной свеклы представляет собой односемянную коробочку. У свеклы следует различать отдельные плоды и сросшиеся (соплодия-клубочки), образующиеся в результате срастания завязей нескольких цветков. Чаще всего клубочек состоит из 2–3-х, реже 4-х или более плодов. В каждом плодике содержится одно семя, но иногда, вследствие многосемяпочковости цветков, вместо одного можно обнаружить два или три семени. Из многосемяпочковых цветков формируются многосемянные плоды, а из односемяпочковых — односемянные [10]. В свою очередь, одно свекловичное семя может иметь два или большее число зародышей (полиэмбриония). Семена с двумя и с большим числом зародышей встречаются как у многоростковой, так и у одностростковой свеклы [2].

Существует множество причин, по которым семена могут дать дефектные проростки. При недоразвитом и аномальном эндосперме семязпочка не дает полноценного семени. Если плод развивается из неоплодотворенного цветка (явление партенокарпии), то он вообще не будет содержать семени или же содержать семена без зародышей. Различают автономную (плод развивается без опыления и оплодотворения цветка) и стимулятивную (образованию плода предшествует раздражение рыльца цветка чужеродной пылью) партенокарпию [11].

Известно, что условия выращивания оказывают сильное влияние на качество семян свеклы. В частности, они влияют на массу 1000 плодов, долю нормально сформированных и долю дегенерирующих в ходе развития семян [3]. Эти особенности эмбрио- и морфогенеза плодов и семян сахарной свеклы, описаны для растений, репродуцирующих семена зиготическим способом. По нашему мнению, аналогичное влияние условия произрастания должны оказывать и на качество семян и плодов при апозиготическом способе репродукции.

Целями настоящей работы были: а) сравнение семенной продуктивности у гибридных растений сахарной свеклы, размножаемых апозиготически в контрастных экологических условиях; б) анализ изменчивости долей агамоспермных семян и партенокарпических плодов в полученных семенных партиях.

Материал и методы

В качестве материала для исследования использовали гибриды сахарной свеклы зарубежной селекции, полученные на основе ЦМС: “Ленура” (2n) и

“Ирис” (3п), любезно предоставленные сотрудниками КазНИИЗиР, РК. Весной 2009 года корнеплоды были разрезаны пополам. Полученные половинки высадили в двух географических точках с контрастными почвенно-климатическими условиями: в г. Талдыкоргане (44°с.ш.), и в г. Новосибирске (54°с.ш.). В обеих зонах экспериментальные растения размножали на изолированных участках в беспыльцевом режиме. В период цветения было установлено, что оба гибрида формируют полностью летальную пыльцу (фенотип $mc0$). Растения убирала индивидуально, затем определяли массу плодов с одного растения в каждой экологической точке. Сравнению подлежали результаты завязывания семян и плодов у генетически идентичных растений.

Определение долей агамоспермных семян и партенокарпических плодов. Доли агамоспермных семян и партенокарпических плодов можно учесть, проведя анализ всхожести семенных партий. Для учета всхожести от каждого растения было взято 100 штук соплодий. Семена промывали в проточной воде (2 суток) для освобождения от ингибиторов, затем помещали в термостат ($T=25\text{ }^{\circ}\text{C}$). Подсчет проросших соплодий проводили на 3-и сутки после закладки в термостат, окончательный — на 10-е сутки. Плод, давший хотя бы один нормальный проросток, относили к группе плодов с агамоспермными семенами, плоды, не давшие проростков в течение 10 дней относили к партенокарпическим.

Статистическая оценка экспериментального материала. Для сравнения значений числа плодов, завязавшихся на одном растении в каждой географической точке, находили средние геометрические и их ошибки по обоим гибридам. Оценка существенности или достоверности различий, наблюдаемых между двумя средними геометрическими, проводилась с помощью t -критерия Стьюдента [12]. Для сравнения доли партенокарпических плодов у клоновых растений использовали u -критерий Фишера [13].

Результаты и обсуждение

Результаты учета завязываемости семян и плодов у исследуемых гибридов сахарной свеклы в двух экологических зонах (г. Талдыкорган и г. Новосибирск) представлены в таблице 1. В зависимости от места выращивания между образцами-клонами наблюдались резкие различия по числу плодов, завязавшихся в среднем на одно растение (табл. 1, столбец 3). Так, у гибрида “Ленура” в Новосибирске этот показатель в 1,9 раза выше (38 263 шт.), чем у его клонов в Талдыкоргане (20 045 шт). Подобную же картину наблюдали и у гибрида “Ирис”: среднее число плодов, сформированных на растениях в Новосибирске (23620 шт.), было почти в 3 раза выше, чем в Талдыкоргане (8848 шт.). Различия между средними геометрическими значениями числа плодов на растениях (табл. 1, столбец 6) статистически достоверны ($t_{\text{н}}=5,02$; $t_{\text{н}}=5,92$ с вероятностью $P<0,999$).

Погодные условия в г. Талдыкоргане и г. Новосибирске резко различаются. Относительно небольшое количество осадков, высокие летние температуры воздуха в период эмбриогенеза в районе г. Талдыкоргана, не могли

Таблица 1

Семенная продуктивность клоновых растений пыльцестерильных гибридов “Ленура” и “Ирис”, выращенных в г. Талдыкоргане и г. Новосибирске

Гибриды	Число растений в выборке	Среднее число плодов на растениях			Среднее геометрическое числа плодов		
		всего	из них		всего	из них	
			агамо	партено		агамо	партено
1	2	3	4	5	6	7	8
Ленура 1*	30	20045	7772	12273	9,62±0,17	8,64±0,19	9,10±0,18
Ленура 2*	30	38263	17967	20269	10,51±0,05	9,73±0,07	9,87±0,06
Ирис 1*	27	8848	3355	5493	8,77±0,16	7,78±0,17	8,25±0,17
Ирис 2*	27	23520	7476	16044	9,92±0,11	8,72±0,13	9,51±0,12

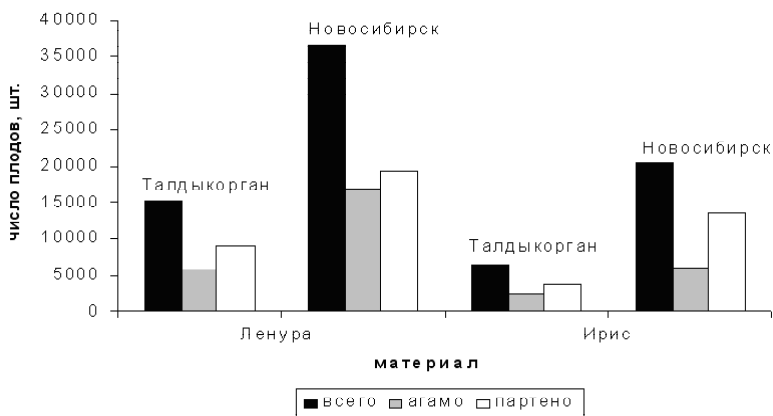
1 — Талдыкорган, РК; 2 — Новосибирск, РФ.

не отразиться на числе завязавшихся плодов и семян на опытных растениях. На это обстоятельство (роль погодных условий на семенную продуктивность) обращали внимание все свекловоды. Так еще в 1930-е гг. М.Г. Бордонос писала: “у растений, выросших в одних и тех же условиях, варьирование в пределах одного и того же генотипа числа цветков в клубочке очень близко. Но при изменении внешних условий (влага, питание, количество света и пр.) изменчивость числа цветков в клубочке у одного и того же генотипа сильно меняется, причем число цветков уменьшается при неблагоприятных условиях развития” [14]. А, как известно, строение цветков, соцветий и число цветков в соцветиях на растениях определяют потенциал плодовитости, т.е. характер эмбриогенеза семян, их способность давать начало новым растительным поколениям [10].

Помимо различий в общем числе плодов на растениях, образцы-клоны отличались друг от друга по соотношению партенокарпических плодов и плодов с агамоспермными семенами. Так, доля партенокарпических плодов у гибрида “Ленура” в Новосибирске составила 53,40%, а в Талдыкоргане — 60,25%. Сходные результаты и у гибрида “Ирис” — 66,98% в Новосибирске, 61,08% в Талдыкоргане. В обеих зонах выращивания доля партенокарпических плодов выше, чем доля плодов с агамоспермными семенами (рис. 1).

Также нами проведена оценка различий в долях партенокарпических плодов по каждой паре в отдельности с помощью параметрического *u*-критерия Фишера. У гибрида Ленура только у 3-х сравниваемых пар растений отсутствовали различия в долях партенокарпических плодов, тогда как у остальных пар различия были высоко достоверными ($P=0,99$). Аналогичный результат получен и по гибриду “Ирис”: в 23 парах из 24-х различия были высоко достоверны ($P=0,99$). Отсюда следует, что соотношение партенокарпических и агамоспермных плодов на растениях — показатель, в большей

Рис.1 Сравнение семенной продуктивности у гибридов Ленура и Ирис



степени зависящий от условий выращивания, чем от генотипа самого растения.

Таким образом, показано, что растения сахарной свеклы способны продуцировать жизнеспособные семена при апозиготическом способе семенной репродукции в широком диапазоне экологических условий. Однако, уровень семенной продуктивности, также как и доля партенокарпических плодов на растениях свеклы, в значительной степени подвержены воздействию условий выращивания.

Данная работа выполнена при поддержке Интеграционного гранта СО РАН №99 и гранта РФФИ 10-04-00697.

Литература

1. Харченко-Савицкая Е.И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы // Свекловодство.— Т.1.— Киев: Госсельхозиздат.— 1940.— С. 453–550.
2. Карпенко П.В. Свекловодство.— М.: Колос.— 1964.— С. 28–33.
3. Зайковская Н.Э. Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы // Биология и селекция сахарной свеклы.— М.: Колос.— 1968.— С. 137–207.
4. Малецкий С.И. Апозиготический способ семенной репродукции у растений // Биномиальные распределения в генетических исследованиях на растениях.— Новосибирск.— ИЦиГ СО РАН.— 2000.— С. 56–60.
5. Ширяева Э.И., Ярмолюк Г.И., Кулик А.Г. Апомиксис у сахарной свеклы // Цитогенетические и цитозембриологические исследования в селекции сахарной свеклы.— Киев.— 1988.— С. 28–38.
6. Малецкий С.И., Малецкая Е.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика.— 1996.— Т.32, №12.— С. 1643–1650.
7. Сеилова Л.Б. Апомиксис у сахарной свеклы и его использование в практической селекции.— Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Алматы.— 1996.— 44 с.
8. Богомолов М.А. Апомиксис и его роль в селекции сахарной свеклы // Сах. свёкла.— 2005.— №8.— С. 19–21.

9. С.С. Юданова, С.И. Позняк, Е.И. Малецкая. Семенная продуктивность диплоидной линии СОАН-5 при апозиготическом способе репродукции // Сборник научных трудов: “Фактори експериментальної еволюції організмів”.— Том 6.— К.: “Логос”.— 2009.— С. 101–105.

10. Малецкий С.И., Шавруков Ю.Н., Венрев С.Г. и др. Одноростковость свеклы (эмбриология, генетика, селекция).— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние.— 1988.— 168 с.

12. Биологический энциклопедический словарь.— М: “Советская энциклопедия”.— 1989.— 864 с.

12. Лакин Г.Ф. Биометрия.— М: “Высшая Школа”.— 1968.— 284 с.

13. Урбах В.Ю. Биометрические методы.— М: “Наука”.— 1964.— 415 с.

14. Бордонос М.Г. Характер расщепления и некоторые особенности свекло-вычных высадков с одноцветковыми семенами // Селекция и семеноводство.— 1938.— №6.— С. 24–27.

Резюме

В статье рассматривается влияние условий выращивания на семенную продуктивность гибридов сахарной свеклы при апозиготической репродукции. Показано, что при апозиготии гибриды могут продуцировать жизнеспособные семена, вне зависимости от зоны выращивания. Уровень семенной продуктивности, также как и доля партенокарпических плодов, в значительной степени зависят от условий выращивания.

The influence of growing conditions on sugar beet hybrid seed productivity under apozygotic reproduction is considered in the paper. It is shown that hybrids are able to produce viable apozygotal seeds irrespective of the region of cultivation. The level of seed productivity as well as the share of parthenocarpic seeds strongly depends on the growing conditions.

САЛОГУБ А.М., ЛАДИКА В.І., ХМЕЛЬНИЧИЙ Л.М.

Сумський національний аграрний університет,

Україна, 40021, м. Суми, вул. Кірова, 160.

e-mail: khmelnychy@rambler.ru

УСПАДКОВУВАНІСТЬ ЕКСТЕР’ЄРНОГО ТИПУ КОРІВ УКРАЇНСЬКОЇ ЧОРНО-РЯБОЇ МОЛОЧНОЇ ПОРОДИ

Ефективність селекції ознак, що мають полігенне успадкування, лімітується головним чином ступенем їхньої успадкованості — генетичною часткою в загальній фенотиповій мінливості ознаки, яка передається нащадкам. Коефіцієнт успадкованості є обов’язковою складовою будь-яких методів обчислення ефекту селекції та багатьох селекційних індексів, на ньому ґрунтується планування методів добору та підбору, що зумовлює необхідність та важливість визначення цієї константи популяційної генетики за тією чи іншою селекціонованою ознакою [2].

Оскільки кількісні ознаки, що детермінуються полімерними (адитивними) генами, успадковуються за проміжним типом, селекція за ними істотно ускладнюється. Лінійні статі екстер'єру корів молочної худоби також відносяться до кількісних ознак полігенного успадкування, тому ефективність добору та підбору, спрямованого на генетичне поліпшення популяції тварин за екстер'єрним типом, значною мірою буде залежати від ступеня їхньої успадкованості.

Результати численних досліджень корів молочної худоби, оцінених за методикою лінійної класифікації, засвідчили досить широкий розмах мінливості коефіцієнтів успадкованості як за груповими, так і за окремими описовими ознаками екстер'єру. Ширина спектру мінливості величин коефіцієнтів успадкованості лінійних статей будови тіла та вимені зафіксована від досить низьких ($h^2=0,04$), до дуже високих ($h^2=0,74$), залежно від впливу паратипових факторів, ступеня відселекціонованості стада за екстер'єром, ефективності добору бугаїв-плідників оцінених за екстер'єрним типом їхніх дочок, породи і методу обчислення [3–6, 9–11, 13].

Таким чином, вітчизняний та зарубіжний досвід показує, що успадкованість лінійних ознак екстер'єру корів молочної худоби має значну варіативність, яка залежить від паратипових та генотипових чинників. Враховуючи, що новий метод лінійної класифікації використовується у масиві новоствореного сумського типу української чорно-рябої молочної породи вперше, слід детально провести моніторинг щодо рівня селекційно-генетичних параметрів лінійних ознак в межах досліджуваних селекційних стад.

Матеріали та методи

Досліджувались оцінені за методикою лінійної класифікації [1] тварини провідних племінних господарств Сумського району — племінного заводу ТОВ “Владана” та племінного репродуктора ТОВ АФ “Косівщинська” з розведення сумського типу української чорно-рябої молочної худоби. Коефіцієнти успадкованості лінійних ознак у межах підконтрольних стад виходили через співвідношення факторіальної дисперсії до загальної в однофакторному комплексі з градацією бугаїв-плідників, кількість яких у дисперсійному комплексі стада ПЗ “Владана” становила 21 голову, а стада ПР АФ “Косівщинська” — 30 голів, за методиками Н.А. Плохинского [8] та Е.К. Меркурьевой [7] на ЕОМ з використанням програмного забезпечення.

Результати досліджень

Фахівці голштинської асоціації США [12] переконані, що за величини успадкованості лінійної ознаки на рівні показника 0,10 і менше, очікувати істотний генетичний прогрес стада не варто. Порівнюючи ступені успадкованості лінійних статей екстер'єру корів-первісток сумського типу української чорно-рябої молочної породи, що наведені у таблиці, можна спостерігати істотну мінливість коефіцієнтів як у межах кожного окремого стада, так і в порівнянні між ними.

У господарстві ТОВ “Владана”, яке має вищий статус — племінний завод, тварини характеризуються кращими показниками за оцінкою типу (82,0 бали)

та молочною продуктивністю за надосем (5207 кг) у порівнянні з тваринами племінного репродуктора АФ “Косівщинська”, у тварин якого ці показники відповідно становлять 80,7 бала та 3523 кг. Разом з тим коефіцієнти успадкованості екстер’єрних ознак у корів-первісток племінного заводу “Владана” істотно нижчі у порівнянні з ровесницями племінного репродуктора АФ “Косівщинська”, окремі із яких мають нижчий рівень коефіцієнтів за 0,10, а інші варіюють у межах від 0,101, за описовою ознакою висоти заднього прикріплення вимені, до 0,205 — за ознакою глибини тулуба.

За результатами дисперсійного аналізу частка спадковості бугаїв-плідників у загальній мінливості лінійних ознак екстер’єру корів-первісток у стаді ПР АФ “Косівщинська” порівняно вища і становила щонайменше 0,109 ($F=0,57$) за ознакою довжини дійок та найбільше — 0,296 ($F=1,96$) за ознакою глибини вимені.

Таблиця

Успадкованість лінійних ознак екстер’єру корів-первісток сумського типу української чорно-рябої молочної породи

Ознака екстер’єру	ПЗ “Владана”		ПР “Косівщинська”	
	h ²	F	h ²	F
Градація/об’єм вибірки	21/173		30/165	
Комплекс ознак, що характеризує:				
молочний тип	0,128	1,04	0,178	1,01
тулуб	0,083	0,64	0,141	0,77
кінцівки	0,082	0,64	0,176	1,00
вим’я	0,166	1,41	0,229	1,38
Загальна оцінка	0,135	1,11	0,208	1,22
Описові ознаки:				
висота	0,086	0,67	0,230	1,39
глибина тулуба	0,205	1,83	0,287	1,87
положення заду	0,122	0,98	0,182	1,04
ширина заду	0,163	1,38	0,237	1,44
кут скакального суглоба	0,153	1,28	0,245	1,51
ратиці	0,113	0,90	0,170	0,96
переднє прикріплення вимені	0,127	1,03	0,265	1,68
заднє прикріплення вимені	0,101	0,80	0,261	1,65
центральна зв’язка	0,151	1,26	0,169	0,95
глибина вимені	0,090	0,70	0,296	1,96
розміщення дійок	0,068	0,52	0,268	1,70
довжина дійок	0,067	0,51	0,109	0,57
міцність	0,102	0,79	0,197	1,15
молочний характер	0,136	1,11	0,274	1,75

Загалом низькі показники коефіцієнтів успадкованості статей будови тіла та вимені корів сумського типу української чорно-рябої молочної породи в обох стадах пояснюються відсутністю до цього часу їхньої оцінки за новою методикою лінійної класифікації та, з урахуванням її показників, проведенням добору та підбору тварин, а в цілому селекції за екстер'єром на відповідному рівні, як це запроваджено у країнах світу з високорозвиненим молочним скотарством.

Високий рівень мінливості лінійних ознак корів стада ПЗ “Владана”, не дивлячись на істотно вищу оцінку, вплинув на зниження у них коефіцієнтів успадкованості у порівнянні з ровесницями ПР АФ “Косівщинська”. Значна мінливість більшості лінійних оцінюваних ознак у межах стад свідчить про низьку консолідованість підконтрольного поголів'я тварин за екстер'єрним типом. Звідси виникає закономірний висновок, що розроблена та запроваджена система лінійної оцінки екстер'єру корів української чорно-рябої молочної породи дозволяє об'єктивно оцінити тварин за типом будови тіла та якістю вимені, забезпечивши ефективну селекцію молочної худоби у напрямі поліпшення екстер'єрних ознак та продуктивності. Для сприяння цього необхідно запровадити комплекс селекційних заходів, які дозволять істотно збільшити успадкованість лінійних ознак.

Висновки

Встановлені ступені коефіцієнтів успадкованості ознак екстер'єру свідчать про відповідний рівень селекції корів за типом, адекватно характеризуючи їхню генетичну мінливість у загальній фенотиповій різноманітності популяції за будовою тіла. Селекціонери молочної худоби мають змогу швидше досягти поставленої мети за умов цілеспрямованого добору тварин за показниками лінійної оцінки, що мають високий рівень успадкованості.

Література

1. *Бащенко М.* Лінійна оцінка екстер'єру корів молочних порід / М. Башенко, Л. Хмельничий // Тваринництво України.— 1998.— №10.— С. 9–12.
2. *Буркат В.П.* Лінійна оцінка корів за типом / В.П. Буркат, Ю.П. Полупан, І.В. Йовенко.— К.: Аграрна наука, 2004.— 88 с.
3. *Дубін А.М.* Лінійна оцінка екстер'єру корів червоно-рябої молочної породи / А.М. Дубін, В.П. Буркат // Розведення і генетика тварин.— К.: Науковий світ.— 1995.— Вип.27.— С. 21–24.
4. *Зубець М.В.* Методи і значення екстер'єрної оцінки молочної худоби / М.В. Зубець, Ю.П. Полупан // Матеріали н.-в. конф. “Нові методи селекції і відтворення високопродуктивних порід і типів тварин”.— К.: Асоціація “Україна”.— 1996.— С. 74–75.
5. *Логинов Ж.* Глазомерная оценка экстерьера молочных коров и связь ее с продуктивностью / Ж. Логинов, Н. Шишкина // Молочное и мясное скотоводство.— 1997.— №5.— С. 11–14.
6. *Логинов Ж.Г.* Оценка и отбор быков-производителей по комплексу признаков / Ж.Г. Логинов // Зоотехния.— 1998.— №7.— С. 2–5.
7. *Меркурьева Е.К.* Генетические основы селекции в скотоводстве.— М.: Колос, 1977.— 240 с.

8. *Плохинский Н.А.* Руководство по биометрии для зоотехников.— М.: Колос, 1969.— 256 с.

9. *Рубан С.Ю.* Использование линейной оценки показателей экстерьера дочерей быков украинской красно-пестрой породы для выведения животных желательного типа / С.Ю. Рубан, Н.Г. Дорошкевич // Методи створення порід і використання с.-г. тварин.— Харків, 1998.— С. 68–71.

10. *Хмельничий Л.М.* Успадковуваність лінійних ознак екстер'єру / Л.М. Хмельничий // Науковий вісник Львівської націон. акад. вет. медицини ім. С.З. Гжицького.— Львів.— 2004.— Т.6(3).— Ч.5.— С. 58–62.

11. *Lin C.Y.* Intercorrelations among milk production traits and body and udder measurements in Holstein heifers / C.Y. Lin, A.J. Lee, A.J. McAllister // J. Dairy Sc.— 1987.— V.70.— №11.— P. 2385–2393.

12. *Linear type evaluations* // Holstein type-production Sire Summaries.— 1999.— №3.— P. 10–16.

13. *Sorensen D.A.* Relationships between level for type genetic and environmental variances in Holsteins / D.A. Sorensen, B.W. Kennedy // Guelph dairy research report. 1985.— P. 41–48.

Резюме

У межах проблеми щодо оцінки тварин молочних порід за екстер'єрними типом за використання методики лінійної класифікації викладено популяційно-генетичний аспект з визначення ступенів успадкованості лінійних статей екстер'єру корів сумського типу української чорно-рябої молочної породи.

В пределах проблемы относительно оценки животных молочных пород за экстерьерным типом при использовании методики линейной классификации изложен популяционно-генетический аспект по определению степеней наследуемости линейных статей экстерьера коров сумского типа украинской черно-пестрой молочной породы.

Within the limits of problem in relation to the estimation of animal sucklings breeds after an exterior a type at the use of method of linear classification a populyacionno-genetic aspect is expounded on determination of degrees of heritability of linear reasons of exterior of cows of Sumy type of the Ukrainian bleak-and-write dairy breed.

СІЧКАР В.І., ЛАВРОВА Г.Д.

Селекційно-генетичний інститут — Національний центр насіннезнавства та сортовивчення НААН,

Україна, 65036, м. Одеса, Овідіопольська дорога, 3, e-mail: beatle@icn.od.ua

ОСОБЛИВОСТІ УСПАДКУВАННЯ ЗАБАРВЛЕННЯ ШКІРКИ НАСІННЯ І РУБЧИКА У СОЇ

Забарвлення шкірки насіння і рубчика у сої може бути застосоване як маркер для визначення гібридного потомства при схрещуванні в тих випадках, коли неможливо використати інші широкоживані маркери (колір опушення гілок або забарвлення квіток).

Характер забарвлення квіток, шкірки насіння і рубчика у сої залежить від утворення і розподілу антоціанових пігментів та флавоноїдів у тканинах відповідних органів рослини. Синтез цих сполук у насінній шкірці контролюється головним чином п'ятьма локусами: I, T, W₁, R та O [1], які взаємодіють між собою. На відміну від інших видів рослин, де наявність пігменту є звичайно домінантним фенотипом, у сої домінує відсутність антоціанових пігментів у шкірці насіння внаслідок дії гена-інгібітора I. Локус I (інгібітор) має 4 алелі (I – i¹ – i^k – i), які визначають наявність або відсутність пігментів у шкірці насіння, а також їх розподіл по поверхні насінини. Генотип I характеризується жовтим (при наявності G — зеленим) забарвленням шкірки насіння зі світлим (сірим або жовтим, в залежності від наявності домінантного R або рецесивного r алеля) рубчиком. Сорти, що є гомозиготними за рецесивним алелем (i i), мають повністю пігментоване насіння. За наявності алеля i¹ пігментація обмежується рубчиком і невеликою ділянкою безпосередньо навколо нього; алель i^k викликає сідловидну пігментацію, яка поширюється на рубчик і приблизно на половину насінини з обох боків. У генотипів I та i¹ на шкірці насіння можуть виникати чорні або коричневі плями, величина і форма яких дуже варіює за сортами, роками і навіть серед насіння однієї рослини. Колір пігментації контролює локус R. У присутності домінантного алеля R повністю пігментоване насіння має чорний колір, також чорним є забарвлення рубчика і сідловидної плями у генотипів i¹ та i^k. У рецесивному стані (r r) пігментація має коричневий колір. На відтінок коричневого кольору впливає також ген O, який у гомозиготному рецесивному стані в присутності домінантного гена T (руде опушення), обумовлює червоно-коричневе забарвлення шкірки насіння. Деякі автори вважають, що за формування червоно-коричневого забарвлення відповідає не окремий ген O, а алель r, рецесивний по відношенню до R і домінантний до r [2, 3]. Гени T (колір опушення) і W₁ (колір квітки) виявляють плейотропний ефект по відношенню до забарвлення шкірки насіння і рубчика.

Американські дослідники [1] підсумували фенотиповий прояв вищевказаних генів на характер пігментації насіння у 64 генотипів сої (таблиця). Ці фенотипи найчастіше зустрічаються у сучасних сортів, переважна більшість з яких є жовтонасінними у зв'язку з комерційними вимогами, які ставляться до насіння сої, що йде на харчові цілі. Проте у сої відомі і деякі інші типи забарвлення насіння, наприклад, чорна стрічковидна пігментація на коричневій шкірці (r^m) [4] або коричнева точковидна пігментація чорної шкірки насіння (F1) [5], успадкування яких ще не було вивчене так досконало через їх відсутність у комерційних сортів.

Забарвлення шкірки насіння і рубчика залежить від наявності у них антоціанових пігментів та флавонолів. Чорне та чорно-коричневе (неповністю чорне) забарвлення формується за рахунок антоціанідинів та проантоціанідинів [6, 7], тоді як у коричневих та світло-коричневих насінних шкірках синтезуються тільки проантоціанідини [7]. Зі шкірок дозрілого насіння чорного кольору (генотипу iRT) були виділені пігменти дельфінідин-3-моно-

Забарвлення шкірки насіння і рубчика у 64 генотипів сої (за Palmer, Kilen, 1987)

	Колір повністю пігментованої шкірки і рубчика	Жовте забарвлення шкірки насіння		
		колір сідлоподібної плями і рубчика	колір рубчика	
Генотип	i	i ^k	i ⁱ	I
T R	чорний	чорний	чорний	сірий
T r O	коричневий	коричневий	коричневий	жовтий
T r o	червоно-коричневий	червоно-коричневий	червоно-коричневий	жовтий
t R W ₁	чорно-коричневий	чорно-коричневий	чорно-коричневий	сірий
t R w ₁	світло-коричневий	світло-коричневий	світло-коричневий	жовтий
t r	світло-коричневий	світло-коричневий	світло-коричневий	жовтий

глюкозид і ціанідин-3-моноглюкозид, а зі шкірок насіння чорно-коричневого кольору (iRt) — переважно дельфінідин-3-моноглюкозид. Коричневе (iRT) та світло-коричневе (irt) забарвлення формується в процесі дозрівання насіння набагато пізніше, ніж чорне. У шкірці недозрілого чорного (iRT) та коричневого (iRT) насіння міститься значна кількість проціанідину, в той час як шкірка чорно-коричневого (iRt) та світло-коричневого (irt) насіння містить пропеларгонідин [7]. У шкірці червоно-коричневого кольору міститься переважно пеларгонідин [8].

Таким чином, на даний час відомо, що тип пігментів, від яких залежить забарвлення насіння, визначають гени R/r, T/t і W₁/w₁. Аallel T кодує фермент флавоноїд 3'-гідроксилазу, який приймає участь в утворенні ціанідин-3-глюкозиду. Аallel W₁ кодує фермент флавоноїд 3'5'-гідроксилазу, що бере участь в процесі формування дельфінідин-3-глюкозиду. Ген T не бере участі в утворенні дельфінідину, але в його присутності синтез цього пігменту посилюється [6]. На даний час не визначено, який саме фермент кодується геном R, але висувають припущення, що цей алель пов'язаний з перетворенням лейкоантоціанідину в антоціанідин [9].

Домінантні алелі I та iⁱ локуса I / iⁱ / i^k / i спричиняють “мовчання” (silencing) дев'яти генів CHS, що кодують фермент халконсинтазу. Цей фермент необхідний для біосинтезу тетрагідроксил халкону — сполуки, що є попередником флавонолів і антоціанінів. “Вимикаючи” гени халконсинтази, алелі I та iⁱ переривають синтез пігментів, що забарвлюють шкірку насіння, в результаті чого вона стає безбарвною або набуває світло-жовтого кольору. Проте в інших частинах рослини (квітка, гіпокотиль, опушення стебла і гілок) експресія генів халконсинтази не переривається, що говорить про тканинну специфічність дії генів I та iⁱ. Рослини з генотипом I або iⁱ виробляють в локусі CHS так звану si-РНК (від англ. Short interfering RNA), тобто короткі фрагменти РНК, що перешкоджають експресії гена. Ця si-РНК накопичується в шкірці насіння генотипів I та iⁱ, але повністю відсутня в пігментованій насінневій шкірці (ii) та в сім'ядолях всіх генотипів [10].

У Селекційно-генетичному інституті для створення вихідного матеріалу для селекції сої використовується як штучна гібридизація, так і природне переzapилення великого набору сортів. Тому знання закономірностей успадкування маркерних ознак є для нас дуже важливим. У комбінаціях схрещування для визначення особливостей успадкування забарвлення шкірки насіння і рубчика ми використовували спеціально підібрані за контрастними ознаками колекційні сортозразки різного еколого-географічного походження. Схрещування батьківських форм проводили без кастрації. Для визначення гібридних рослин використовували головним чином забарвлення квіток і опушення стебла і гілок.

Результати і обговорення

При схрещуванні жовтонасінних сортів з різним кольором рубчика (жовтий з чорним і коричневим, чорний з коричневим) в F₂ одержали широкий спектр забарвлення рубчиків з великою кількістю перехідних відтінків. Це свідчить про неповне домінування в парі R/r при формуванні кольору рубчика та ділянки навколо нього (а також на пігментованих плямах, які виникають на жовтій шкірці насіння) і про окремий кількісний вклад кожного з алелей в парі I/i, T/t та W₁/w₁ у процесі формування інтенсивності пігментації. В тих комбінаціях, де батьківські форми розрізнялись за 4 парами відповідальних за пігментацію насіння генів (генотип F₁ IiRrTtW₁w₁) в F₂ спостерігали розщеплення за кольором рубчика на 9 фенотипових класів, а саме: 44/256 — рубчик сірий (генотипи I-RRT-, IIRrT-, IIR-ttW₁-), 63/256 — рубчик сіро-коричневий (I-RrW₁-), 16/256 — рубчик темно-сірий (IiRRT-), 57/256 — рубчик жовтий (I-rr та I-R-ttw₁w₁), 12/256 — рубчик світло-сіро-коричневий (IiRrW₁-), 7/256 — рубчик світло-коричневий (iⁱⁱtrtt), 36/256 — рубчик чорний (грифельний) (iⁱⁱR-T-), 9/256 — рубчик чорно-коричневий (iⁱⁱR-tt), 12/256 — рубчик коричневий (iⁱⁱttT-W₁-).

Цьому співвідношенню з високою достовірністю відповідає розщеплення в потомстві F₂ від схрещування сортів Дельта (білі квіти, сіре опушення гілок, жовте насіння та рубчик) (Irrttw₁w₁) і Свіфт (фіолетові квіти, руде опушення гілок, жовте насіння, чорний рубчик) (iⁱⁱRRTT W₁W₁) ($\chi^2=1,587$; $0,95 < P < 0,98$). Схожий розподіл фенотипів F₂ отримали і в комбінації Чернівецька 8 (білі квіти, сіре опушення гілок, жовте насіння та рубчик) (IIRRttw₁w₁) × С 14/58 (фіолетові квіти, руде опушення гілок, жовте насіння, коричневий рубчик) (iⁱⁱttTT W₁W₁) ($\chi^2=1,316$; $0,95 < P < 0,98$). При зменшенні кількості генів, за якими розрізнялись батьківські сорти, спектр забарвлення шкірки насіння і рубчика в F₂ відповідно звужувався. Якщо батьківські сорти різнились за 3 парами генів (Iⁱ Rr Tt w₁w₁), в F₂ спостерігали розщеплення на 8 фенотипових класів за забарвленням рубчика. Генотип F₁ IiⁱⁱRrTtW₁W₁ давав розщеплення на 5 класів. За різниці в 2 гени (IiⁱⁱrrTtW₁W₁) в F₂ мали 5 класів, а генотип IIRrTtw₁w₁ розщеплювався на 3 фенотипові класи.

При схрещуванні сортів з жовтою та чорною, жовтою та коричневою шкіркою насіння в F₁ домінувало жовте забарвлення. Чорний колір (R) домінував над коричневим (rO) та червоно-коричневим (ro). У потомстві F₂ сортів

з повністю забарвленим насінням ми також спостерігали різні відтінки коричневого та червоно-коричневого кольору, що свідчить про вплив більше ніж одного гена на формування коричневого забарвлення.

У деяких комбінаціях ми спостерігали значні відхилення від очікуваних в F_1 і F_2 фенотипів. Так, при схрещуванні колекційних форм К-3025 (білі квіти, світло-руде опушення, чорне насіння, підвид напівкультурний) і К-3776 (фіолетові квіти, руде опушення гілок, жовте насіння з коричневим рубчиком) в F_1 замість очікуваного жовтого забарвлення насінної шкірки отримали чорне, причому в потомстві F_2 було 29 рослин з чорним насінням і 2 — з жовтим, замість очікуваного розщеплення 12 з жовтим насінням: 3 з чорним: 1 з коричневим.

У комбінації Taisho Shiroge (фіолетові квітки, сіре опушення гілок, жовте насіння з жовтим рубчиком) × Чорнобура (фіолетові квітки, руде опушення гілок, коричневе насіння) рослина F_1 мала жовте насіння з коричневою пігментацією і жовтим рубчиком. Проте в F_2 не спостерігали появи рослин з коричневим насінням. Воно все було жовтим і в потомстві F_3 . Особливо багато відхилень було зафіксовано в потомстві від схрещування колекційного зразка К-532 з Далекого Сходу Росії, що має чорне насіння з точковидною коричневою пігментацією (RRF1f1), фіолетові квітки, світло-руде опушення стебла і гілок і належить до китайського підвиду. Так, при схрещуванні К-532 з сортом К-4937 з червоно-коричневим насінням в 1998 році ми одержали 2 рослини F_1 з чорним насінням з точковидною коричневою пігментацією відповідно до очікуваного генотипу (iiRrOoF1f1), тоді як в 2002 році були одержані ще 2 рослини F_1 , обидві з жовтим насінням з чорно-коричневою точковидною пігментацією, які розщеплювались в F_2 за забарвленням насіння на жовте, чорне, чорне з точковидною пігментацією і коричневе.

З комбінації К-532×Гунь-лінь (старий китайський сорт з білими квітками, рудим рідким опушенням гілок і чорним насінням з точковидною коричневою пігментацією) з 5 рослин F_1 тільки одна мала очікуване чорне з точками насіння, решта 4 характеризувались жовтим забарвленням насінної шкірки з чорно-коричневими плямами і чорним або сірим рубчиком. При розщепленні в F_2 , крім жовтого і чорного, з'явилося також коричневе і червоно-коричневе насіння. У комбінації К-532×Noir 2 (чорне насіння) рослини F_1 також мали жовте насіння, так як і 2 з 6 рослин F_1 від схрещування К-532 з сортом Чорнобура. У всіх цих випадках спостерігали зміну алеля і на i^1 або I , крім комбінації К-3025×К-3776, де, очевидно, мала місце зміна i^1 на i , що спричинило повністю забарвлений фенотип шкірки насіння. Подальше розщеплення в F_2 підтверджує спадковий характер цих змін, тобто, при схрещуванні батьківських форм відбувалися мутації в локусі $I/i^1/i$, що призводило до появи неочікуваних фенотипів в F_1 і F_2 .

Висновки

Таким чином, у досліджених нами сортів сої забарвлення шкірки насіння і рубчика формувалося головним чином під впливом генів $I/i^1/i$, R/r , T/t , W_1/w_1 та O/o . Чим більшою кількістю вказаних генів різнилися між собою

батьківські форми, тим ширшим був спектр пігментації рубчика і шкірки насіння у гібридів F_2 . У гетерозиготних рослин пігментація мала проміжні відтінки (сіро-коричневий, чорно-коричневий) та різну інтенсивність забарвлення, що свідчить про кількісний внесок кожного алеля у синтез пігментів, що визначають колір шкірки насіння і рубчика.

У деяких комбінаціях схрещування, головним чином за участю лінії К-532, в F_1 були зафіксовані мутації алеля і в i^1 або I. Очевидно, нестабільності локуса I/i¹/i в цьому випадку сприяла зміна генетичного оточення в результаті перекомбінування генів під час гібридизації.

Література

1. *Palmer R.G., Kilen T.C.* Qualitative genetics. In: J.R. Wilcox, ed., Soybeans: Improvement, Production and Uses, Ed.2. American Society of Agronomy, Madison, WI.— 1987.— P. 135–209.
2. *Williams L.F.* The inheritance of certain black and brown pigments in the soybean // *Genetics*.— 1952.— V.37.— P. 208–215.
3. *Михайлов В.Г.* Наследование черного и коричневого пигментов на кожуре семян у гибридов сои // Научно-технич. бюлл. ВНИИ растениеводства.— 1985.— №153.— С. 26–29.
4. *Weiss M.G.* Genetics linkage in soybeans. Linkage groups II and III // *Crop Sci.*— 1970.— V.10.— P. 300–303.
5. *Buzzell R.I.* Flecked pigmentation on soybean seed coats // *Soybean Genetics Newsletter*.— 1985.— V.12.— P. 29–31.
6. *Buzzell R.I., Buttery B.R., MacTavish D.C.* Biochemical genetics of black pigmentation of soybean seed // *J. Hered.*— 1987.— V.78.— P. 53–54.
7. *Todd J.J., Vodkin L.O.* Pigmented soybean (*Glycine max*) seed coats accumulate proanthocyanidins during development // *Plant Physiol.*— 1993.— V.102.— P. 663–670.
8. *Seo Y.W., Specht J.E., Graef G.L., Graybosch R.A.* Inheritance of red-buff seed coat in soybean // *Crop Sci.*— 1993.— V.33.— P. 754–758.
9. *Zabala G., Vodkin L.O.* A rearrangement resulting in small tandem repeats in the F3'5' gene of white flower genotypes is associated with the soybean W_1 locus // *Crop Sci.*— 2007.— V.47.— S. 113–124 (online).
10. *Tuteja J.H., Zabala G., Varala K., Hudson M., Vodkin L.O.* Endogenous, tissue-specific short interfering RNAs silence the chalcone synthase gene family in *Glycine max* seed coats // *Plant Cell*.— 2009.— V.21.— P. 3063–3077.

Резюме

У статті наведений огляд сучасних уявлень про успадкування забарвлення шкірки насіння і рубчика у сої. У проведених авторами схрещуваннях характер пігментації насіння батьківських форм та гібридів визначали гени I/i¹/i, R/r, T/t, W_1/w_1 та O/o, кожен з яких впливав на кількість і колір пігментів. Зафіксовано нестабільність локуса I/i¹/i в потомстві деяких комбінацій.

В статтю приведено огляд сучасних даних про успадкування окраски кожурею насіння і рубчика у сої. В проведених авторами схрещуваннях пігментація насіння батьківських форм і гібридів визначалась генами I/i¹/i, R/r, T/t, W_1/w_1 і O/o, кожен з яких впливав на кількість і окраску пігментів. Зафіксована нестабільність локуса I/i¹/i в потомстві деяких комбінацій.

The article presents a review of current investigations of soybean seed coat and hilum colour inheritance. In the crosses the authors had made, seed coat and hilum colour of parental and hybrid forms was determined by the genes I/i , R/r , T/t , W_1/w_1 and O/o . Every allele influenced the amount and the type of pigments. Instability of I/i locus among the progeny of some crosses was observed.

СИТНИК І.Д.

*Національний університет біоресурсів і природокористування України
Україна, 03041, Київ, вул. Героїв Оборони, 13, igorsitnik@bigmir.net*

ОЦІНКА АДАПТИВНОЇ ЗДАТНОСТІ СОРТІВ РІПАКУ ТА ПАРАМЕТРІВ СЕРЕДОВИЩА В УМОВАХ ВП “АГРОНОМІЧНА ДОСЛІДНА СТАНЦІЯ” НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ БІОРЕСУРСІВ І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ

Вивчення адаптивних можливостей генотипів та створення сортів і гібридів здатних реалізувати потенціал високої продуктивності в широкому спектрі ґрунтово-кліматичних умов є одним із головних напрямків селекції ріпаку [1, 2].

При переході сільського господарства від хіміко-техногенних інтенсивних технологій, насамперед в Європі, до екологічно орієнтованих підвищуються вимоги до вивчення генотипового, екологічного і біотипового різноманіття селекційного матеріалу з метою отримання екологічно стабільних та пластичних сортів. Але успіх цієї роботи залежить також від правильного вибору фону, на якому ведеться добір. Основними особливостями селекції на адаптивність є орієнтація на реальну, а не потенційну продуктивність, єдиний принцип підбору фонів на всіх етапах селекції ріпаку, добір на продуктивність і стабільність на всіх етапах селекційного процесу [3].

Метою наших досліджень було оцінити умови зовнішнього середовища де проводяться селекційні дослідження з ріпаком по параметрам середовища, а також сорти ярого та озимого ріпаку на адаптивну здатність, екологічну пластичність.

Матеріали і методи

Об'єктом досліджень слугували 20 сортів ярого і 20 сортів озимого ріпаку, які висівалися в одному пункті (ВП “Агрономічна дослідна станція” НУБіПУ) протягом 2004–2006 років.

Першим етапом комплексної оцінки був 2-факторний аналіз [4]. Встановлення достовірних відмінностей між ефектами сортів, середовищ, а також ефектами взаємодії (генотип \times середовище) (табл. 1, 2) дозволив перейти нам до оцінки адаптивної здатності сортів та параметрів фону.

Вивчення селекційної цінності генотипів і диференціюючої здатності середовища як фону для добору на адаптивність проводили згідно методики Кильчевського, Хотильової [5, 6].

Таблиця 1

Дисперсійний аналіз урожаю насіння (т/га) ярого ріпаку при випробуванні в умовах ВП “Агрономічна дослідна станція” НУБІПУ

Дисперсія	Ступінь свободи	Середні квадрати	F _ф	F _{0,5}
Середовища	3	34,2	172,3	1,65
Сорти	19	3,5	176,1	2,66
Сорти х середовище	57	0,29	14,8	1,4
Випадкові відхилення	160	0,02	-	-

Таблиця 2

Дисперсійний аналіз урожаю насіння (т/га) озимого ріпаку при випробуванні в умовах ВП “Агрономічна дослідна станція” НУБІПУ

Дисперсія	Ступінь свободи	Середні квадрати	F _ф	F _{0,5}
Середовища	3	257,1	10712,5	2,7
Сорти	19	4,39	182,91	1,63
Сорти х середовище	79	0,31	12,92	1,39
Випадкові відхилення	149	3,53	-	-

Результати досліджень

Випробування 20 сортів ярого та 20 сортів озимого ріпаку в умовах ВП “Агрономічна дослідна станція” НУБІПУ виявило значне сортове різноманіття по урожайності, що дає можливість оцінювати селекційну цінність генотипу і вести добір на адаптивну здатність в залежності від поставлених селекційних завдань в даному середовищі (табл. 3, 4).

Таблиця 3

Урожайність (т/га) сортів ярого ріпаку в умовах ВП “Агрономічна дослідна станція” НУБІПУ

№	Сорт	Середовище, роки				
		2003	2004	2005	2006	X _i
1	Сіріус	2,23	3,23	4,26	3,73	3,36
2	Сріблястий	2,46	3,33	4,53	3,7	3,5
3	Аіра	2,73	3,56	3,96	3,43	3,42
4	Оksamит	1,96	2,46	3,03	2,86	2,57
5	Квантум	2,16	2,46	3,86	3,23	2,93
6	Болеро	2,26	2,76	4,5	3,8	3,33
7	Форте	2,36	3,1	4,16	3,66	3,32
8	Хайола	2,13	2,7	3,43	3,03	2,82
9	Сіеста	1,03	1,6	3,66	2,86	2,28
10	Арїон	1,93	1,9	2,83	2,33	2,25
11	Микитеницький	1,2	1,53	2,73	2,33	1,94

Продовження табл. 3

№	Сорт	Середовище, роки				
		2003	2004	2005	2006	X_i
12	Терра	1,53	1,73	3,53	3,23	2,5
13	Ратник	1,53	2	4,03	3,4	2,74
14	Ліпецький	1,33	2,16	4,16	3,76	2,85
15	Бінера	2,06	2,86	3,53	3,23	2,92
16	Оракел	1,23	1,53	3	2,26	2
17	ВНІС-100	1,1	1,43	2,36	1,86	1,68
18	Отаман	1,73	2,43	3,1	2,56	2,45
19	Марія	2,33	3,43	3,73	3,6	3,27
20	Байкал	1,56	2,16	2,83	2,53	2,27
	X_k	1,84	2,42	3,56	3,07	2,72

Таблиця 4

Урожай (т/га) сортів озимого ріпаку в умовах ВП “Агрономічна дослідна станція” НУБІПУ

№	Сорт	Середовище, роки				
		2003	2004	2005	2006	X_i
1	Антарія	0,5	4,2	5,6	2,2	3,1
2	Контакт	0,0	2,4	3,6	0,5	1,6
3	Аліот	0,4	4,5	5,8	2,9	3,4
4	Синтетик	0,4	4,6	6,2	2,6	3,5
5	Атлант	0,0	3,1	4,5	0,4	2,0
6	Валеско	0,1	2,9	4,4	1,9	2,3
7	Перлина Вінниці	0,5	4,7	6,1	2,4	3,4
8	Дангал	0,1	2,8	4,5	1,4	2,2
9	Оділа	0,0	2,3	4,0	0,5	1,7
10	Лібеа	0,0	2,9	4,3	0,6	2,0
11	Ліраджет	0,1	3,5	4,9	1,3	2,5
12	Капіголь	0,0	3,6	5,1	1,3	2,5
13	Чорний Велетень	0,5	4,3	5,7	2,5	3,3
14	Тисменицький	0,2	2,6	4,0	1,1	2,0
15	Алігатор	0,1	3,3	4,8	1,5	2,4
16	Горинський	0,1	2,5	3,8	0,6	1,8
17	Дембо	0,1	3,0	4,5	1,1	2,2
18	Кронос	0,0	3,2	4,8	0,8	2,2
19	Вотан	0,4	3,9	5,3	2,8	3,1
20	НПЦ 9800	0,0	3,8	5,4	1,1	2,6
	X_k	0,2	3,4	4,9	1,5	2,5

Загальна оцінка по параметрам, що визначають адаптивну здатність представлена в табл. 5, 6.

В залежності від напрямку селекції добираються і сорти. Так селекція на САЗ доцільна у випадку передбачуваності умов середовища. В наших дослідженнях ми ведемо добір на ЗАЗ до умов року і на САЗ до умов місцевості. По нашим даним, серед сортів озимого ріпаку протягом досліджуваних років найбільшими ефектами ЗАЗ володіють генотипи 4, 7, 13, 19, 1. Серед ярих сортів кращими при доборі на ЗАЗ є Сіріус, Сріблястий, Аіра, Болеро, Форте, Марія. Самими нестабільними виявилися сорти Сієста, Аріон, Болеро, Тера, Ратник, Ліпецький (ярий), Перлина Вінниці, НПЦ 9800. В групі генотипів з високою ЗАЗ потрапив сорт Болеро (ярий), Перлина Вінниці (озимий) які відрізнялися найменшою стабільністю. Такі генотипи не забезпечать гарантовано високого урожаю в будь-який рік випробування.

Найвищу САЗ показали сорти Болеро, Сієста, Тера, Ратник, Ліпецький, Сіріус і Сріблястий (ярий), Перлина Вінниці, НПЦ 9800, Синтетік, Аліот (озимий).

Таблиця 5

Параметри адаптивної здатності та стабільності генотипів ярого ріпаку

Г-п	$U+v_i$	v_i	$\sigma^2(G \times E)_{gi}$	$\sigma^2САЗ_i$	$\sigmaСАЗ_i$	$СЦГ_i$	K_{gi}
1	3,36	0,64	0,03	0,7	0,86	1,9	1,3
2	3,5	0,78	0,03	0,7	0,86	2,0	1,3
3	3,42	0,7	0,1	0,35	0,5	2,6	0,6
4	2,57	-0,14	0,08	0,2	0,47	1,9	0,4
5	2,93	0,2	0,01	0,6	0,77	1,7	1,1
6	3,33	0,61	0,07	1,0	1,0	1,6	1,8
7	3,32	0,6	0	0,6	0,77	2,0	1,1
8	2,82	0,1	0,04	0,3	0,55	1,9	0,5
9	2,28	-0,43	0,2	1,4	1,2	0,2	2,5
10	2,25	-0,47	0,1	0,2	0,4	1,5	0,4
11	1,94	-0,77	0,01	0,5	0,7	0,7	0,9
12	2,5	-0,21	0,1	1,0	1,02	0,8	1,8
13	2,74	0,02	0,2	1,4	1,17	0,8	2,5
14	2,85	0,13	0,4	1,8	1,33	0,6	3,2
15	2,92	0,2	0,05	0,4	0,63	1,8	0,7
16	2,0	-0,71	0,02	0,6	0,89	0,6	1,1
17	1,68	-1,03	0,05	0,3	0,54	0,8	0,5
18	2,45	-0,26	0,6	0,3	0,56	1,5	0,5
19	3,27	0,55	0,1	0,4	0,67	2,2	0,7
20	2,27	-0,45	0,65	0,3	0,54	1,4	0,5

Параметри адаптивної здатності стабільності генотипів

Гено-типи	$U+v_i$	v_i	$\sigma^2(G \times E)_{gi}$	$\sigma^2 ZAC_i$	σZAC_i	l_{gi}	S_{gi}	СЦГ _i	K_{gi}
1	3,1	0,6	0,05	5,0	2,2	0,01	71	1,8	1,2
2	1,6	-0,9	0,23	2,8	1,5	0,08	94	0,6	0,7
3	3,4	0,9	0,26	5,4	2,3	0,05	68	2,0	1,3
4	3,5	1,0	0,24	5,3	2,5	0,04	71	2,0	1,5
5	2,0	-0,5	0,17	4,7	1,9	0,04	95	0,7	1,1
6	2,3	-0,2	0,2	3,3	1,8	0,06	78	1,3	0,8
7	3,4	0,9	0,2	6,1	2,5	0,03	74	2,0	1,4
8	2,2	-0,3	0,06	3,6	1,9	0,02	86	1,1	0,8
9	1,7	-0,8	0,17	3,3	1,6	0,05	106	0,7	0,8
10	2,0	-0,5	0,08	4,0	1,9	0,02	100	0,85	0,9
11	2,5	0	0,01	4,7	2,2	0,002	88	1,24	1,1
12	2,5	0	0,05	5,2	2,3	0,01	92	1,2	1,2
13	3,3	0,8	0,09	5,1	2,25	0,02	68	2,0	1,2
14	2,0	-0,5	0,17	2,8	1,7	0,06	85	1,1	0,7
15	2,4	-0,1	0,01	4,2	2,1	0	88	1,2	1,2
16	1,8	-0,7	0,21	2,9	1,7	0,07	94	0,9	0,7
17	2,2	-0,3	0,02	3,8	2,0	0,005	91	1,1	0,9
18	2,2	-0,3	0,07	4,9	2,1	0,01	95	0,9	1,1
19	3,1	0,6	0,23	4,3	2,1	0,05	68	1,9	1,0
20	2,6	0,1	0,2	6,1	2,5	0,03	96	1,1	1,4

Для одночасного добору зразків на ЗАЗ і стабільність визначали селекційну цінність генотипу (СЦГ_i). Кращими генотипами, які поєднують високу продуктивність зі стабільним урожаєм виявилися сорти Сіріус, Сріблястий, Аїра, Оксамит, Хайола, Форте, Марія (ярий), серед озимого ріпаку — Аліот, Синтетик, Перлина Вінниці, НПЦ 9800.

Коефіцієнт компенсації (K_{gi}) коливався від 0,7 у сортів Контакт, Тисменицький і Горинський до 1,3–1,5 у сорту Аліот, Синтетик, НПЦ 9800 (озимий), у ярого від 0,4 (Оксамит) до 3,2 (Ліпецький).

Найбільш високу відносну стабільність проявила популяція генотипів сортів Контакт, Атлант, Оділя, Лібеа, Кронос. Для даних сортів ефективним буде добір на продуктивність. Для сортів Антарія, Аліот, Синтетик, Вотан, Чорний велетень ефективним в популяції рослин цих сортів є добір на стабільність.

Максимальну продуктивність генотипи забезпечували в середовищі 3 (2005 рік).

Таблиця 7

Параметри середовища як фону для відбору ярого ріпаку

Середовище	U+d _k	d _k	$\sigma^2(\text{GxE})_{\text{ек}}$	$\sigma^2\text{ДЗС}_k$	$\sigma\text{ДЗС}_k$	L _{ек}	S _{ек}	K _{ек}	Фони
1	1,84	-0,88	0,13	0,17	0,41	0,32	22,3	8,6	аналіз.
2	2,42	-0,3	0,08	0,29	0,54	0,15	22,3	1,03	стабіліз.
3	3,56	0,84	0,09	0,63	0,80	0,11	22,5	2,25	аналіз.
4	3,07	0,35	0,04	0,47	0,68	0,05	22,2	1,67	аналіз.

Таблиця 8

Параметри середовища як фону для відбору озимого ріпаку

Середовище	U+d _k	d _k	$\sigma^2(\text{GxE})_{\text{ек}}$	$\sigma^2\text{ДЗС}_k$	$\sigma\text{ДЗС}_k$	L _{ек}	S _{ек}	K _{ек}	Фони
1	0,2	-2,3	0,2	0,037	0,19	0,54	9,5	0,1	нівел.
2	3,4	0,9	0,05	0,63	0,8	0,08	23,5	1,7	аналіз.
3	4,9	2,4	0,06	0,6	0,77	0,1	15,7	1,6	аналіз.
4	1,5	-1,0	0,1	0,7	0,83	0,14	55,3	1,9	аналіз.

Відносна диференціююча здатність середовища (S_{ек}) найкращою була в 2006 році для озимого ріпаку (55,3%). Для ярого ріпаку протягом досліджуваних років вона була однаковою (в межах 22%).

Мінливість в середовищі (l_{ек}) протягом 2004–2006 років носила лінійний характер.

Ефекти дестабілізації K_{ек} > 1 для ярого ріпаку найбільше проявилися в 2003 році. 2005–2006 роки показали середні ефекти. Ці фони можна віднести до аналізуючих. У 2004 році диференціююча здатність була невелика — стабілізуючий фон. Для озимого ріпаку аналізуючим фоном слугують 2004–2005 роки. 2003 рік взагалі виявився нівелюючим.

Висновки

Оцінка взаємодії генотипу і середовища на різних етапах селекційного процесу є важливим елементом екологізації селекції і підвищення ефективності добору.

Найбільш логічно використовувати цей метод на перших і заключних етапах селекції (добір вихідного матеріалу, розсадник гібридизації, конкурсне сорто випробування, селекція на гетерозис). Ріпак (високий коефіцієнт розмноження), можливо використовувати також в ранніх поколіннях (F₁, F₂, F₃) при оцінці на різних агрофонах. Головна мета — направленість на цільову сукупність середовищ (грунтово-кліматичні і агротехнічні умови вирощування сорту).

Література

1. Жученко А.А. Адаптивний потенціал культурних рослин: еколого-генетические основы.— Кишинев, 1988.— 770 с.

2. Бебякин В.М., Прянишников А.И., Сергеева А.И. Адаптивность сортов озимой пшеницы в условиях Поволжья и вклад генотипа в формирование качества зерна // С.-х. биол.— 2005.— №1.— С. 55–58

3. Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений.— Минск.— 1997.— 230 с.

4. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта.— М.— 1985.— 351 с.

5. Кильчевский А.В., Хотылева Л.В., Федин М.А. и др. Изучение основных параметров среды как фона отбора в селекционном процессе. Сообщение II. Картофель. Генетика.— 1987.— XXIII (11)— С. 2026–2035

6. Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирующей способности среды. Сообщение II. Числовой пример и обсуждение. Генетика.— 1985.— XXI (9)— С. 1491–1497.

Резюме

Проводили оцінку адаптивної здатності і стабільності 20 сортів ярого і 20 сортів озимого ріпаку, а також продуктивності, типовості і диференціюючої здатності середовища як фону для добору. Серед досліджуваного селекційного матеріалу були виявлені сорти з підвищеною адаптивною здатністю.

Проводили оценку адаптивной способности и стабильности 20 сортов ярового и 20 сортов озимого рапса, а также производительности, типичности и дифференцирующей способности среды как фона для отбора. Среди исследуемого селекционного материала были выявлены сорта с повышенной адаптивной способностью.

The following paper presents the test results on estimation of the adaptability and stability of 20 varieties of spring and 20 varieties of winter rape also productivity, genericity and differentiating ability of the environment as a background for the selection. Among the breeding material were identified varieties with high adaptive capacity.

ТЕШЕВА С.А., ПОХНО С.Л.

Всероссийский научно-исследовательский институт риса

Россия, 350921, г. Краснодар, п. Белозерный, e-mail: stecheva@mail.ru

ФОРМИРОВАНИЕ СОРТОВОГО СОСТАВА ДЛЯ АГРОЛАНДШАФТНЫХ РАЙОНОВ РИСОСЕЯНИЯ ДЕЛЬТЫ р. КУБАНИ

Важнейшей задачей современного рисоводства является получение высокоэкономически оправданного урожая зерна, в решении которой значительная роль принадлежит сорту. Интенсивному рисоводству необходимы новые сорта с высокой продуктивностью, адаптивные, которые бы в различных агроэкологических условиях могли бы давать максимальную отдачу на дополнительные вложения средств.

В настоящее время создан ряд новых сортов риса, обладающих высокой продуктивностью. Однако прежде чем внедрять их в производство, необходимо разработать сортовую агротехнику, которая, как комплекс приемов, создающих благоприятные условия для роста и развития растений конкретного сорта, обуславливает максимальную реализацию его потенциальной урожайности. При этом необходимо знать экологическую изменчивость сортов риса, так как это позволяет быстрее выявить и внедрить лучшие из них в производство.

При создании высокопродуктивных агросистем важное значение имеет правильно подобранное соотношение сортов в общей структуре посевов на основе результатов агроэкологического районирования территории. Успешное решение этой задачи возможно путем выявления наиболее урожайных сортов для каждого агроландшафтного района посредством экологического сортоиспытания.

Целью настоящей работы являлось формирование сортового состава для агроландшафтных районов рисосеяния Краснодарского края. В этой связи решалась следующая задача: выявить сорта риса, показывающие максимальную урожайность в агроландшафтных районах рисосеяния Краснодарского края.

Учеными ВНИИ риса на территории Кубанской дельты выделено 5 агроландшафтных районов, которые в различных объемах занимаются рисосеянием. Опыт проводился в течение двух (2008–2009) лет в двух агроландшафтных гидроморфных районах низовий р. Кубани — стародельтовый (ГНУ ВНИИ риса) и младодельтовый (ООО “Эверест-Агро” Калининского района). В опыте были использованы следующие сорта риса: Рапан (стандарт), Северный, Сонет, Фишт, Ренар, Диамант, Гамма, Южный, которые размещались на делянках 20 м² в четырехкратной повторности по предшествующему занятой пар [4]. Дозы минеральных удобрений были приняты одинаковые для каждого сорта в количестве N₉₀P₆₅K₄₅. Азотное удобрение (карбомид) было внесено 50% перед посевом и остальную его часть в две некорневые подкормки: 30% — в фазу кущения и 20% начало выхода растений в трубку. Фосфорное и калийное удобрение полностью внесли перед посевом. Посев провели сеялкой центрального высева СЗСЦ-1,5. Норма высева семян 8 млн всхожих зерен на гектар. Технология выращивания была принята в соответствии с рекомендациями ВНИИ риса (2006) [2].

В структуре почвенного покрова стародельтового агроландшафтного района преобладают рисовые лугово-черноземные мощные тяжелосуглинистые почвы на аллювиальных отложениях и деградированных лессовидных глинах.

Почва на ОПУ ВНИИ риса характеризовалась низким содержанием гумуса (3,17%), высоким количеством легкогидролизимого азота (7,3 мг/100 г), подвижного фосфора (8,42 мг/100 г), высоким — подвижного калия (38,9 мг/100 г) и нейтральной реакцией почвенного раствора (рН 7,1) [3].

Земли ОПУ ВНИИ риса относятся к I агроэкологической категории — лучшие для выращивания культур рисовых севооборотов.

Эксперименты закладывались на участке РОС ООО “Эверест-Агро”, занятом рисовыми аллювиальными луговыми среднесолончаковыми тяжело-суглинистыми почвами на аллювиальных глинах и тяжелых суглинках. Эти почвы обладают плотностью сложения, слитизированностью, дисбалансом поровых пространств. Они характеризуются неблагоприятными водно-физическими свойствами, пониженной фильтрационной способностью ($<0,002$ м/сут.). Грунтовые минерализованные воды в межвегетационный период залегают на глубине 1,5–2,0 м, однако возможно перемещение растворенных солей в вышележащие горизонты в результате капиллярного подъема.

Мощность гумусовых горизонтов составляет 50–80 см, содержание гумуса — 3,8%. Признаки гидроморфизма в виде ржавых пятен и глеевых бликов отмечаются уже в пахотном горизонте, а с глубиной усиливаются.

Реакция почвенного раствора в пахотном горизонте слабощелочная ($pH=7,3$). Сумма поглощенных оснований равняется 30,5–40,7 мг-экв./100 г; доля поглощенного кальция 60–70%, доля поглощенного магния может возрастать до 35%, что сопровождается существенным ухудшением водно-физических свойств почв.

Почвы экспериментального участка в достаточной мере обеспечены соединениями элементов минерального питания, доступными растениям. Обеспеченность легкогидролизуемыми формами азота (7,25 мг/100 г) — повышенная, подвижным фосфором — низкое (2,54 мг/100 г), подвижным калием — высокая (35,6 мг/100 г).

Площади РОС ООО “Эверест-Агро”, занятые в экологическом испытании сортов риса, относятся к III агроэкологической категории земель — весьма удовлетворительные для культур рисовых севооборотов, нуждаются в мероприятиях по повышению водопроницаемости и предупреждению засоления. На таких землях возможно снижение урожайности риса на 30–35% от получаемой в оптимальных условиях произрастания.

Урожайность в опыте по агроландшафтным районам варьировала от 4,95 до 7,55 т/га, по сортам от 6,34 до 7,49 т/га и в среднем составила 6,70 т/га (табл.). Средняя урожайность сорта-стандарта Рапан была 6,48 т/га.

В 2008 году средняя урожайность по опыту в стродельтовом агроландшафте составила 7,34, а в младодельтовом значительно ниже — 4,95 т/га. Наиболее урожайными сортами в опыте оказались Ренар (8,30 и 5,34 т/га), Диамант (7,67 и 5,23 т/га), Южный (7,98 и 5,03 т/га), которые превысили стандарт-Рапан 7,35 и 4,59 т/га.

Урожайность сортов риса в 2009 году статистически достоверно превышала стандарт-Рапан (6,97 т/га). Прибавки урожайности зерна у сортов риса по отношению к стандарту в стародельтовом районе варьируют от 0,24 (Сонет) до 1,7 (Ренар); в младодельтовом — 0,49 (Фишт) — 0,97 т/га (Ренар) ($НСР_{05}=0,512; 0,573$).

Наиболее стабильными сортами, показавшим самую высокую урожайность во всех агроландшафтных районах, являлись среднеспелые Ренар, Фишт — 8,67; 7,66 и 8,29; 7,18 т/га соответственно.

Таблица

Характеристика сортов риса по урожайности в зависимости от года выращивания и различных агроландшафтов, т/га

Сорт	Стародельтовый агроландшафт		Младодельтовый агроландшафт		Средняя по сорту
	2008 г.	2009 г.	2008 г.	2009 г.	
Рапан (st)	7,35	6,97	4,89	6,69	6,48
Северный	7,13	7,84	4,96	6,64	6,64
Сонет	5,88	7,21	4,63	7,65	6,34
Фишт	7,26	8,29	5,00	7,18	6,93
Ренар	8,30	8,67	5,34	7,66	7,49
Диамант	7,67	6,94	5,23	6,62	6,62
Гамма	7,18	6,89	4,52	7,23	6,46
Южный	7,98	7,61	5,05	6,02	6,67
Средняя по агроландшафту	7,34	7,55	4,95	6,96	6,70
НСР ₀₅	0,854	0,512	0,736	0,573	

По результатам исследований к сортам с широкой экологической адаптивностью могут быть отнесены Ренар, Фишт, Сонет, Рапан, Южный. В связи с этим их можно рассматривать как сорта перспективные для возделывания в стародельтовом и младодельтовом агроландшафтах.

Данные по урожайности сортов риса подтверждают наличие существенной разницы почвенно-мелиоративных и хозяйственных условий агроландшафтных районов Краснодарского края. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что доминирующий вклад в изменчивость урожайности сортов риса вносит фактор А (год): в стародельтовом агроландшафте 58,4%; в младодельтовом — 60,4%. Доля влияния фактора В (генотипы сортов) составляет 38,0 и 29,3% соответственно [1]. Остальные виды дисперсии малы и не оказывают значительного влияния на формирование урожайности.

Таким образом, по результатам сортоиспытания для стародельтового района рекомендуются среднеспелые сорта: Ренар, Северный, Фишт, Сонет, Рапан; среднепозднеспелый — Южный. Для младодельтового агроландшафта были выявлены лучшие среднеспелые сорта: Ренар, Фишт, Сонет, Рапан, Гамма; среднепозднеспелый- Южный.

Выращивание в хозяйствах нескольких сортов риса, приспособленных к условиям возделывания, позволит разработать систему эффективного развития рисоводства за счет реализации потенциальных возможностей сорта. Правильное размещение сортов по полям, с учетом их хозяйственно-биологических характеристик, и использование сортовой агротехники обеспечит прибавку урожайности в 0,5–1,0 т/га.

Литература

1. Дзюба, В.А., Планирование многофакторных опытов и методы статистической обработки экспериментальных данных: методические рекомендации / В.А. Дзюба, Б.Н. Шемелев.— Краснодар, 2004.— 83 с.
2. Практическое руководство по интенсивной технологии возделывания риса.— М., 1986.— 65 с.
3. Радов, А.С. Практикум по агрохимии / А.С. Радов, И.В. Пустовой, Ф.В. Корольков.— М.: Колос, 1978.— 351 с.
4. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов.— М., 1985.— С. 248–263.

Резюме

Для двух агроландшафтных районов рисосеяния Краснодарского края с учетом природных условий и индивидуальных характеристик сортов рекомендован их ассортимент и разработана структура посевов риса.

For two agrolandscapes of rice growing zones in Krasnodar Territory, with taking into consideration of natural conditions and individual characteristics of varieties we recommended their assortment and developed the structure of rice sowings.

ТРУХАН В.А., ТРУХАН А.А.

Всероссийский научно-исследовательский институт кормов им. В.П. Вильямса, Российская Федерация, 141055, МО, г. Лобня, ул. Научный городок, e-mail: vtrukhan@yandex.ru

ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ КЛЕВЕРА ПОЛЗУЧЕГО ПО АЗОТФИКСИРУЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ

Большое значение азотфиксации на культуре клевера ползучего позволяет расценивать это растение, как незаменимое растение для естественных сенокосов и пастбищ. Результаты многочисленных исследований отечественных и зарубежных ученых свидетельствуют о том, что не только отдельные виды бобовых растений различаются по продуктивности симбиотической азотфиксации, но и сорта одного вида реагируют на инокуляцию различными штаммами клубеньковых бактерий неодинаково, характеризуясь сортовой специфичностью [1, 2, 3]. Однако следует учитывать, что не только сорта, но и отдельные растения клевера предпочитают заражение определенными штаммами клубеньковых бактерий [4].

По данным Л. Миттон [5], инокуляция семян двух сортов клевера ползучего в условиях высокой кислотности почвы позволила поднять урожайность сухой массы с 0,3 ц/га на контроле (без инокуляции) до 12–23 ц/га в зависимости от использования штамма. За три года вегетации на вариантах с инокуляцией было получено около 300 кг/га биологического азота [3]

Простейшей формой параллельной работы с обоими компонентами симбиоза может быть проведение отбора растений на бедном по азоту фоне

при обязательной инокуляции высокоэффективным штаммом клубеньковых бактерий, предварительно проверенным по эффективности в данных условиях на данном селекционном материале [6]. Л. Миттон отмечает, что эффективность симбиоза, выраженная через урожай, при взаимодействии клевера ползучего и штаммов клубеньковых бактерий в первую очередь зависит от генотипа растения — хозяина, затем — от уровня взаимодействия генотипа растения и штамма ризобиума и, в последнюю очередь, определяется штаммом клубеньковых бактерий клевера [7].

Во ВНИИ кормов ведется изучение взаимодействия некоторых штаммов ризобиума и сортов клевера лугового и клевера гибридного [8, 9, 10, 11]. До недавнего времени в России изучение азотфиксации на культуре клевера ползучего не проводилось, поэтому, используя накопившийся опыт по изучению симбиотической азотфиксации, нами была проведена оценка влияния инокуляции различными штаммами клубеньковых бактерий клевера на биологическую продуктивность перспективных образцов клевера ползучего.

Материалы и методы

Растительный материал. В качестве объекта исследований были использованы 4 лучших межсортовых гибридов клевера ползучего 5 поколения (ГМ7, ГМ11, ГМ12 и ГМ13) и районированный сорт ВИК 70, полученные в отделе селекции и первичного семеноводства клевера, на фоне культурных штаммов ризобиума клевера — 1308, 1326 и 1350 (штаммы получены из коллекции ВНИИ с.-х. микробиологии) в условиях искусственного климата с технологическим режимом: температура воздуха +24 °С, фотопериод 16 часов, освещенность 18–20 тыс. люкс, влажность почвы в сосудах 75% ППВ.

Всего вариантов — 20, повторность четырехкратная. Инокулировали образцы методом полива водной суспензией штамма ризобиума клевера семидневных проростков клевера высеванных предварительно на стерильную почву.

Учет растений проводили индивидуальный, однократный, в фазу бутонизации на 50 день после появления всходов. Учитывали сырую и сухую массу надземной части растения и корней; накопление азота надземной и корневой частью (по Къельдалю); активность нитрогеназы корней — ацетиленовым методом [12]. Содержание этилена определяли на газовом хроматографе “Хром 4” с использованием сорбента “POROPAK-N”. По методике Г.С. Посыпанова проводили отмывание корней, определение качества и количества клубеньков [13]. Изучаемые образцы сравнивали с контрольным фоном (дикие популяции ризобиума клевера).

Результаты и обсуждение

В наших исследованиях образцы клевера ползучего характеризовались сортовой специфичностью. Как видно из таблицы 1, фактор штамма ризобиума клевера играет важную роль в накоплении азота растениями клевера ползучего, однако в симбиозе с различными образцами клубеньковые бактерии проявляют себя неодинаково в силу своей специфичности и специфичности макросимбионта. Так, например, штамм 1326 в симбиозе с образцами

ГМ13, ГМ7 и ГМ12 способствовал большему накоплению общего азота целого растения (корни + надземная вегетативная масса) этих образцов на 9,0, 17,7 и 39,5%, соответственно к контрольному фону каждого образца, а при взаимодействии с гибридом ГМ11 происходило заметное снижение по этому признаку на 24,6% по отношению к контрольному фону. Учитывая сильные линейные корреляционные связи между признаками “общее накопление азота растением” и “сухая биомасса целого растения” ($r=0,96$), “нитрогеназная активность в расчете на 1 г сухих корней в час ($r=0,80$) и в расчете на одно растение ($r=0,77$)”, можно также судить о специфичности проявления генотипов макросимбионта и микросимбионта по этим признакам.

Образцы клевера ползучего в симбиозе с эффективными штаммами клевера (таблица 1) превышали контрольный фон по общему накоплению азота целым растением на 17,7–39,5%, по общему выходу сухого вещества на одно растение — на 28,8–51,3% и характеризовались в 1,67–3,87 раза большей активностью нитрогеназы на один грамм сухого вещества корней в час (C_2H_2).

В наших исследованиях было также установлено, что основную роль в определении активности и эффективности симбиоза играет взаимодействие генотипов макро — и микросимбионтов, на долю которых приходилось от 39,8 до 49,1% всех фенотипических изменений по этим признакам ($d_{\text{ваб}} = 0,398-0,491$), затем от генотипа растения хозяина ($d_{\text{ва}} = 0,289-0,447$) и в последнюю очередь от генотипа штамма ризобиума ($d_{\text{ва}} = 0,188-0,043$). Индексы детерминации d (коэффициенты) имели следующее обозначение и отражали: $d_{\text{ваб}}$ — взаимодействие образцов клевера со штаммами клубеньковых бактерий в симбиозе, $d_{\text{ва}}$ — воздействие на азотфиксацию фактора растения кле-

Таблица 1

Влияние специфичных штаммов клубеньковых бактерий клевера на эффективность азотфиксации гибридов клевера ползучего и сорта ВИК70

Образец	Вариант	Сухая биомасса целого растения		Общий азот в растении	
		грамм	% к контролю	мг	% к контролю
ГМ7	Контроль	5,34	100,0	153,6	100,0
ГМ7	Штамм1326	6,88*	128,8	180,8*	117,7
ГМ12	Контроль	3,69	100,0	111,2	100,0
ГМ12	Штамм1326	5,47*	148,2	155,1*	139,5
ГМ13	Контроль	3,72	100,0	117,6	100,0
ГМ13	Штамм1308	5,63*	151,3	155,3*	139,6
ВИК70	Контроль	3,49	100,0	98,2	100,0
ВИК70	Штамм1308	5,03*	144,0	129,1*	138,5
НСР ₀₅		0,187	3,87	5,0	3,95

* Разница существенна при 95%-ном уровне вероятности.

Таблица 2

Доля (d_{xy}) различных факторов в фенотипической изменчивости клевера ползучего по признакам, определяющим эффективность и активность симбиотической азотфиксации

Исследуемый признак	Коэффициенты детерминации для факторов: А, Б и АхБ		
	d_{ya}	d_{yb}	d_{yab}
Сухая биомасса целого растения	0,447	0,043	0,491
Общий азот в растении	0,268	0,153	0,398
($C_2 H_2$) — активность нитрогеназы, мкмоль/г сухих корней в 1 час	0,289	0,188	0,423

*Факторы: А — макросимбионт (образцы); Б — микросимбионт (штаммы) и АхБ — взаимодействие двух факторов макро и микросимбионта.

вера и d_{yb} — воздействие на азотфиксацию фактора штамма клубеньковых бактерий.

Анализ симбиотической азотфиксации клевера ползучего показывает, что вклад в фенотипическую изменчивость по признакам, характеризующим эффективность симбиоза, у каждого из партнеров сильно варьирует (таблица 2).

Так, по признаку “сухая биомасса растения”, судя по коэффициенту детерминации ($d_{ya}=0,447$), примерно 44,7% изменений связаны с особенностями и различиями между образцами и 4,3% — с особенностями клубеньковых бактерий клевера ($d_{yb}=0,043$). Однако по накоплению общего азота в растении коэффициент детерминации у макросимбионта уменьшается в 1,67 раза ($d_{ya}=0,268$), а у микросимбионта он значительно возрастает в 3,56 раза ($d_{yb}=0,153$). В связи с тем, что образцы клевера ползучего, представлены популяциями гибридов пятого поколения и сортом ВИК 70, предварительно проходили оценку в полевых условиях на фоне диких штаммов клубеньковых бактерий. Поэтому для них свойственна широкая внутрисортная амплитуда реакции на генотип микросимбионта. Линейность же культурных штаммов, в какой-то степени, и определила в нашем опыте более низкую долю их вариансы в сравнении с долей вариансы генотипов образцов клевера ползучего в общей изменчивости признака ($d_{ya} > d_{yb}$).

Дисперсионный анализ данных показал (таблица 2), что, несмотря на выравненность фактора среды обитания (световой режим, водное и минеральное питание, механический и химический состав почвы и других), доля этого фактора в фенотипической изменчивости признаков колебалась от 1,9 до 18,1% (d_{ye} (средовое) = $1 - d_{ya} - d_{yb} - d_{yab}$).

Заключение

На основании изложенного следует признать сложность процесса азотфиксации и многообразие форм взаимосвязи растений клевера ползучего и клубеньковых бактерий клевера. Более высокое влияние комплементарности

макросимбионта и микросимбионта на уровень азотфиксации и продуктивность растений, свидетельствует о важности подбора культурных высокоэффективных штаммов клубеньковых бактерий для перспективных сортов и гибридов. Поэтому в современных условиях необходимо вести параллельную селекционную работу с обоими компонентами симбиоза — создавать сорта и эффективные специфичные препараты штаммов клубеньковых бактерий, что явится дополнительным резервом для повышения продуктивности культурных сенокосов и пастбищ.

Литература

1. *Hardarson G., Jones D.* Effect of temperature on competition strains of *Rhizobium trifoli* for nodulation of two white clover varieties // *Annals of Applied Biology*, 1979, v.92, n2, P. 229–236.

2. *Чундерова А.И.* О генетике бобово-ризобияльного симбиоза (обзор) // *С.-х. биология*. — 1981. — Т.16, №3. — С. 476–477.

3. *Mytton L.R., Hughes D.* Methods of manipulating quantitative genetic variation in nitrogen. Forage legumes, 1984, P. 193–194.

4. *Boller B.C., Cadisch G., Weise S., Nosberger I.* Ertragsbildung und Stickstoff-Fixierung von Weissklee-ekotypen aus verschieden bewirtschafteten naturweisen. Schweiz. landw. Forsch., 1987, 1,2; S. 11–189.

5. *Mytton L.R.* The role of *Rhizobium* strain interactions in hill clover establishment // *Science and better use of grassland*. 1987, P. 18–19.

6. *Черемисов Б.М.* Селекция растений и клубеньковых бактерий на интенсификацию их симбиоза. — М.: ВНИИТЭИСХ, 1985. — С. 35–45.

7. *Mytton L.R.* Plant genotype x *Rhizobium* strain interactions in white clover // *Ann. Appl. Biol.* — 1975. Vol.80, N1, P. 103–107.

8. *Шаин А.С.* Оценка и создание исходного материала с повышенной азотфиксирующей способностью и биологической продуктивностью клевера лугового: Диссертация канд. с.-х. наук. — М., 1990. — 193 с.

9. *Дробышева Л.В.* Оценка коллекции и создание селекционного материала клевера лугового с повышенной симбиотической азотфиксацией: Диссертация канд. с.-х. наук. — М., 1990. — 180 с.

10. *Воловик В.Т.* Азотфиксация и продуктивность клевера гибридного // Тез. док. Всесоюзная научная конференция молодых учёных и аспирантов по актуальным проблемам интенсификации кормопроизводства. — М., 1991. — С. 54–55.

11. *Трухан А.А.* Оценка и создание перспективного селекционного материала клевера лугового с повышенной азотфиксирующей способностью в условиях центрального района нечерноземной зоны России: Диссертация канд. с.-х. наук. — М., 1994, 118 с.

12. Методические рекомендации для курсов повышения квалификации научных сотрудников по сельскохозяйственной микробиологии. Методы исследования клубеньковых бактерий. — М.: В НИИСХ микробиологии, 1981. — 78 с.

13. *Посыпанов Г.С.* Методические аспекты изучения симбиотического аппарата бобовых культур в полевых условиях // *Известия ТСХА*. — 1983. — Вып. 5. — С. 17–26.

Резюме

В статье обсуждаются вопросы взаимодействия генотипов растения и штаммов ризобияма клевера на культуре клевера ползучего.

У статті обговорюються питання взаємодії генотипів рослини і штамів ризобіума конюшини на культурі конюшини повзучої.

The article discusses the interaction between genotypes of plant and strains of *Rhizobium trifoli* in the culture of white clover.

**ХАРИТОНОВ Е.М., ТУМАНЬЯН Н.Г., ПАПУЛОВА Э.Ю., ДАВОЯН А.Е.,
ЛОТОЧНИКОВА Т.Н., ОСТАПЕНКО Н.В.**

*Всероссийский научно-исследовательский институт риса
Россия, 350921, Краснодар, н/о Белозерное, e-mail: arri_kub@mail.ru*

ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ РИСА СО СРЕДНИМ СОДЕРЖАНИЕМ АМИЛОЗЫ И ОКРАШЕННЫМ ПЕРИКАРПОМ ЗЕРНОВКИ

В Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию на территории РФ внесено 24 сорта риса селекции ВНИИ риса. Это белозерные сорта, относящиеся по типу зерновки к кругло-, средне- и длиннозерным, с содержанием амилозы (составной части крахмала эндосперма зерновки) от 15 до 24,5%. Причем в ассортименте сортов преобладают низкоамилозные с ее содержанием в крупе — 15–21%, и только один Дружный содержит 24,5% амилозы.

Содержание амилозы считается наиболее важным биохимическим показателем предварительной оценки качества риса. Отношение амилоза: амилопектин определяет пищевые и кулинарные достоинства риса. Чем выше содержание амилозы, тем больше воды поглощают крахмальные зерна. Они увеличиваются в объеме и не разрушаются благодаря высокой способности амилозы образовывать водородные связи. Поэтому сваренный рис со средним и высоким содержанием амилозы является рассыпчатым, а низкоамилозный — клейким или полурассыпчатым.

Перед отечественными селекционерами стоит задача выведения средне- и высокоамилозных сортов риса, предназначенных для рассыпчатых гарниров, плова и других блюд, для приготовления которых требуется рис, ядра которого при варке не склеиваются.

Сорта и формы риса, зерно которых имеет окрашенный перикарп (оболочку), относятся к краснозерным. Цвет перикарпа варьирует от розового до темно-коричневого и черного. Красный пигмент — проантоцианидин, является защитным фактором риса от патогенов и вредителей [4, 5]. Прародители белозерного культурного риса имели окрашенное зерно. Краснозерный рис имеет большое разнообразие, различающихся по морфологическим признакам и биологическим свойствам форм. Краснозерный рис, который относится к сорно-полевым формам, является засорителем посевов.

Однако, среди краснозерных форм встречаются такие, которые с селекционной точки зрения обладают положительными качествами, такими как холодостойкость, быстрый рост в начале вегетации, неприхотливость к условиям выращивания. Важнейшим фактором интереса селекционеров к красному рису является его повышенная питательная ценность. Пигменты перикарпа (красный пигмент, флавоны, флавоноиды, антоцианы, каротиноиды), токоферолы являющиеся мощными антиоксидантами, которые устраняют свободные радикалы в организме человека, снижают риск образования атеросклеротических бляшек в сосудах организма, способствуют улучшению

зрения [1, 3]. В связи с тем, что красный рис только шелушат или частично шлифуют, и используется он в пищу в нешлифованном или слабошлифованном виде, содержание в нем белков, витаминов и микроэлементов значительно выше, чем в традиционной белозерной крупе. В Китае такой рис называют императорским. В странах Юго-Восточной Азии отдельные народности питаются исключительно краснозерным (нешлифованным) рисом. Во Франции создан и достаточно широко используется сорт краснозерного риса Ред Мейджер. В Таиланде запатентованы краснозерные сорта, цена на крупу которых в несколько раз превышает таковую на белозерный рис. В Корнельском университете (США) был клонирован ген Rc, обуславливающий красную окраску перикарпа у риса [1].

Селекционерами ВНИИ риса ведется селекционная работа по созданию сортов с окрашенным зерном (цветного риса). Собрана коллекция образцов краснозерного риса и проведена их агробиологическая оценка. Первым таким сортом стал Карат, который был не устойчив к перикоуляриозу. В 2009 г. два новых сорта — среднезерный Рубин и длиннозерный Марс — было передано в Госсортоиспытание.

В связи с этим целью настоящей работы явилось провести оценку перспективного по содержанию амилозы в крупе и окраске перикарпа исходного материала по признакам структуры урожая и качества зерна и крупы.

Материалы и методы

Материалом исследования служили сортообразцы конкурсного сортоиспытания ВНИИР 10178, гибридного питомника — F_3 комбинации Heibar x 38351, ВНИИР 8523 x Arborio, Arborio x ВНИИР 10174, F_6 спонтанного гибрида. Массу 1000 зерен определяли по ГОСТу 10842-89, стекловидность и трещиноватость по ГОСТУ 10987-76, линейные размеры рисовой зерновки — на установке ИРЗ-6 по методике к прибору; содержание амилозы — по Juliano; анатомо-морфологические признаки эндосперма зерновки — в поле зрения бинокулярного микроскопа; элементы структуры урожая по Сметанину А.П. и др. [2].

Результаты исследования

В селекционном питомнике ВНИИ риса Н.В. Остапенко был выделен в 2004 г. спонтанный гибрид с крупной удлиненной зерновкой, окрашенным перикарпом и содержанием амилозы в крупе 26,2%. С 2005 г. производили отборы по показателям элементов структуры урожая и признакам качества зерна и крупы. В 2009 году было убрано 14 белозерных и 15 краснозерных образцов, сохранивших признаки габитуса растения родительских форм. Выделенные белозерные образцы имели длину метелки от 16,4 до 22,2 см, количество зерен в метелке от 156 до 317 шт., пустозерность от 2,7 до 23,0%, массу зерен с одной метелки 4,1–7,7 г. У краснозерных образцов были отмечены показатели: длина метелки — 15,7–24,0 см, количество зерен с метелки — 154–267 шт., пустозерность — 11–65%, масса зерен с одной метелки — 4,6–7,8 г. Причем выделенные образцы относились как к короткозерным, так и среднезерным.

Отмечены большие различия по признакам качества белозерных и краснозерных форм в потомстве спонтанного краснозерного гибрида. Масса 1000 зерен находилась в пределах 25,4–36,6 г, пленчатость — 16,9–22,5%, стекловидность 47–94%, трещиноватость 0–76%.

Из селекционных образцов были выделены как перспективные три белозерные и три краснозерные формы (табл. 1, 2).

Количество зерен с метелки находилось в пределах 133–212 шт. у белозерных форм и 159–252 шт. — у краснозерных; масса зерна с метелки соответственно — 4,7–6,5 и 4,8–7,1 г; пустозерность — 8,0–23,9% и 12,2–19,0%.

Масса 1000 зерен была 31,3–36,6 г у белозерных форм и 27,5–29,7 г у краснозерных; стекловидность соответственно — 51–94% и 48–92%; трещиноватость 0–14% и 0–3%. Пять образцов из шести по типу зерновки отнесены к среднезерным, образец №41 — к короткозерным.

Содержание амилозы оценивали в F_6 спонтанного гибрида, F_3 комбинаций Heibar x 38351, ВНИИР 8523 x Arborgio, Arborgio x ВНИИР 10174, ВНИИР 10178. Результаты представлены в таблице 3.

Таблица 1

Элементы структуры F_6 уояжа спонтанного гибрида
(БФ — белозерные формы, КФ — краснозерные)

Образец, №	Длина метелки, см	Количество зерен с метелки, шт.	Пустозерность, %	Масса зерна с метелки, %
41 (БФ)	18,1	212	8,0	6,5
48 (БФ)	20,8	133	15,8	4,7
57 (БФ)	21,8	200	23,9	5,7
57а (КФ)	23,9	252	19,0	7,1
60в (КФ)	21,8	159	17,1	4,8
60а (КФ)	22,6	179	12,2	5,3

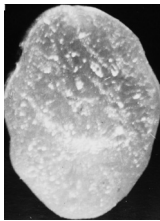
Таблица 2

Показатели признаков качества F_6 спонтанного гибрида урожая 2009 г.
(БФ — белозерные, КФ — краснозерные формы)

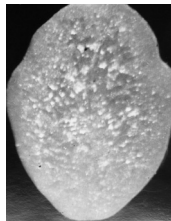
Образец, №	Масса 1000 зерен, г	Пленчатость, %	Стекловид- ность, %	Трещино- ватость, %	l/b
41 (БФ)	31,3	16,9	94	14	1,8
48 (БФ)	36,6	18,0	93	0	2,5
57 (БФ)	34,1	22,5	51	8	2,2
57а (КФ)	27,5	18,6	48	3	2,0
60в (КФ)	29,8	19,1	92	1	2,4
60а (КФ)	29,7	20,0	66	0	2,5

Содержание амилозы в зерне риса селекционных образцов, урожая 2009 г.

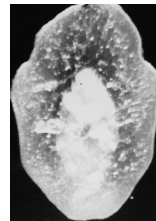
Образец, №	Содержание амилозы, %
41 (БФ)	15,8
48 (БФ)	21,4
57 (БФ)	22,2
57а (КФ)	23,2
60в (КФ)	23,0
60а (КФ)	21,6
F ₃ Heibar x 38351 (КФ)	18,0
F ₃ Heibar x 38351 (БФ)	18,2
F ₃ ВНИИР 8523 x Arborio (БФ)	18,4
F ₃ Arborio x ВНИИР 10174 (БФ)	16,3
ВНИИР 10178 (БФ)	24,8
НСР ₀₅	0,38



№ 41



№ 48



№ 57

Рис. Сколы зерновок риса белозерных форм

Образцы селекционного, гибридного питомников и конкурсного сортоиспытания были отнесены к низко- и среднеамилозным группам. Один образец из белозерных форм, №57, (22,2% амилозы) и два из краснозерных — 60в и ВНИИР 10178 (23,0% и 24,8%) были отнесены к среднеамилозным.

Оценку структуры эндосперма зерновок образцов проводили по сколам. Оценивали наличие или отсутствие трещин, мучнистых пятен, расположение, характер и размеры кристаллов крахмалистой паренхимы, размеры подпучковых бугров (рисунок). Крупные кристаллы расположены в дорсальной стороне. У образцов №41, 48 мучных пятен на сколах нет, у №57 — оно расположено в центре эндосперма. На сколе КФ F₃ Heibar x 38351 видно мучнистое пятно в центре зерновки. Такая характеристика сколов соответствует стекловидности образцов. В дальнейших исследованиях предполагается оценить взаимосвязь структуры эндосперма с технологическими признаками и кулинарными достоинствами крупы.

Выводы

В селекционном процессе создания сортов со средним содержанием амилозы и окрашенным перикарпом зерновки рекомендуется использовать образцы № 57, ВНИИР 10178, 57а, 60в, 60а, F₃ Heibar x 38351.

Литература

1. Меган Т.С., Томсон М.Дж., Пфейл Б.Е., МакКоуч С. Идентификация функции гена Rc, определяющего красную окраску перикарпа у риса // Рисоводство.— 2007.— №10.— С. 35.
2. Сметанин А.П., Дзюба В.А., Анрод А.И. Методика опытных работ по селекции, семеноводству, семеновыедению и контролю за качеством семян риса.— Краснодар, 1972.— 155 с.
3. Ling W.H., Cheng Q.X., Ma J. and Wang T. Red and Black rice decrease atherosclerotic plaque formation and increase antioxidant status in rabbits // J. Nutr.— 2001.— V.131.— P. 1421–1426.
4. Oki T., Masuda M., Kobayashi M., Furuta S., Suda I., and Sato T. Polymeric procyanidins as radical-scavenging components in red-hulled rice // J. Agric. Food Chem.— 2002.— V.50.— P. 7524–7529.
5. Shirley B. Flavonoids in seeds and grains: Physiological function. Agronomic importance and the genetics biosynthesis // Seed Sci. Res.— 1998.— V.8.— P. 415–422.

Резюме

Изучены структура урожая, признаки качества зерна и крупы, содержание амилозы образцов F₆ спонтанного гибрида, F₃ трех гибридных комбинаций селекции ВНИИ риса. Выделен перспективный исходный материал для селекции сортов со средним содержанием амилозы и окрашенным перикарпом зерновки.

Yield structure, quality traits of grain and milled rice, protein and amylose content in rice varieties of ARRRRI breeding and F₃ of three combinations have been studied. Perspective initial stock for breeding average amylose and red rice varieties have been selected.

ХОХЛОВ А.М.

*Харьковская государственная зооветеринарная академия
Украина, 62341, Украина, Харьковская область, Дергачевский район,
п/о Малая Даниловка, ул. Академическая, 1, E-mail:zoovet@zoovet.kharkov.ua*

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Проблема генетически обусловленных пороков или появление различных форм уродств у сельскохозяйственных животных представляет селекционную и экономическую опасность. Причинами уродства могут быть генетические, физические (ионизирующее облучение, температуры, травмы, дефицит кислорода, климатические факторы), химические (лекарства, соединения свинца, мышьяка, фенольные и др.) и биологические (вирусы, бактерии и т.д.) факторы [1, 2].

Наследственные дефекты в основном обусловлены действием мутантных генов, которые передают потомству как доминантные или рецессивные факторы с разной пенетрантностью (частотой проявления) и различной экспрессивностью (силой проявления).

Кроме того, наследование дефектов может быть сцепленным с полом (признак обусловлен генами, находящимися на X- или Y-хромосоме) или аутосомным. Следует отметить, что некоторые заболевания ограничены полом, т.е. проявляются у особой одного пола (например, крипторхизм) [3].

Материалы и методы

В настоящее время у человека известно 2500 наследственных аномалий, а у животных изучено около 500. Полученные результаты исследований свидетельствует о генетическом параллелизме в отношении наследственных аномалий, обнаруженных как у человека, так и у многих видов сельскохозяйственных животных.

Генетические аномалии затрагивают морфологическое строение, выражаясь в аномалиях скелета, кожи, головного мозга, органов зрения, пищеварения, мышечной ткани, половой и мочевыделительной систем, синтеза пигмента, в аномалиях обмена веществ и др. [4].

Делается попытка создать международную классификацию и список летальных дефектов у животных по Сторманту (1958) и Визнеру (1979) [2]. У крупного рогатого скота описано более 90 наследственных заболеваний, у свиней — 66, у овец — 90, у лошадей более 15 и у кур более 50 [2].

Современная домашняя свинья *Sus domesticus* произошла от дикого европейского предка *Sus scrofa ferus* и является продуктом многовековой эволюции, первоначально в результате естественного, а затем искусственного отбора, достигла высоких продуктивных показателей.

Кроме того, свинья сходна с человеком по особенностям зубной системы, морфологии и физиологии кожи, анатомии и физиологии сердечно-сосудистой системы, а также анатомии и физиологии пищеварения [2]. Свинья служит лабораторным животным в специальных биологических, медицинских и ветеринарных исследованиях.

В связи с этим важно знать величину генетического груза в популяциях свиней и других сельскохозяйственных животных, геногеографию аномалий и установить изменение мутаций в процессе селекции. Для решения этих задач необходим мониторинг. Генетический мониторинг — слежение за динамикой генетической структуры популяций. При этом используют генеалогический, цитогенетический, биохимический, иммуногенетический и другие методы исследований.

Генеалогический анализ является основным в установлении типа наследования аномалии, а также одним из приемов доказательства её генетической обусловленности.

Учитывая вышеизложенное, нами в условиях племенного завода “Михайловка” Сумской области на популяции свиней крупной белой породы был проведен мониторинг и разработан метод профилактики “кратерности” сосков у свиноматок, хряков и ремонтного молодняка.

Результаты и обсуждение

Диагностика и учет наследственных аномалий заключаются в том, что первоначально необходимо выявить и описать заболевание, а затем доказать его наследственную обусловленность. В настоящее время у свиней достаточно подробно описано 66 генетических аномалий, в том числе: 7 — кожного покрова, 17 — скелета, 3 — глаз, 13 — нервно-мышечных, 6 — крови, 6 — гормонально-обменных, 5 — пищеварительной системы, 9 — мочеполовой. Учитывая, что свинья может быть использована в качестве модели при изучении наследственных болезней у человека, мы приводим список некоторых генетически обусловленных аномалий у свиней (табл. 1).

Изучение механизма генетического контроля онтогенеза представляет не только большой теоретический интерес для понимания нормального развития популяции, но и имеет важное значение в профилактике и лечении наследственных и врожденных пороков развития и генетически обусловленных болезней. Источником генетических аномалий их возникновение являются генные, хромосомные, геномные мутации или рекомбинации.

Они возникают на разных стадиях онтогенеза. Значения бластогенеза в возникновении уродств сравнительно велико. Бластопатии приводят чаще всего к смерти плода с последующей его резорбцией. Эмбриогенез, или период образования главных органов, напротив, играет весьма существенную

Таблица 1

Генетические аномалии у свиней

№ п/п	Фенотип аномалии	Тип наследования	№ п/п	Фенотип аномалии	Тип наследования
1	Дефекты кожи	ар	11	Порфирия	д
2	Паралич тазовых конечностей	ар	12	Синдром агнатии (отсутствие челюсти)	ар
3	Мозговая грыжа	ар	13	Пиперкераз	ар
4	Атрезия ануса	д	14	Желтуха новорожденных	д
5	Расщепление неба	д	15	Гемофилия	ар
6	Искривление и ригидность конечностей	ар	16	Укорочение позвоночника	ар
7	Недоразвитие мозжечка	ар	17	Агнезия мышц сфинктера заднего прохода	ар
8	Водянка головы	ар	18	Укорочение верхней челюсти	ар
9	Отсутствие конечностей	ар	19	Пупочная грыжа	д
10	Дивертикулез подвздошной кишки	ар	20	Синдактилия	ар

Примечание: ар — аутосомно-рецессивный, д — аутосомно-доминантные.

Орган-мишья	Момент воздействия повреждающего фактора, недели											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Мозг		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Конечности			■	■	■	■	■	■	■			
Глаз			■	■	■	■	■	■				
Сердце			■	■	■	■	■	■				
Губы					■	■						
Зубы						■	■	■	■	■	■	■
Ухо							■	■	■	■	■	■
Брюшная полость									■	■		
Неба										■	■	■

Рис. Критические периоды тератогенеза у человека и лабораторных животных

роль. При воздействии тератогенного фактора в первой половине органогенеза можно ожидать образования аномалий связанных с нарушениями нервной закладки, которые проявляются в фенотипических изменениях головы (анэнцефалия, мозговые грыжи и т.д.). Во второй половине органогенеза страдает главным образом закладка хрящевого скелета. Возникают уродства конечностей (поли-, брахи- синдактилии) и позвоночника (слияния позвонков, кифоз, лордоз и др.). Для человеческого плода и плодов точно установлен тот критический период времени, когда тератогенный агент нарушает развитие того или иного органа (рис.).

Таким образом, под воздействием тератогенных факторов могут возникнуть мозговые грыжи, слияние позвонков и т.д. Поэтому не всякая врожденная аномалия является наследственной и термин “врожденная болезнь” не может быть использован как синоним термина “наследственная болезнь”. В отношении причин таких уродов многое остается неизвестным.

Вирусные и другие инфекции, а также вскармливание в ходе супоросности свиноматок таких препаратов, как талидомид, могут сильно изменять нормальные развитие плода [4]. Из других факторов среды, которые обуславливают онтогенетические дефекты, следует указать — йодную недостаточность, а также некоторые лекарства (например, металибур). Возбудитель гриппа свиней вызывает отёк, патологические изменения почек, гиперплазию щитовидной железы, заячью губу, волчью пасть, гипоплазию мозжечка, гидроцефалию и другие заболевания [2].

Определить характер наследования наследственных болезней и принять меры, направленные на их ликвидацию, теоретически кажется нетрудной задачей. Однако на практике установить этиологию таких болезней удается редко. Лишь с определенной степенью вероятности можно утверждать, что они генетические. Диагностические критерии этих болезней четко не определены или вовсе неизвестны.

Главный метод изучения наследования аномалий у животных с большим интервалом между поколениями — анализ родословных. Изучение наследо-

вания начинают с диагностики аномалии, потом проводят генеалогический анализ и завершают установлением типа наследования.

Многососковость свиноматок является важным биологическим и продуктивным качеством, позволяющим выкармливать большие гнезда поросят и приносить экономическую прибыль хозяйству. Сосковость — наследственный признак. Проводя направленный отбор и подбор по числу сосков селекционерам удалось с 8–10 у одомашненных животных довести ее до 14–16 у свиней современных пород. Однако, гораздо более значение, чем генетически обусловленное число сосков, имеет тоже обусловленная генетически форма верхушек сосков. У свиней выявлено несколько наследственных дефектов сосков, к числу которых относят и их кратерность (втянутость). Глубина кратера может соответствовать, примерно длине нормального соска. При “кратерности сосков” — выводное отверстие в “кратерном” соске как бы вдавлено внутрь. При сосании поросята сдавливают сосок с боков, закупоривают отверстие и не могут высосать молоко. Основным источником этих аномалий — мутационные изменения. Тип наследования при этой форме сосков считается рецессивным.

В условиях госплемзавода “Михайловка” Сумской области нами была выявлена наследственно обусловленная “кратерность” соском у хряков-производителей, свиноматок и ремонтного молодняка. В стаде свиней постоянно практикуется выбраковка племенных свинок с дефектными сосками. Однако односторонний отбор с учетом сосковости самок не давал полного эффекта, так как “кратерность” сосков периодически появлялась в стаде свиней.

Генеалогический анализ стада показал, что в популяции свиней крупной белой породы госплемзавода было выявлено 22 ремонтные свинки с одним, двумя и тремя кратерными сосками, а 18 животных из этого числа имели дефекты двух-трех сосков. Генеалогическая характеристика этих животных показана в табл. 2.

Генеалогический анализ происхождения ремонтных свинок с кратерными сосками показал, что в данной популяции из восьми семейств высокая частота встречаемости дефектов сосков наблюдалась среди животных двух семейств Волшебницы и Тайги, проявлялось это заболевание также в четырех линиях хряков: Драчуна 2425, Сомы 8159, Свата 9863 и Леопарда 3017.

Варьирование кратерности сосков у свиноматок, хряков и ремонтного молодняка указывает на сложный характер её наследования. Можно предложить, что данный признак относится к числу полимерных признаков с аутосомным распределением генов в хромосоме. Генетический анализ наследования сосковости у свиней показал, что наличие кратерности сосков у ремонтных свинок семейства Тайги 7132 и 6078, Волшебницы 5034, 8072 и 8720, предки которых не имели фенотипического проявления втянутости сосков, указывает на то, что их родители являются гетерозиготными по данному гену и заболевание проявляется как рецессивный аутосомный признак.

Выявление фенотипической кратерности сосков у хряков-производителей, ведущих линий Драчуна, Сомы, Свата и Леопарда, указывает на то,

Происхождение свинок с кратерными сосками

Ремонтные свинки	Происхождение	
	свиноматка	хряк
Тайга 8044	Тайга 9564	Драчун 2425 (кратер.)
Тайга 8046	Тайга 9564	Драчун 2425 (кратер.)
Тайга 4740	Тайга 9564	Драчун 2419
Тайга 4612	Тайга 9566	Сом 8159 (кратер.)
Тайга 6212	Тайга 9456	Сом 8159 (кратер.)
Тайга 7026	Тайга 9428 (кратер.)	Драчун 2525
Тайга 7038	Тайга 9428 (кратер.)	Драчун 2525
Тайга 7132	Тайга 9452	Лафет 7627
Тайга 7726	Тайга 9238 (кратер.)	Лафет 7627
Тайга 6078	Тайга 9592	Сват 9863
Волшебница 5034	Волшебница 7006	Сват 9863
Волшебница 4718	Волшебница 6916	Сват 9875 (кратер.)
Волшебница 4584	Волшебница 6924 (кратер.)	Драчун 3027
Волшебница 4588	Волшебница 6924 (кратер.)	Драчун 3027
Волшебница 8252	Волшебница 6924 (кратер.)	Драчун 3027
Волшебница 8072	Волшебница 2664	Сом 9981
Волшебница 7250	Волшебница 2436	Леопард 3017 (кратер.)
Волшебница 8720	Волшебница 2684	Лафет 7627

что носительство генов кратерности проявляется как со стороны матери, так и со стороны отца, что побуждает селекционеров на необходимость строгого отбора ремонтных хрячков и свинок на племя с учетом состояния их сосковости.

Борьба с аутосомными рецессивными генами сложная, так как проявление кратерных сосков у свиноматок крупной белой породы снижает материнские качества и затрудняет селекцию по другим признакам. Основная проблема заключалась в выявлении гетерозигот. В этом случае метод борьбы с болезнью зависел от наличия точной информации о животных, способах её передачи и частоты проявления генов (пенетрантности). Размер ущерба от болезни устанавливается с учетом усложнения селекционных программ и снижения уровня продуктивности животных.

Исследования показали, что свиноматки крупной белой породы племя завода “Михайловка” носители гена “кратерности” сосков имели пониженную многоплодность, крупноплодность, молочность, отъемную массу поросят в 60-дневном возрасте и сохранность поросят. Все это в совокупности приносит экономический ущерб в сравнении с разведением животных свободных от генетического груза наследственных заболеваний.

Для выявления носителей рецессивного гена “кратерности” кроме изучения родословных рекомендовано проводить в стаде испытательные родственные спаривания в линиях и семействах, а также для установления рецессивного гена среди маток и хряков племенного стада желательного иметь контрольную группу гетерозиготных животных, что ускоряет процесс испытания животных на носительство генов кратерности.

Выводы

1. Аутосомно-рецессивный тип наследования, при котором аномалию обуславливает рецессивный ген, находящийся в аутосоме, этот дефект проявления которого проявляется у мужских и женских особей с одинаковой частотой. Для выявления болезни рецессивный ген должен быть в гомозиготном состоянии и обладать полной пенетрантностью. Гетерозиготные носители аномального гена не отличаются от животных с нормальными аллелями.

2. Изучение родословных позволяет установить доминантный или аутосомно-рецессивный тип наследования аномалии в семействах, линиях и в породах. Своевременное выявление производителей-носителей рецессивных летальных или полuletальных генов, особенно в условиях широкого распространения метода искусственного осеменения, позволяет защитить животных от генетических заболеваний.

3. Редкая встречаемость в популяциях домашних животных доминантных летальных аномалий объясняется тем, что животные с летальным дефектом гена не оставляют потомков, потому что в популяции постоянно происходит элиминация доминантных летальных генов, которые вновь появляются только в результате мутаций. Простые доминантные гены не представляют проблемы — они полностью удаляются путем выбраковки больных животных.

4. Сцепленные с полом моногенные рецесивы также не представляют селекционеру трудностей, если характер наследования установлен; выбраковка матерей пораженных отцов позволяет ликвидировать болезнь.

Литература

1. Винер Э., Виллер З., Ветеринарная патогенетика.— М.: Колос, 1979.— С. 320–350.
2. Петухов В.Л., Гудилин И.И. Генетические основы селекции животных.— М.: Агропромиздат, 1989.— С. 303–317.
3. Понд У. Дж., Хаупт К.А. Биология свиньи.— М.: Колос, 1983.— С. 8–2.
4. Хатт. Ф. Генетика животных.— М.: Колос, 1969.— С. 388–407.
5. Хохлов А.М. Наследственная обусловленность кратерности сосков у свиней и её проявления // Свиноводство.— К.: Урожай, 1979.— С. 18–20.

Резюме

Изучена аутосомно-рецессивная мутация “кратерности” сосков у свиней крупной белой породы и предложены методы её профилактики.

Вивчено аутосомно-рецесивну мутацію “кратерности” сосків у свиней великої білої породи.

Autosomno-recessive mutation of crater in Large White swines has been investigated methods of prophylaxis have been proposed.

¹ЧЕРНЕНКО А.Д., ¹ПАРІЙ Ф.М., ²ПАРІЙ М.Ф.

¹Уманський державний аграрний університет, п/в “Софіївка-5”, м. Умань, Черкаської обл., 20305, Україна, e-mail: adc@ukr.net

²Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. Героїв Оборони, 15, м. Київ, 03041, Україна

ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ОЗНАКИ СТЕРИЛЬНІСТЬ-ФЕРТИЛЬНІСТЬ У РІПАКУ ЯРОГО

Стерильністю називають нездатність, або знижену здатність організму утворювати нормальні гамети [7]. Цитоплазматична чоловіча стерильність (ЦЧС) ріпаку є результатом взаємодії специфічних генів *c*, наявних лише у певному типі цитоплазми *S* з ядерними рецесивними генами чоловічої стерильності *rf* [3]. Гени цитоплазми, що відповідають за прояв ознаки стерильності, локалізовані у мітохондріях [4, 5, 6]. Таким чином, з одного боку, чоловіча стерильність ріпаку є результатом дії мітохондріальних генів які викликають цитоплазматичну дисфункцію, а з іншого, відновлення фертильності залежить від генів ядра, що у домінантному стані відновлюють фертильність [5]. Виникнення явища ЦЧС є результатом віддаленої гібридизації та міжвидового обміну ядерним і цитоплазматичним геномом [6].

Проявляється цитоплазматична чоловіча стерильність у вигляді різного ступеня недорозвиненості чоловічих статевих органів — пиляків, або коли в нормально розвинених пиляках, через порушення мейозу, не утворюються нормальні мікроспори [3]. Так як пилок рослин майже не містить цитоплазми батьківської рослини то успадковується явище ЦЧС по материнській лінії [4, 6]. На сучасному етапі явище ЦЧС широко використовується у насінництві ріпаку [7].

Метою нашої роботи був пошук стерильних форм ріпаку ярого з метою використання ЦЧС у роботі зі створення гетерозисних гібридів цієї культури. Для визначення об'ємів проведення схрещувань у селекційній роботі, та ідентифікування генотипів при схрещуванні їх зі стерильними формами виникла необхідність у визначенні кількості генів, що контролюють прояв ознаки “стерильність-фертильність”.

Матеріали і методи

Нами було досліджено 16 зразків невизначеної генотипової структури та 10 зразків закордонного походження з метою виділення стерильних форм та визначення кількості генів, якими контролюється ознака “стерильність-фертильність”. Для цього було проведено самозапилення та схрещування цих зразків з лініями, виділеними із сортів Ірис, Титан, Микитнецький.

Для самозапилення та схрещування використовували 5–8 ізольованих квіток, видаляючи верхівку суцвіття, а також ті квітки, що розкрились до ізолювання суцвіття.

У одержаних від контрольованого запилення рослин визначали наявність стерильних форм, аналізували розщеплення за ознакою “стерильність-фертильність”. Аналіз проводили шляхом огляду розмірів, форми тичинок і

пиляків та наявності у них пилку. Квітки поділяли на два класи, фертильні та стерильні. Стерильними вважали квітки, що мали у два і більше разів коротші, у порівнянні з нормальними, тичинки з недорозвиненими пиляками, що не розтріскувались, і не давали пилку.

Математичний аналіз одержаних результатів проводили з застосуванням критерію χ^2 [1, 2].

Результати і обговорення

З досліджених нами рослин, одержаних після самозапилення 26 зразків ріпаку ярого, лише у потомства зразка Р 78–28 було виявлено стерильні рослини.

При цьому з досліджених 171 рослини, 161 була фертильною, а 10 — стерильними. Таким чином співвідношення фертильних рослин до стерильних наближалась до значення 15:1 (табл. 1).

Виділені зі зразка Р 78–28 стерильні форми були схрещені з лініями одержаними від самозапилення рослин сортів Ірис, Титан, Микитнецький. Гібриди від такого схрещування виявились фертильним.

Провели самозапилення отриманих гібридів і в другому поколінні отримали розщеплення на стерильні та фертильні рослини у співвідношенні, що наближалось до 15:1 (табл. 2).

Таблиця 1

Розщеплення рослин зразка Р 75–28 на стерильні й фертильні у другому поколінні

Загальна кількість рослин, шт	Фертильні рослини, шт	Стерильні рослини, шт	Очікуване співвідношення	χ^2
171	161	10	15:1	0,0472

Таблиця 2

Розщеплення за ознакою стерильність-фертильність рослин гібридів отриманих від схрещування стерильних форм зразка Р 78–28 з лініями сортів

Варіант	Фертильні рослини, шт	Стерильні рослини, шт	Очікуване співвідношення	χ^2
ЧС × Ірис-1	53	6	15:1	1,5469
ЧС × Ірис-2	30	4	15:1	1,7647
ЧС × Ірис-3	58	4	15:1	0,0043
ЧС × Титан-1	73	7	15:1	0,8533
ЧС × Титан-2	56	4	15:1	0,1678
ЧС × Титан-3	56	4	15:1	0,1678
ЧС × Микитнецький-1	58	3	15:1	0,1847
ЧС × Микитнецький-2	52	5	15:1	0,6188
Σ	436	37	15:1	1,9959

Отримані результати досліджень зразка Р 78–28 щодо розщеплення на фертильні та стерильні рослини засвідчили, що ознака “стерильність-фертильність” у цього зразка контролюється двома генами.

Висновки

В результаті проведених досліджень серед 26 зразків вихідних матеріалів ріпаку ярого виявлено один — Р 75–28, який мав ознаку стерильність.

Встановлено, що генетичний контроль ознаки “стерильність-фертильність” зразка ярого ріпаку Р 75–28 здійснюється двома генами закріплення-відновлення.

Література

1. *Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Зайцев Г.Н.— М.: Наука, 1984.— 424 с.
2. *Мойсейченко В.Ф.* Основи наукових досліджень у плодівництві, овочівництві, виноградарстві та технології зберігання плодоовочевої продукції / Мойсейченко В.Ф.— К.: НМК ВО, 1992.— 364 с.
3. Ріпак: Ботанічна характеристика. Біологічні особливості. Селекція і насінництво. Технологія вирощування. Використання / [Гайдаш В.Д., Климчук М.М., Макар М.М., Мазур В.О. та ін.]; упоряд. М.М. Макар.— Івано-Франківськ: Сіверсія, 1998.— 223 с.
4. *Chase C.* Cytoplasmic male sterility and fertility restoration by nuclear genes / Christine D. Chase, S. Gabay-Laughan // *Molecular biology and biotechnology of plant organelles.*— 2004.— Dordrecht: Springer Netherlands. 2004.— 659 p.
5. *Eckardt N.* Cytoplasmic Male Sterility and Fertility Restoration / N. Eckardt // *The Plant Cell.*— 2006. Vol.18, №3.— P. 1295–1304.
6. *Hanson M. R.* Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development / M.R. Hanson S.Bentolila // *The Plant Cell.*— 2004.— Vol.16, №1.— P. 154–169.
7. *Horn R.* Recombination: Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in higher plants / R. Horn // *Progress in Botany.*— 2006.— Vol.67.— P. 31–52.

Резюме

Наведено результати досліджень по виділенню носія ознаки “стерильність” та визначенню генетичного контролю ознаки “стерильність-фертильність” у ріпаку ярого.

Приведено результати досліджень по виділенню носителя признака “стерильность” и определению генетического контроля признака “стерильность-фертильность” у рапса ярогого.

The results of studies on the allocation of sterility trait carrier, and the definition of genetic control of the “sterility-fertility” trait in spring oilseed rape are shown.

**ШИХЛИНСКИЙ Г.М., МАМЕДОВА Н.Х., МАМЕДОВА А.Д.,
АБДУЛАЛИЕВА Г.С., ГАСАНОВА Г.И.**

Институт Генетических Ресурсов НАН Азербайджана,

Азербайджан, 1106, Баку, пр. Азадлыг, 155, e-mail: sh.haci@yahoo.com

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ХЛОПЧАТНИКА К БИОТИЧЕСКИМ И АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Одной из самых древних прядильных культур является хлопчатник. В процессе длительного приспособления к почвенно-климатическим условиям образовалось много разных форм хлопчатника, отличающихся друг от друга как по урожайности, так и по качеству волокна. Известно 39 видов хлопчатника. Все они происходят из теплых умеренных или тропических зон. Однако, регулярно разводятся только четыре вида, точнее — множество их сортов.

Генетически виды хлопчатника делятся на две группы, различающиеся числом хромосом в клетке: диплоидную и тетраплоидную. Диплоидны ($2n=26$) два культурных вида — хлопчатник индокитайский, или древовидный (*G. arboreum* L.) и хлопчатник травянистый, или гуза (*G. herbaceum* L.). Еще два вида, имеющие гораздо большее экономическое значение, — хлопчатник перуанский, или барбадосский (*G. barbadense* L.) и хлопчатник мексиканский, обыкновенный, или упланд (*G. hirsutum* L.) — тетраплоидны, то есть у них четыре набора хромосом ($4n=52$) [2].

Производству хлопка-сырца уделяется большое внимание. Однако, биотические (болезни и вредители) и абиотические (засуха и засоление) факторы среды наносят большой вред производству этой культуры. Ежегодный ущерб, наносимый вредителями и болезнями сельскохозяйственным культурам, по данным организации по продовольствию и сельскому хозяйству ООН (ФАО), составляет примерно 20–25% потенциального мирового урожая продовольственных культур.

Наиболее распространенными болезнями хлопчатника являются корневая гниль, гоммоз, вилт, антракноз и другие. Наиболее вредоносной болезнью хлопчатника является вилт или увядание *Verticillium dahliae* Kleb. В зависимости от характера проявления болезни и ее возбудителя увядание хлопчатника делят на вертициллезное и фузариозное [6].

Вертициллезное увядание распространено почти во всех хлопкосеющих районах, но чаще обнаруживается на посевах средневолокнистого хлопчатника. Вертициллезное увядание вызывается грибом *Verticillium dahliae* Klebahn, который относится к несовершенным грибам. Это почвенный организм — полифаг с несложным циклом развития, который поражает около 700 видов растений, относящихся к различным семействам. В почве гриб развивается на мертвых остатках растений. На его бесцетной, многократно разветвленной грибнице образуется конидиальное спороношение и микросклероции [3, 4].

В полевых условиях болезнь обычно проявляется в фазе бутонизации или в начале цветения сначала на нижних, а позже на верхних листьях в виде округлых или угловатых, светло-зеленых, а затем желтых пятен. Располагаются они по краям листа и между жилками, а нередко сливаются и охватывают всю листовую пластинку. Нормальная зеленая окраска листа сохраняется только в виде небольших узких полосок вдоль жилок. Пораженная ткань буреет, листья засыхают и постепенно опадают. Нередко при длительном течении болезни наблюдается полное оголение растений. Коробочек на таких растениях формируется немного, к тому же они преждевременно подсыхают и раскрываются. Иногда на растении вместо опавших листьев из спящих почек появляются новые, очень мелкие листья, что приводит к еще большему истощению растений и ослаблению плодообразования.

В некоторых случаях растениям удается оправиться от заболевания, и тогда куст хлопчатника внешне выглядит нормальным. Однако, при тщательном осмотре его можно заметить укороченные междоузлия, что свидетельствует об угнетающем действии болезни на растение. При заболевании хлопчатника вилтом на поперечных или косых срезах стебля в центре или на периферии обнаруживаются побуревшие участки [5].

Материал и методы

В данной работе проводилась фитопатологическая оценка устойчивости к вертициллезному вилту 90 внутривидовых (*G. hirsutum* L.) и 89 межвидовых гибридов (*G. hirsutum* L. x *G. barbadense* L.) хлопчатника на искусственном-инфекционном вилтовом фоне.

Исследования проводились в двух повторностях на Апшеронской научно-экспериментальной базе Института Генетических Ресурсов НАН Азербайджана. Оценку устойчивости к болезни проводили по установленной Войтечком Ф.В. методике [1], то есть пятибальной шкале: иммунные, высокоустойчивые, устойчивые, толерантные, восприимчивые и сильновосприимчивые.

Результаты и обсуждение

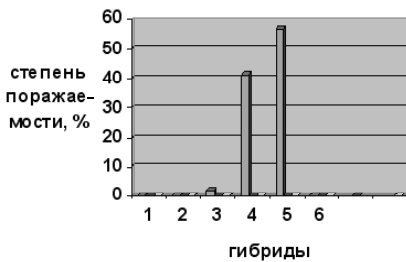
Среди внутривидовых гибридов иммунных и высокоустойчивых форм не выявлено, устойчивые составили — 2,2%, толерантные — 41,1%, восприимчивые — 56,7%, сильновосприимчивых гибридов, также не выявлено.

Среди межвидовых гибридов хлопчатника, количество иммунных растений было 24,7%, устойчивых — 29,2%, толерантных — 34,8%, восприимчивых было — 11,3%, высокоустойчивых и сильновосприимчивых форм у этих гибридов не оказалось.

Как видно, из данных таблицы, процентное соотношение иммунных и устойчивых форм у межвидовых гибридов было выше, чем у внутривидовых, то есть 53,9% против 2,2% соответственно. Это объясняется тем, что вид хлопчатника *G. barbadense* L., который участвует в межвидовой гибридизации, в отличие от вида *G. hirsutum* L., является более устойчивым к вертициллезному вилту. И поэтому, гибриды, полученные от межвидовой гибридизации имеют более высокие показатели устойчивости к вилту, чем гибриды полученные от внутривидовой. Сорты средневолокнистого хлопчатника

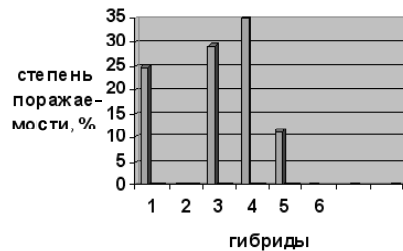
Поражаемость гибридных форм хлопчатника вилтом

Степень поражаемости	Устойчивость, в баллах	Внутривидовые гибриды		Межвидовые гибриды	
		число	%	число	%
Иммунные — (0)	0	-	-	22	24,7
Высокоустойчивые — (1-5%)	1	-	-	-	-
Устойчивые — (6-10%)	3	2	2,2	26	29,2
Толерантные — (11-25)	5	37	41,1	31	34,8
Восприимчивые — (26-50%)	7	51	56,7	10	11,3
Сильновосприимчивые — (51-100%)	9	-	-	-	-
Всего:		90		89	



1. иммунные — 0
2. высокоустойчивые — 0
3. устойчивые — 2,2%
4. толерантные — 41,1%
5. восприимчивые — 56,7%
6. сильновосприимчивые — 0

Рис. 1. Внутривидовые гибриды



1. иммунные — 24,7%
2. высокоустойчивые — 0
3. устойчивые — 29,2%
4. толерантные — 34,8%
5. восприимчивые — 11,3%
6. сильновосприимчивые — 0

Рис. 2. Межвидовые гибриды

(*G.hirsutum* L.) поражаются преимущественно вертициллезным вилтом, а тонковолокнистого (*G.barbadense* L.) — фузариозным. Процент поражаемости средневолокнистого хлопчатника вертициллезным вилтом может превышать 60%, а тонковолокнистый хлопчатник хотя и поражается вертициллезным вилтом, но проявляет известную толерантность к *V.Dahliae* Klebahn, поэтому потери его урожая от болезни значительно меньше.

К числу важнейших способов борьбы с вредителями и болезнями относятся выведение и возделывание непоражаемых болезнями сортов культурных растений и поэтому, использование в гибридизации тонковолокнистых сортов хлопчатника вида *G.barbadense* L., даст возможность получить устойчивых к вертициллезному вилту гибридных форм.

В результате повышенной стойкости к заболеванию, относительно устойчивые сорта при заражении вилтом дают значительно выше урожай по

сравнению с неустойчивыми, у которых из-за болезни резко понижается продуктивность. Методом отдаленной гибридизации, широко применяемым в селекции хлопчатника, возникает возможность выведения сортов, сочетающих в себе как устойчивость к заболеванию вертициллезом, так и высокие технологические качества волокна [3].

Оценка стресс-реакции вилтоустойчивых гибридов хлопчатника на действие засухи и засоления, проводимая по физиологическим параметрам, позволила выделить образцы, устойчивые и к биотическим, и к абиотическим факторам среды, которые могут быть использованы в селекции исходным материалом, как доноры устойчивости к патогену.

Литература

1. *Войтенко Ф.В.* Методика долгосрочного прогноза вертициллезного вилта хлопчатника. М.: Колос, 1970, 15 с.
2. *Губанов Я.В.* Технические культуры. М.: Агропромиздат, 1986, с. 181.
3. *Доброзракова Т.Л.* Сельскохозяйственная фитопатология.— Ленинград: Колос, 1966.— 327 с.
4. *Квитко К.В.* Мутационный процесс у грибов. Генетические основы устойчивости растений к болезням. Л.: Колос, 1977, с. 44–58.
5. Иммуитет сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям // Тр. Всесоюзного НИИ защиты растений (под ред. Т.И. Федотовой). 1966, Вып. 26.2.
6. *Пересыпкин В.Ф.* Сельскохозяйственная фитопатология. М.: Агропромиздат, 1989, 480 с.
7. *Сеноедов В.П.* Вилтоустойчивость хлопчатника при отдаленной гибридизации / Всесоюзная конференция “Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции”. Л.: ВИР, 1981, Т.4, с. 15–16.

Резюме

В статье приводятся результаты фитопатологической оценки устойчивости к вилту внутривидовых (*G.hirsutum* L.) и межвидовых (*G.hirsutum* L.x *G.barbadense* L.) гибридов хлопчатника на искусственно-инфекционном фоне. В результате исследования были выявлены устойчивые к болезни формы хлопчатника, которые могут быть использованы в селекционном процессе, как доноры устойчивости к вилту.

Investigation was devoted to the phytopathological assessment of wilt resistance of intraspecific (*G.hirsutum* L.) and interspecific (*G.hirsutum* L. x *G.barbadense* L.) cotton hybrids got from crossing in artificial back ground. As a result of investigation wilt resistant cotton forms were determined and their use as a donor materials for wilt resistance in future breeding procedures was advised.

**ШТАРК О.Ю.¹, БОРИСОВ А.Ю.¹, НАУМКИНА Т.С.², АХТЕМОВА Г.А.¹,
ЖУКОВ В.А.¹, ДАНИЛОВА Т.Н.¹, ЧЕБОТАРЬ В.К.³, ВАСИЛЬЧИКОВ А.Г.²,
БАРБАШОВ М.В.², ЗОТИКОВ В.И.², ТИХОНОВИЧ И.А.¹**

¹ Государственное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии Россельхозакадемии (ГНУ ВНИИСХМ), Санкт-петербург, Пушкин, ш. Подбельского, д. 3; тел. (812)470 51 83; факс (812)470 43 6; e-mail: oshdark@yandex.ru;

² Государственное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт зернобобовых и крупяных культур Россельхозакадемии (ГНУ ВНИИЗБК), г. Орел, п/о Стрелецкое, административное здание ГНУ ВНИИЗБК);

³ ООО «Бисолби-Интер», Санкт-петербург, Пушкин, ш. Подбельского, д. 3.

СОЗДАНИЕ НОВЫХ ВЫСОКОЭФФЕКТИВНЫХ СОРТОВ БОБОВЫХ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С ПОЛЕЗНЫМИ ПОЧВЕННЫМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Взаимодействия сельскохозяйственных растений с полезными почвенными микроорганизмами (грибы арбускулярной микоризы, клубеньковые бактерии и полезные ассоциативные ризосферные бактерии) играют важную роль в развитии растений. Микроорганизмы обеспечивают их соответствующим питанием и регуляторами роста, повышают устойчивость к патогенным микроорганизмам и способствуют адаптации к стрессам различной природы, кроме того деятельность почвенных микроорганизмов способствует биоремедиации аргоекосистем [1]. Использование растительно-микробных взаимодействий (ранее широкомасштабно не использовавшихся) в экологически ориентированном сельскохозяйственном производстве позволит повысить урожай и качество продукции, а также плодородие и микробиологическую активность почв и при этом сократить количество применяемых агрохимикатов.

В современной концепции земледелия бобовые культуры являются ключевым компонентом технологий производства сельскохозяйственной продукции растениеводства (<http://www.grainlegumes.com/aep/>). Бобовые способны формировать комплексную взаимовыгодную (мутуалистическую) растительно-микробную систему (бобовое растение + грибы арбускулярной микоризы + клубеньковые бактерии + полезные ассоциативные ризосферные бактерии) [1–3]. Существование общих генов растения и микроорганизмов и их молекулярных продуктов, необходимых для формирования различных мутуалистических симбиозов бобовых привело к заключению, что бобовые обладают единой генетической системой, контролирующей развитие комплексной растительно-микробной системы [1–3]. Этот факт наряду с предположением, что генетическая система растения, контролирующая развитие азотфиксирующего клубенька, эволюционно базировалась на системе контроля формирования арбускулярной микоризы [1, 3, 4], очень важен для использования комплексной растительно-микробной системы в экологически ориентированном адаптивном сельскохозяйственном производстве.

Результаты вегетационных и полевых экспериментов с использованием гороха (*Pisum sativum* L.) в качестве сельскохозяйственной культуры и комплексной инокуляции полезными почвенными микроорганизмами явно продемонстрировали возможность использования симбиотического потенциала в сельскохозяйственном производстве с целью уменьшения доз минеральных удобрений и химических средств защиты растений [5–8]. Прежде всего, с привлечением образцов из коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова был выявлен высокий уровень генетического полиморфизма у гороха (*P. sativum*) по признаку “симбиотическая эффективность” и отобраны генотипы с контрастной симбиотической эффективностью [5, 6]. Генотипы гороха с наиболее высокой симбиотической эффективностью были вовлечены в селекционный процесс. Позже, среди современных сортов гороха, созданных без учета потенциала взаимодействия с полезной почвенной микрофлорой, были выявлены генотипы, обладающие как высокой симбиотической эффективностью, так и необходимой архитектоникой растения, которые могут быть непосредственно вовлечены в селекционные программы [7, 8]. Также было показано, что при использовании генотипов гороха, эффективных во взаимодействии с полезной почвенной микрофлорой, комплексная инокуляция оказывает действие, сравнимое с применением полной дозы минеральных удобрений [7, 8]. Таким образом, была доказана возможность и необходимость ведения селекции бобовых (а в дальнейшем и небобовых культур) на повышение симбиотического потенциала [7, 8].

В результате анализа данных, изложенных выше, совместно с ГНУ ВНИИЗБК была сформулирована концепция, выражающая принципиально новый взгляд на использование мутуалистических симбиозов растений в адаптивном растениеводстве. Во-первых, необходимо рассматривать генетическую систему растений, контролирующую взаимодействие с различными типами полезных почвенных микроорганизмов как единую. Во-вторых, растение является наиболее генетически стабильным компонентом растительно-микробной системы, и именно оно должно управлять эффективностью взаимодействия с полезной почвенной микрофлорой. Таким образом, необходимо вести селекцию растений на повышение симбиотического потенциала на фоне максимального генетического разнообразия полезной почвенной микрофлоры, а главным признаком для оценки эффективности считать дополнительную биомассу, накопленную за счет растительно-микробной системы [8]. Селекцию необходимо вести на фоне инокуляции комплексным микробным инокулятом (микробиологическим удобрением), содержащим клубеньковые бактерии, грибы арбускулярной микоризы и полезные ассоциативные ризосферные бактерии.

В сотрудничестве с инновационной компанией “Бисолби-Интер” была разработана технология производства и применения комплексного микробиологического препарата “БисолбиМикс” [9], содержащего высокоэффективные штаммы клубеньковых бактерий, полезных ризосферных бактерий и изоляты грибов арбускулярной микоризы из коллекций ГНУ ВНИИСХМ

и “Бисолби-Интер”. В полевых условиях была показана высокая эффективность этого препарата при использовании, как под бобовые [8], так и небобовые культуры. Также на территории экспериментальных полей ГНУ ВНИИЗБК был создан стационарный селекционный питомник для отбора высокоэффективных в симбиозе растений. Для инокуляции почвы в питомнике используется препарат “БисолбиМикс”.

В настоящее время в условиях селекционного питомника (г. Орел) продолжается поиск высокоэффективных в симбиозе с полезной почвенной микрофлорой генотипов бобовых: гороха (*P. sativum*), фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.), чечевицы (*Lens culinaris* L.), сои (*Glycine max* L. Merr.), люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.), — с целью вовлечения их в селекционные программы. Результаты, полученные к настоящему моменту, позволяют сделать предварительный вывод о существовании полиморфизма у фасоли по признаку «симбиотическая эффективность» и, следовательно, о возможности ведения селекции на повышение ее симбиотического потенциала. Установлено, что уровень вариабельности данного признака, оцениваемый по величине прибавки семенной продуктивности, у фасоли (от 82,9% до –10,4%) значительно ниже по сравнению с горохом (от 666,7% [6] до –8,9% [8]). У чечевицы был выявлен очень низкий уровень генетического полиморфизма по признаку “симбиотическая эффективность”, что свидетельствует о низкой степени окультуренности данного вида. Также среди коммерческих сортов бобовых (гороха, фасоли и чечевицы) были выбраны генотипы-доноры высокой симбиотической эффективности как исходный материал для селекции и иницированы селекционные мероприятия (отобраны пары генотипов фасоли для гибридизации и получены гибридные семена F₁).

И, наконец, с использованием данного селекционного питомника и протокола селекции бобовых растений, разработанного в результате многолетнего сотрудничества ГНУ ВНИИСХМ и ГНУ ВНИИЗБК, был целенаправленно создан первый за всю историю селекции бобовых сорт гороха Триумф с повышенным симбиотическим потенциалом и обладающий хозяйственно-ценными признаками [10]. При инокуляции препаратом “БисолбиМикс” сорт Триумф увеличивал продуктивность на 10%. На основании Государственных сортоиспытаний, проводимых в 2007–2008 гг. было показано, что новый сорт Триумф в среднем по регионам, где проводили испытания, при традиционных агротехнических приемах имеет урожайность на уровне сортов-стандартов продуктивности. Сорт Триумф может быть рекомендован для возделывания в Центральном регионе РФ.

Таким образом, инновационная концепция, разработанная в результате многолетних фундаментальных исследований, уже дает первые результаты.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки (Государственные контракты № 02.512.11.2280, 02.740.11.0276), грантов: президента РФ (НШ-3440.2010.4), РФФИ (09-04-13895, 09-04-91054, 09-04-91293, 10-04-00961, 10-04-01146), NWO-047.117.2005.006 (Нидерланды).

Литература

1. *Shtark O.Y., Borisov A.Y., Zhukov V.A. et al.* // Soil microbiology and sustainable crop production (GR Dixon, E Tilston, eds), 2010. Springer, The Netherlands (in press).
2. *Борисов А.Ю., Васильчиков А.Г., Ворошилова В.А. и др.* // Прикл. биох. и микробиол., 2007. Т.43. №3. С. 265–271.
3. *Provovrov N.A., Shtark O.Y., Zhukov V.A. et al.* Developmental Genetics of Plant-Microbe Symbioses. 2010. Nova Science Publishers, NY, USA.
4. *Parniske M.* // Nature Rev Microbiol, 2008. 6: 763–775.
5. *Якоби Л.М., Кукалев А.С., Ушаков К.В. и др.* // С.-х. биология. 2000. №3. С. 94–102.
6. *Борисов А.Ю., Цыганов В.Е., Штарк О.Ю. и др.* Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 728. Горох (Симбиотическая эффективность) / Под ред. И.А. Тихоновича, М.А. Вишняковой. С.-Петербург: ВИР. 29 с.
7. *Борисов А.Ю., Наумкина Т.С., Штарк О.Ю. и др.* // Докл. РАСХН. 2004. №2. С. 12–14.
8. *Штарк О.Ю., Данилова Т.Н., Наумкина Т.С. и др.* // Экол. генет., 2006. Т.4. №2. С. 22–28.
9. *Чеботарь В.К., Казаков А.Е., Ерофеев С.В. и др.* “Способ получения комплексного микробиологического удобрения”. Патент №2318784, зарегистрирован 10.03.2008.
10. *Borisov A.Y., Danilova T.N., Shtark O.Y. et al.* // Biological Nitrogen Fixation: Towards Poverty Alleviation through Sustainable Agriculture. Proceedings of 15th International Congress on Nitrogen Fixation & 12th International Conference of the African Association for Biological Nitrogen Fixation (F.D. Dakora et al., eds.) Springer Science and Business Media BV, 2008. P. 15.

Резюме

Сформулирована концепция, выражающая принципиально новый взгляд на применение мутуалистических симбиозов растений в адаптивном растениеводстве. Отобраны генотипы бобовых (гороха, фасоли, чечевицы) как исходный материал для селекции на повышение симбиотического потенциала растений. Впервые в истории селекции создан сорт гороха Триумф с повышенным симбиотическим потенциалом.

A conception has been formulated, which reflects new opinion on mutually beneficial symbioses application in sustainable agriculture. Legume genotypes to be used in breeding to improve plant symbiotic potential were identified. For the first time for the whole period of legume breeding, pea cultivar Triumph with increased symbiotic potential has been created.

ЩЕРБИНА О.З., МИХАЙЛОВ В.Г., ПАРФЕНЮК О.В.

ННЦ “Інститут землеробства НААНУ”

Україна, 08162, смт Чабани, Києво-Святошинський район, Київська область,

E-mail: selection@ukr.net

РОЗЩЕПЛЕННЯ ГІБРИДІВ СОЇ ДРУГОГО ПОКОЛІННЯ ЗА ДОВЖИНОЮ СУЦВІТТЯ

У сої довжина суцвіття та кількість квіток у ньому дуже мінливі, вони значно піддаються впливу умов вирощування і довжина суцвіття у одних і тих же сортів може змінюватись від 0,5 до 4,5 см. Крайне більше значення

довжини суцвіття наведено В.Б. Єнкеним в ключі визначення різновидностей культурної сої [1], 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 *Glycine max* з зазначеною довжиною і кількістю квіток в 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 підродах *G. tomentella*, *G. canescens*, *G. clandestina.*, *G. tabacina*. Рядом вчених робились спроби схрестити окремі форми зазначених підродів з сортами культурної сої використовуючи методи гібридизації та біотехнології. Проте ці спроби виявились не вдалим [4–8].

За Van Shaik, P.H. and A.H. Probst [9] довжина суцвіття визначається генами *Se se*, причому домінантний алеломорф визначає довге суцвіття. В наших дослідях в гібридних популяціях сої отримані форми, що мають довжину суцвіття 15 см та більше з кількістю квіток у ньому до 45, що ставлять під сумнів моногенне успадкування цих ознак. Вихідні форми, при гібридизації яких отримані форми з довгим суцвіттям, за його довжиною і кількістю квіток не відрізнялись від комерційних сортів та інших зразків. Тому синтез подібного типу рослин ставить ряд питань, що стосуються генетичних механізмів, які контролюють дані ознаки.

Матеріали та методи

За ознаку, що найбільш повно відображає довжину суцвіття було взято значення максимальної довжини суцвіття на рослині, яке визначали під час аналізу елементів структури продуктивності рослин у фазі повного дозрівання. Кількість квіток визначали за кількістю бобів та квітконіжок, що залишаються при опаданні квіток та зав'язі, для цього користувались методикою Van Shaik P.H., and A.H. Probst [9]. Обчислення χ^2 проводили по

Лакіну Г.Ф. за формулою 80 ст. 127: $\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(p - p')^2}{p'}$ [3]. У звітному році було обрано гібридні популяції другого покоління від схрещування нових сортів селекції ННЦ “інститут землеробства УААН” — Хвиля та Аліса, перспективних номерів №528 та №176, а також колекційних зразків Онфунато, Староукраїнка, Юг-30 та Віжюн.

Результати та обговорення

Дані таблиці 1 свідчать, що обрані для дослідження сорти вирізнялись за ознакою максимальна довжина суцвіття на рослині. Середнє значення даної ознаки у номера 528 дорівнювало 27,56 мм, верхня межа її варіації була 32 мм, у сорту Хвиля відповідно 23,52 та 45 мм. Найбільша максимальна довжина суцвіття спостерігалась у сорту Староукраїнка — 29,36 мм, а верхня межа варіації була 45 мм. Японський сорт Онфунато мав середню максимальну довжину суцвіття — 20,23 мм, межі варіації — 25–12 мм. Найнижчі ці показники були у сорту Віжюн, де середнє значення ознаки дорівнювало 6,50 мм, межі варіації — 3–11 мм, та у селекційного номера 176 відповідно 8,91 та 5–12 мм.

При схрещуванні цих зразків між собою було встановлено, що у комбінаціях схрещування Онфунато/№528, №176/Староукраїнка, №176/Аліса межі мінливості гібридної популяції другого покоління за досліджуваною ознакою виходили за межі значень батьківських форм. Було виявлено ряд форм, максимальна довжина суцвіття яких у кілька разів перевищувала найбільше значення батьківських форм. Найбільше це проявилось у комбінації схрещування Онфунато/№528, де максимальне значення ознаки досягло 142 мм, при максимальному значенні у кращої батьківської форми №528 — 32 мм. У комбінації схрещування №176/Староукраїнка максимальна довжина суцвіття досягла 89 мм, а у сорту Староукраїнка — 45 мм. Ці новотворення можна пояснити як поєднання у одному генотипі рецесивних генетичних факторів обох батьківських форм. У комбінації Хвиля /Аліса максимальне значення довжини суцвіття у гібридній популяції незначно перевищувало значення кращої батьківської форми і дорівнювало 48 мм проти 45 у сорту Хвиля.

У комбінаціях схрещування — №176/Аліса та Хвиля/Віжін межі мінливості максимальної довжини суцвіття гібридної популяції не виходили за межі мінливості батьківських форм.

Розподіл фенотипів за характером прояву ознаки максимальна довжина суцвіття на рослині у групи, що відповідали межам мінливості батьківських

Таблиця 1

Максимальна довжина суцвіття на рослині у гібридів сої другого покоління та їх батьківських форм, мм

Батьківські форми та комбінація схрещування		Середнє значення	Максимальне значення	Мінімальне значення	Дисперсія	Коефіцієнт варіації
♀	Онфунато	20,23	25	12	8,790	14,63
♀	№ 176	8,091	12	5	5,993	27,45
♀	Хвиля	23,52	45	17	36,562	17,40
♀	Юг-30	19,25	40	11	74,077	43,13
♀♂	Аліса	10,00	20	5	22,16	4,70
♂	№ 528	27,56	32	24	4,620	7,80
♂	Віжін	6,50	11	3	5,739	3,685
♂	Староукраїнка	29,67	45	15	107,733	34,96
F ₂	Онфунато/№528	43,04	142	10	533,414	55,67
F ₂	Аліса/Віжін	4,796	15	2	4,773	45,53
F ₂	№ 176/Староукраїнка	27,00	89	3	307,666	64,96
F ₂	№ 176 /Аліса	9,53	45	3	27,434	54,94
F ₂	Хвиля/Аліса	16,32	48	3	110,470	64,43
F ₂	Хвиля/Віжін	7,27	27	2	23,600	66,81
F ₂	Юг-30/Віжін	9,07	25	3	31,250	61,63

форм, а також на основі перерв варіаційного ряду дозволив підрахувати відповідність розподілу генетичних співвідношень розщеплення комбінації Онфунато/№528 та 176/Староукраїнка, Хвиля/Аліса та Юг-30/Віжюон.

Аналізуючи дані, наведені в таблиці 2, бачимо, що кількість рослин з максимальною довжиною суцвіття у гібридів сої другого покоління Онфунато/№528 10–35 мм дорівнювало 60, з 37–42 мм — 18, з 45–50 мм — 20, з 51–65 мм — 21, з 66 мм — 6, з 74–75 мм — 6, з 90 мм — 5, з 140–142 мм — 2. Вказане розщеплення відповідає теоретичному тригенному розщепленню у відношенні 27:9:9:9:3:3:3:1 при високому значенні показників достовірності ($N=7$ $\chi^2_{\phi}=0,72$ $\chi^2_{st}=24,32$ $\chi^2_{\phi} < \chi^2_{st}$). Тобто батьківські форми даної комбінації за максимальною довжиною суцвіття розрізнялись за трьома генами.

У гібридній популяції другого покоління №176/Староукраїнка кількість фенотипів з довжиною суцвіття 5–20 мм дорівнювала 41, з 21–27 мм — 14, з 30–37 мм — 15, з 40–51 мм — 16, з 57–58 мм — 4, з 59 мм — 3, з 62–71 мм — 3 і з 89 мм — 1 рослина (табл. 3). Вказане розщеплення в даній комбінації схрещування відповідає теоретичному тригенному у відношенні 27:9:9:9:3:3:3:1 при високому значенні показників достовірності:

$$(N=7 \chi^2_{\phi}=1,85 \chi^2_{st}=24,32 \chi^2_{\phi} < \chi^2_{st}.$$

Тут також можна зробити висновок, що батьківські форми комбінації схрещування №176/Староукраїнка за максимальною довжиною суцвіття на рослині розрізнялись за трьома парами генів.

У гібридній популяції другого покоління від схрещування Хвиля/Аліса кількість рослин з максимальною довжиною суцвіття 10–15 мм дорівнювала 58, з 16–20 мм — 20, з 21–35 мм — 21 і з 39–48 мм — 6. (табл. 4). Вказане розщеплення в даній комбінації схрещування відповідає теоретичному

Таблиця 2

Розподіл фенотипів сої у комбінації схрещування Онфунато/№528

Групи рослин з максимальною довжиною суцвіття	Фактична кількість рослин у групі (p)	Теоретична кількість рослин у групі (p')	Співвідношення при тригенному розщепленні	$p-p'$	d^2	d^2/p'
10-35 мм	60	58,21875	27	1,78125	3,172852	0,054499
37-42 мм	18	19,40625	9	-1,40625	1,977539	0,101902
45-50 мм	20	19,40625	9	0,59375	0,352539	0,018166
51-65 мм	21	19,40625	9	1,59375	2,540039	0,130888
66 мм	6	6,46875	3	-0,46875	0,219727	0,033967
74-75 мм	6	6,46875	3	-0,46875	0,219727	0,033967
90 мм	5	6,46875	3	-1,46875	2,157227	0,333484
140-142 мм	2	2,15625	1	-0,15625	0,024414	0,011322
сума	138	138	64	0		0,718196

Таблиця 3

Розподіл фенотипів сої у комбінації схрещування №176/Староукраїнка

Групи рослин з максимальною довжиною суцвіття	Фактична кількість рослин у групі (p)	Теоретична кількість рослин у групі (p')	Співвідношення при тригенному розщепленні	$p-p'$	d^2	d^2/p'
5-20 мм	41	40,922	27	0,078	0,006084	0,000149
21-27 мм	14	13,641	9	0,359	0,128881	0,009448
30-37 мм	15	13,641	9	1,359	1,846881	0,135392
40-51 мм	16	13,641	9	2,359	5,564881	0,407953
57-58 мм	4	4,547	3	-0,5469	0,2991	0,065781
59 мм	3	4,547	3	-1,5469	2,3929	0,526271
62-71 мм	3	4,547	3	-1,5469	2,3929	0,526271
89 мм	1	1,516	1	-0,5156	0,265843	0,175405
Сума	97	97,0013	64	-0,0013		1,846668

Таблиця 4

Розподіл фенотипів сої у комбінації схрещування Хвиля/Аліса

Групи рослин з максимальною довжиною суцвіття	Фактична кількість рослин у групі (p)	Теоретична кількість рослин у групі (p')	Співвідношення при тригенному розщепленні	$p-p'$	d^2	d^2/p'
10-15 мм	58	59,100	9	-1,1	1,21	0,020474
16-20 мм	20	19,700	3	0,3	0,09	0,004569
21-35 мм	21	19,700	3	1,3	1,69	0,085787
39-48 мм	6	6,600	1	-0,6	0,36	0,054545
Сума	105	105,1	16	-0,1		0,165375

Таблиця 5

Розподіл фенотипів сої у комбінації схрещування Юг-30/Віжін

Групи рослин з максимальною довжиною суцвіття	Фактична кількість рослин у групі (p)	Теоретична кількість рослин у групі (p')	Співвідношення при тригенному розщепленні	$p-p'$	d^2	d^2/p'
10-15 мм	72	74,250	3	-2,25	5,0625	0,068182
16-20 мм	27	24,750	1	2,25	5,0625	0,204545
	99	99	4	0		0,272727

дигенному у відношенні 9:3:3:1 при високому значенні показників достовірності ($N=3$ $\chi^2_{\phi}=1,165$ $\chi^2_{st}=16,27$ $\chi^2_{\phi} < \chi^2_{st}$). Це вказує на те, що батьківські форми даної комбінації схрещування розрізняються за двома парами генів.

В гібридній популяції другого покоління Юг-30/Віжін кількість фенотипів з максимальною довжиною суцвіть 10–15 мм, (що наближається за значенням до меж варіації батьківської форми Віжон) дорівнювала 72, а з 16–20 мм — 27 (табл. 5).

Вказане розщеплення в даній комбінації відповідає теоретичному моногенному у відношенні 3:1 при високому значенні показників достовірності ($N=1$ $\chi^2_{\phi}=0,27$ $\chi^2_{st}=10,83$ $\chi^2_{\phi} < \chi^2_{st}$). Все це вказує на те, що батьківські форми даної комбінації схрещування за максимальною довжиною суцвіття розрізнялись за одним геном.

Висновки

1. Виявлена значна мінливість за максимальною довжиною суцвіття на рослині в гібридних популяціях сої другого покоління, особливо при схрещуванні зразків Онфунато і №528, №176/Староукраїнка, №176 і Аліса. Тут межі мінливості були значно більшими ніж у батьківських форм.

2. Максимальна довжина суцвіття у переважної кількості фенотипів була в меншій кількості, що вказує на рецесивний характер успадкування даної ознаки.

3. В різних комбінаціях схрещування виявлено тригібридне, дигібридне і моногібридне розщеплення за максимальною довжиною суцвіття. Тригібридне розщеплення виявлено в гібридних популяціях від схрещування Онфунато/№528 і №176/Староукраїнка, дигібридне в комбінації схрещування Хвиля/Аліса, та моногібридне у комбінації схрещування Юг-30/Віжін. Це означає, що в першому випадку батьківські форми розрізнялись за трьома парами генів, у другому — двома і в третьому — однією парою генів.

Література

1. *Енкен В.Б.* Соя.— М.: Сельхозгиз, 1959.— 622 с.
2. Международный классификатор СЭВ рода *Glycine Willd.*— Л., 1990.— 46 с.
3. *Лакин Г.Ф.* Биометрия.— М. 1980.— 291 с.
4. *Седова Т.С.* Дикорастущие сородичи сои — исходный материал для селекции // Науч. техн. бюл. ВНИИ растениеводства, 1985.— Вып.153.— С. 17–19.
5. *Chen K.L.* Methods of overcoming cross incomhatadility and hybrid sterility in genus *Glycine* // J. Agr. Ass. China Nort States.— 1969, 69, P. 21–28.
6. *Hedley H.H., Hymowitz T.* Speciation and cytogenetics// Soybeans: Improvement, production and uses.— Wisconsin: Madison, 1973.— P. 97–116.
7. *Ladizinsky G., Newell C.A., Hymowitz T.* Wide crosses in soybeans: prospects and limitations // *Euphytica*, 1979.— 67.— N2.— P. 421–423.
8. *Singh R.J., Kollipara K.P., Hymowitz T.* Bakcross-derived progeny from soybean and *Glycine tomentella* Hayata intersubgenetic hybrids // *Crop Sci.*— 1990.— 30.— N4.— P. 971–874.
9. *Van Shaik, P.H., and A.H. Probst.* The inheritance of inflorescence type, pedunculate length, flowers per nodes, and percent flower shedding in soybeans // *Agron. J.*— 1958.— 50.— P. 98–102.

Резюме

Виявлена значна мінливість за максимальною довжиною суцвіття на рослині в гібридних популяціях сої другого покоління, встановлено домінування меншої довжини суцвіття. В різних комбінаціях схрещування виявлено тригібридне, дигібридне і моногібридне розщеплення за максимальною довжиною суцвіття. Це означає, що батьківські форми розрізнялись за трьома, двома і однією парою генів.

Виявлена значительная изменчивость по максимальной длине соцветия на растении в гибридных популяциях сои второго поколения. Установлено доминирование меньшей длины соцветия. В разных комбинациях скрещивания выявлено тригибридное, дигибридное и моногибридное расщепление по максимальной длине соцветия. Это значит, что родительские формы различаются по трем, двум и одной паре генов.

Considerable variability on the maximum length of an inflorescence on a plant in hybrid populations of a soya of the second generation is revealed. Domination of smaller length of an inflorescence at a soya is established. In different combinations of crossing it is revealed three hybrid, two hybrid and monohybrid segregation on the maximum length of an inflorescence. It means that parental forms differ on three, two and one pair genes.

¹ЭЙГЕС Н.С., ¹ВОЛЧЕНКО Г.А., ²КУЗНЕЦОВА Н.Л., ¹ВАЙСФЕЛЬД Л.И.,
²АРТАМОНОВ В.Д., ¹ВОЛЧЕНКО С.Г., ²КОРНЕВА Г.Г., ²КАХРИМАНОВА Н.Н.

¹ Учреждение Российской академии наук Институт биохимической физики
им. Н.М. Эмануэля РАН, Россия, Москва, 119334, ул. Косыгина, 4,
e-mail: liv11@yandex.ru

² Учреждение Российской академии наук Главный ботанический сад
им. Н.В. Цицина РАН, Россия, Москва, 127276, Ботаническая ул., д. 4

ЗАКОНОМЕРНОСТИ МЕТОДА ХИМИЧЕСКОГО МУТАГЕНЕЗА В ОТНОШЕНИИ ПРИЗНАКА ХЛЕБОПЕКАРНОГО КАЧЕСТВА НА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЕ

При использовании мощного химического мутагена этиленимина (ЭИ), одного из первых, открытых крупным ученым-генетиком И.А. Рапопортом [1], было получено широкое генотипическое и фенотипическое разнообразие признаков у мутантов мягкой озимой пшеницы [2]. Данный феномен позволил определить разные направления применения ценных признаков мутантов широкого мутационного спектра [3]. В работе рассматривается зерновое продовольственное направление, были выявлены некоторые закономерности при проведении исследований с применением метода химического мутагенеза и получении признаков, определяющих высокое хлебопекарное качество. Высокое хлебопекарное свойство — редкий признак. При использовании только традиционных методов селекции получить его трудно и возникает он редко.

Материалы и методы

Мы остановились на наиболее мутабельном сорте ППГ 186 при воздействии ЭИ в оптимальных дозах на воздушно сухие семена. Было получено наиболее широкое разнообразие признаков у мутантов, составивших крупную коллекцию. В данном исследовании изучаются признаки мутантов коллекции. Ведется скрининг мутантов, мутантных сортов и константных гибридов с мутантами, который позволяет выделять из коллекции образцы с высокими хлебопекарными свойствами.

Результаты и обсуждение

Определились следующие закономерности в отношении мутантного признака высоких хлебопекарных свойств, представляющие собой новизну, в отличие от традиционных методов селекции.

Частое возникновение признака. В наших исследованиях одна треть мутантов и гибридов с мутантами по отношению ко всем исследованным образцам обладает высоким качеством. При первом же скрининге, проведенном в 1989 году, из 27 исследованных образцов девять показали высокие хлебопекарные свойства (табл. 1).

Содержание сырой клейковины было выше по сравнению со стандартным сортом Заря (в это время еще не было сорта Московская 39) и составило у ряда образцов — 7469, 7564, 7628, 7703, 7723 от 40,0% до 43,4

Таблица 1

Хлебопекарное качество мутантов и мутантных сортов, выращенных в Одинцовском районе Московской области (пос. Немчиновка). Средний агрофон суглинистых почв. Урожай 1989 года. Климатические условия благоприятствовали формированию качества

Сорт, образец	Сырая клейковина в муке		Удельная работа деформации теста	Седиментация	Валориметрическая оценка	Разжижение	Объемный выход хлеба, см ³	Общая хлебопекарная оценка, балл
	%	ИДК1						
Сибирская нива (261/18)	34,2	63	309	6,9	56	70	1230	отличная
Солнечный (7564)	40,2	74	382	7,6	73	40	1355	отличная
Беседа (5530)	35,7	59	504	5,4	75	40	1050	хорошая
7469	40,2	73	317	6,4	68	50	1250	отличная
7628	41,4	71	385	6,5	82	40	1205	отличная
7703	43,4	70	375	7,1	73	70	1155	отличная
7723	40,0	68	318	6,6	73	50	1195	отличная
3038	33,8	65	372	7,4	60	60	1225	отличная
3041	39,8	75	221	6,9	64	70	1220	отличная
Заря стандарт	33,7	70	211	4,2	63	65	1045	хорошая

Примечание. Анализы проведены Н.С. Беркутовой (НИИСХ ЦРНЧЗ РАСХН).

против 33,7% у сорта Заря. Преимущества у этих образцов были по седиментации — до 7,6 мл у образца 7564 против 4,2 у сорта Заря, по валориметру — до 82 е.в. у образца 7628 против 63 у сорта Заря, по объемному выходу хлеба — до 1355 см³ у образца 7564 против 1045 у сорта Заря. Впечатляет показатель удельной работы деформации теста у образца 5530, которая составила 504 Дж против 211 у сорта Заря.

Неопределенно длительная сохранность признака высокого продовольственного качества. В настоящем исследовании этот признак сохраняется уже в течение 19 лет, начиная с 1989 года [4], по 2007 год [5]. Например, в 2001 году через 13 лет после первого скрининга, проведенного в 1989 году, признак высоких хлебопекарных свойств подтвердился. Превышение наблюдалось по содержанию белка в зерне (у сорта Сибирская нива — 16,6% и у образца 5530 — 16,0% против 13,7 у стандартного сорта Московская 39, который существовал к этому времени). Превышение также наблюдалось у всех сортов и образцов по содержанию сырой клейковины — до 33,7% у сорта Сибирская нива против 27,6 у сорта Московская 39. По валориметру особенно выделился сорт Сибирская нива — 98 е. в. против 61 у сорта Московская 39. Также наблюдалось превышение по общей хлебопекарной оценке, которая составляет от 4,6 баллов у образца 5530 до 5,0 баллов у сортов Сибирская нива и Имени Рапопорта против 4,5 у сорта Московская 39. У всех изученных в 2001 году образцов наблюдается значительное превышение объема хлеба — до 1320 см³ у образца 5530 против 1190 у сорта Московская 39. Далее через 18 лет после первого скрининга 1989 года в 2006 году подтвердились высокие хлебопекарные свойства у тех же образцов (табл. 2).

Из представленных в табл. 2 образцов у половины хлебопекарные свойства были выше, чем у сорта Московская 39. Особенно выделялись образцы 7564, 7469, 7723 — 4,5–4,7 баллов (отличная) против 4,2 (хорошая) — у сорта Московская 39. Эти же образцы показали наилучшие результаты в 1989 году. Содержание сырой клейковины в муке составило у образцов 237 и 7628 40,1%, против 35,6 у сорта Московская 39. Образцы 5530 и 237 выделяются по содержанию белка в зерне: 16,82% — у образца 5530 и 16,76 — у образца 237 против 15,51 у сорта Московская 39. Превышение наблюдается также по седиментации — до 45 мл у образца 5530 против 35 у сорта Московская 39.

Продовольственные свойства у образцов, полученных методом химического мутагенеза, сохраняются при выращивании на разных агрофонах, в том числе на низких и в хозяйствах. Сорт Имени Рапопорта характеризуется хорошими хлебопекарными свойствами при выращивании на всех изученных агрофонах. В Центральном регионе в настоящее время сорт оценивается по этому признаку как соответствующий сорту Московская 39 (см. табл. 2), принятому за эталон качества, или превышает его [5]. До появления сорта Московская 39 на Госсортоучастках (ГСУ) и в хозяйствах в 2000 году хлебопекарные свойства сорта Имени Рапопорта изучались в сравнении с сортами

Таблица 2

Хлебопекарные свойства хемомутантных сортов и образцов, выращенных на Опытном поле Отдела отдаленной гибридизации Главного ботанического сада РАН (пос. Снегири Истринского района Московской области). Суглинистые почвы, средний агрофон. Урожай 2006 года. Климатические условия удовлетворительные для формирования качества

Сорт, образец	Содержание белка в зерне, %	Сырая клейковина в муке, %	Седиментация	Объемный выход хлеба, см ³	Общая хлебопекарная оценка, балл
Имени Рапопорта	15,05	36,5	40	680	4,2 хорошая
Сибирская нива	13,85	37,0	44	690	4,2 хорошая
Белая (237)	16,76	40,1	42	670	4,2 хорошая
Беседа (5530)	16,82	37,6	45	700	4,2 хорошая
7469	15,35	37,0	38	720	4,7 отличная
Солнечный (7564)	13,51	35,3	39	710	4,7 отличная
7628	15,22	40,1	43	620	4,3 хорошая
7723	13,31	34,4	44	720	4,5 отличная
Московская 39 стандарт	15,51	35,6	35	690	4,2 хорошая

Примечание. Анализы проведены Н.Л. Кузнецовой, Г.Г. Корневой и Н.Н. Кахримановой в Отделе отдаленной гибридизации Главного ботанического сада РАН

немутантного происхождения селекции НИИСХ ЦРНЧЗ Заря, Мироновская 808, Инна. Выявилось преимущество сорта Имени Рапопорта по хлебопекарным свойствам в сравнении с этими сортами и стабильное проявление свойств сорта на разных агрофонах в Московской области на разных ГСУ, в хозяйстве и на опытном поле в сравнении с сортом Заря и особенно с сортом Мироновская 808. Например, в 1992 году сорт Имени Рапопорта выращивался на Госсортоучастках Егорьевском (песчаные почвы, низкий агрофон) и Каширском (выщелоченный чернозем, довольно высокий агрофон). Также сорт выращивался в хозяйстве Чапаевец Ногинского района (низкий агрофон песчаных почв) и в Одинцовском районе на Опытном поле (пос. Немчиновка, суглинистые почвы, средний агрофон). Год 1992-й по совокупности климатических факторов был неблагоприятным для формирования качества. В этих условиях сорт Имени Рапопорта стабильно на всех агрофонах формировал хорошее хлебопекарное качество. Содержание сырой клейковины в муке составляло от 28,7 до 35,2%, в среднем 30,4 с хорошей общей оценкой хлебопекарных свойств на каждом агрофоне. Стабильность хлебопекарного качества на разных агрофонах у сорта Заря менее выражена по сравнению с сортом Имени Рапопорта. Кроме того, сорт Заря уступает сорту Имени Рапопорта по качеству. Содержание сырой клейковины в муке у сорта Заря составляло от 25,4 до 26,2%, в среднем 25,7. Общая хлебопекарная оценка была хорошей только на Опытном поле в Немчиновке и на Егорьевском ГСУ. На Каширском ГСУ хлебопекарное

качество было только выше среднего. У сорта Мироновская 808 на всех участках произрастания оценки качества были от средней до выше средней, содержание сырой клейковины — от 24,6 до 25,0%, в среднем — 24,8. Сорт Мироновская 808 по качеству еще более чем сорт Заря уступил сорту Имени Рапопорта. Самое низкое качество было у сорта Инна (Опытное поле, пос. Немчиновка): общая хлебопекарная оценка — средняя, содержание сырой клейковины 19,3%. Преимущество сорта Имени Рапопорта при испытании на разных агрофонах касается также остальных показателей качества — удельной работы деформации теста, седиментации, разжижения, валориметрической оценки, объемов хлеба.

Высокое продовольственное качество у мутантов, константных гибридов с мутантами и у мутантных сортов сохраняется в годы, климатические условия которых не благоприятствуют формированию качества. Например, высокое и хорошее качество сохранялось у мутантов и мутантных сортов как в годы с благоприятными климатическими условиями, так и в годы, неблагоприятные для формирования качества. Оно несколько варьирует по годам, но всегда оставалось продовольственным. Данная закономерность особенно вырисовывается на фоне других сортов озимой пшеницы немутантного происхождения, в частности на фоне сорта Московская 39. Например, 2008 год был крайне неблагоприятным для формирования качества: лето было очень дождливым. При созревании и уборке пшеницы была высокая влажность, стала активизироваться амилаза. В хозяйстве Бунятино Дмитровского района Московской области у сорта Московская 39 содержание сырой клейковины упало и составило менее 20%. Сорт проявил фуражное качество, даже будучи выращенным на высоком агрофоне. У сорта Имени Рапопорта в соседнем хозяйстве Рогачёво (теперь Дока Джин) Дмитровского района на среднем агрофоне содержание сырой клейковины также снизилось, но было выше 20% и выше, чем у сорта Московская 39 на 5–6 абсолютных процента. По совокупности параметров, определяющих качество, сорт Имени Рапопорта сохранил свойства продовольственной пшеницы (по определению Раменского мелькомбината). В 2009 году условия вегетационного периода сложились более благоприятно для формирования качества по сравнению с 2008 годом. Но сорт Московская 39 в условиях того же хозяйства (Бунятино) на высоком агрофоне снова не удержал продовольственное качество и проявил фуражное. Сорт Имени Рапопорта в соседнем хозяйстве Рогачёво (Дока Джин) снова проявил свойство продовольственной пшеницы. Раменский мелькомбинат принял зерно сорта как продовольственное.

На основе сказанного мы заключаем, что высокие хлебопекарные свойства у изученных хемомутантных образцов и сортов более основываются на генотипе и меньше зависят от внешних условий по сравнению с сортами, полученными при использовании только традиционных методов селекции.

Выводы

Продовольственные свойства мутантов озимой пшеницы, полученных под влиянием химического супермутагена ЭИ, в отличие от традиционных

методов селекции характеризуются высокой частотой возникновения, длительной сохранностью, меньшей зависимостью от агрофона и климатических факторов, т. е. более основываются на генотипе, что представляет собой новизну.

Литература

1. *Рапопорт И.А.* Карбонильные соединения и химический механизм мутаций // Докл. АН СССР.— 1946.— Т.54, №1.— С. 65–68.
2. *Эйгес Н.С.* Коллекция хемомутантов озимой пшеницы // Природа.— 1997.— №1.— С. 26–35.
3. *Эйгес Н.С., Вайсфельд Л.И., Волченко Г.А.* Генотипическое разнообразие коллекции хемомутантов озимой пшеницы и направления использования их ценных признаков // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології.— Кієв: ЛОГОС.— 2007.— Т.2.— С. 423–427.
4. *Эйгес Н.С., Кузнецова Н.Л., Артамонов В.Д., Долгова С.П., Вайсфельд Л.И., Волченко Г.А., Корнева Г.Г., Калмыкова Л.П.* Создание внутривидового биоразнообразия у озимой пшеницы методом химического мутагенеза и его использование в селекции // Фактори експериментальної еволюції організмів.— Кієв: ЛОГОС.— 2008.— Т.5.— С. 236–239.
5. *Эйгес Н.С., Кузнецова Н.Л., Волченко Г.А., Вайсфельд Л.И., Артамонов В.Д., Кахриманова Н.Н., Волченко С.Г.* Множественные мутации на озимой пшенице, определяющие хозяйственно-ценные признаки // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів.— 2009.— Т.7, №2.— С. 269–275.

Резюме

Из коллекции мутантов озимой пшеницы, полученной методом химического мутагенеза, выделены с высокой частотой образцы и сорта с высокими хлебопекарными свойствами. Последние, в отличие от традиционных методов селекции, сохраняются длительное время на разных агрофонах, в том числе низких, при разных погодных условиях. Следовательно, хлебопекарные свойства мутантов и мутантных сортов более определяются генотипом и менее внешними условиями.

З колекції мутантів озимой пшениці, отриманої методом хімічного мутагенезу, виділені з високою частотою зразки і сорти з високими хлібопекарськими властивостями. Останні, на відміну традиційних методів селекції, зберігаються тривалий час на різних агрофонах, у тому числі низьких, при різних погодних умовах. Отже, хлібопекарські властивості мутантів і мутантних сортів більш визначаються генотипом і менш зовнішніми умовами.

Of the extensive collection winter wheat's mutants received by method of chemical mutagenesis with high frequency there were choosed patterns and varieties with high baking properties. The patterns and varieties preserve high baking properties during long time by cultivation on different agricultural backgrounds and by various weather conditions. This means that baking properties are more determinated by genotype and less by environment conditions.

ЯМБОРКО Н.А., БІЛЯВСЬКА Л.О.

*Інститут мікробіології та вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України
Україна, 03143, Київ, вул. Заболотного 154, e-mail: kreminna@ukr.net*

ФІТОГОРМОНАЛЬНА АКТИВНІСТЬ МІКРООРГАНІЗМІВ-ДЕСТРУКТОРІВ ГЕКСАХЛОРЦИКЛОГЕКСАНУ

В основі природного самоочищення ґрунту лежить властивість насамперед її живого компоненту розкласти широкий спектр природних і неприродних сполук. Саме мікроорганізми відіграють провідну роль в поетапній деградації пестицидів у ґрунті. Хлороорганічні пестициди найбільш стійкі до деградації, вони можуть залишатися в ґрунті десятиліттями [5]. Інсектицид гексахлорциклогексан (ГХЦГ) один із найбільш поширених в практиці сільського господарства, він є сумішшю чотирьох оптичних ізомерів α -, β -, γ - і δ .

Використання природного адаптаційного потенціалу мікробних асоціацій складає основу сучасної біотехнології рекультивації забруднених екосистем. Відомо, що синтез мікроорганізмами-деструкторами фітогормональних речовин створює сприятливі умови для розкладу аліфатичних і поліциклічних вуглеводнів як у забрудненому ґрунті так і в зоні ризосфери культурних рослин [2]. Разом з тим, продукція мікроорганізмами-деструкторами речовин, які сприяють оптимізації процесу ремедіації ґрунту і створюють умови для розвитку рослинності на забруднених територіях, вивчені мало і вимагають подальшого дослідження.

Тому, пошук активних мікроорганізмів-деструкторів пестицидів із властивостями синтезувати рістрегулюючі речовини є актуальним для ремедіації забруднених ґрунтів. В зв'язку з цим метою нашої роботи було дослідити вплив деяких екзометаболітів мікроорганізмів-деструкторів ГХЦГ на рослинні об'єкти, а також здатність синтезувати речовини фітогормональної природи.

Матеріали і методи

У відділі загальної та ґрунтової мікробіології ІМВ НАНУ, із ґрунту місця локального забруднення пестицидами методом багаторазових пасажів та відбору за ознакою стійкості до пестицидів була виділена і селекціонована асоціація мікроорганізмів, яка отримала назву Мікрос [1]. Із неї виділено чисті культури мікроорганізмів-деструкторів, здатних розкласти ізомери інсектициду гексахлорциклогексану (α -ГХЦГ, β -ГХЦГ, γ -ГХЦГ, δ -ГХЦГ). Для визначення впливу культур-деструкторів на проростання насіння, проводили бактеризацію насіння ріпаку з розрахунку 10^6 клітин на насінину, попередньо визначивши титр клітин кожної культури мікроорганізмів.

Для визначення гіберелової кислоти (ГК) у культуральних рідинах культур-деструкторів використовували специфічний біотест на гіберелову активність з використанням гіпокотилів проростків огірків сорту Ніжинський [3]. Зміни довжини гіпокотилей виражали у відсотках від контролю. Як позитивний контроль використовували розчин ГК в концентрації 10^{-5} М.

Для визначення вмісту фітогормонів (ауксинів, цитокинінів та абсцизової кислоти (АБК) у культуральній рідині мікроорганізмів-деструкторів пестицидів використовували метод кількісної спектроденситометричної тонкошарової хроматографії. В якості екстрагенту брали 96%-ний етанол, він широко використовується для екстракції АБК, зеатину, індолілоцтової кислоти (ІОК). Для видалення з етанольних екстрактів значної кількості супутніх речовин проводили їх експрес-очистку від домішок і одночасне концентрування фітогормонів на пластинках із силікагелем марки “Silufol UV²⁵⁴” (“Chemapol”, Чехія) у суміші розчинників. На першому етапі — хроматографія в хлороформі, на другому етапі — в 12,5% водному розчині аміаку, на третьому етапі — хроматографія в системі етилацетат — оцтова кислота (20:1) [4]. Зони, які співпадають за хроматографічною рухливістю із Rf нанесених раніше стандартних розчинів зеатину, ІОК и АБК, знімали і перерозчиняли (елюювали): зетин — в спирті, а ІОК і АБК (індольні сполуки) — в етилацетаті. Отримані очищені екстракти розділяли на пластинках з оксидом кремнію (“Merck”) в системі розчинників хлороформ-етилацетат-оцтова кислота (100:100:1) — для індольних сполук; цитокиніни розділяли на пластинках з оксидом алюмінію (“Merck”) у системі розчинників хлороформ-оцтова кислота (19:1). Кількісне детектування фітогормонів здійснювали за допомогою скануючого спектроденситометра “Camag TLC Scanner” (Швейцарія).

Результати та обговорення

Представники роду *Pseudomonas* відомі своїм високим потенціалом щодо синтезу біологічно активних вторинних метаболітів (антибіотичних речовин, вітамінів, органічних кислот, фітогормональних речовин). Тому ми перевірили дію бактеризації виділених мікроорганізмів-деструкторів на проростання насіння ріпаку ярого сорту Ольга. Так, максимальна довжина кореня була при бактеризації насіння ріпаку *P. putida* 3, вона перевищувала показники контролю на 52,5%, у цьому ж варіанті була максимальна сира маса проростків — на 16% вище контролю (табл. 1). При бактеризації насіння *P. putida* 9 сира маса проростків зростала на 10,3%.

В зв'язку із стимулюючим впливом бактеризації на проростання насіння ми вирішили перевірити в специфічному біотесті на гіпокотиліях проростків огірка посівного *Cucumis sativus* L. (рис. 1) здатність культуральних рідин досліджуваних мікроорганізмів-деструкторів синтезувати гіберелову кислоту.

Таблиця 1

Неспецифічне стимулювання проростання насіння ріпаку ярого сорту Ольга мікроорганізмами-деструкторами ГХЦГ

Параметри	Контроль	<i>P. putida</i> 3	<i>P. putida</i> 9	<i>B. megaterium</i> IMB B-7168	<i>S. maltophilia</i> 6
Довжина кореня, мм	45,1±4,2	68,8±9,1	46,4±3,8	35,1±5,1	32,2±4,1
Сира маса, мг	20,4±	23,7±	22,5±	14,1±	19,3±
Суха маса, мг	3,1±	2,9±	2,97±	2,95±	3,5±

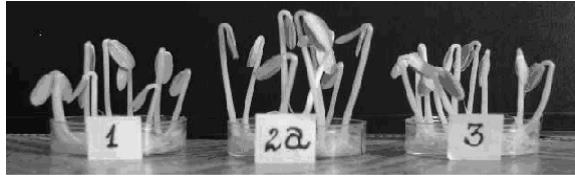


Рис. 1. Стимулювання розвитку проростків огірків культуральною рідиною на прикладі *P. putida* 3:

2a — *P. putida* 3 у розведенні 1:10; 1 — контроль; 3 — гіберелова кислота 10^{-5} М розчин

Таблиця 2

Гіберелова активність культуральних рідин мікроорганізмів-деструкторів для проростків огірка посівного *Cucumis sativus* L.

Варіанти дослідів	Розведення	Довжина гіпокотіля, % від контролю
<i>P. putida</i> 3	1:10	118,6
<i>P. putida</i> 3	1:50	110,1
<i>P. putida</i> 3	1:100	134,3
<i>S. maltophilia</i> 6	1:10	126,5
<i>S. maltophilia</i> 6	1:50	126,9
<i>S. maltophilia</i> 6	1:100	129,6
<i>P. putida</i> 9	1:10	122,6
<i>P. putida</i> 9	1:50	129,1
<i>P. putida</i> 9	1:100	124,2
<i>B. megaterium</i> IMB B-7168	1:10	116,6
<i>B. megaterium</i> IMB B-7168	1:50	119,1
<i>B. megaterium</i> IMB B-7168	1:100	117,7
Гіберелова кислота	10^{-5}	106,1
Контроль, середовища	---	100

Так, при розведенні культуральної рідини 1:10 спостерігали стимулюючий ефект на рівні 16,6–26,5%, при розведенні 1:50 — на 10,1–29,1% (табл. 2). Максимальне стимулювання довжини гіпокотіля спостерігали при замочуванні проростків огірка в розведення 1:100 культуральної рідини *P. putida* 3 — на 34,3% проти 6,1% у контролі з робочою концентрацією гіберелової кислоти. При бактеризації насіння *P. putida* 9 сира маса проростків зростала на 10,3%.

На наступному етапі нами було проведено інструментальне дослідження синтезу фітогормонів мікроорганізмами-деструкторами хлороорганічних пестицидів. Відомо, що зеатинрибозид є транспортною формою зеатину і його максимальну кількість було виявлено у варіанті із *P. putida* 3 —

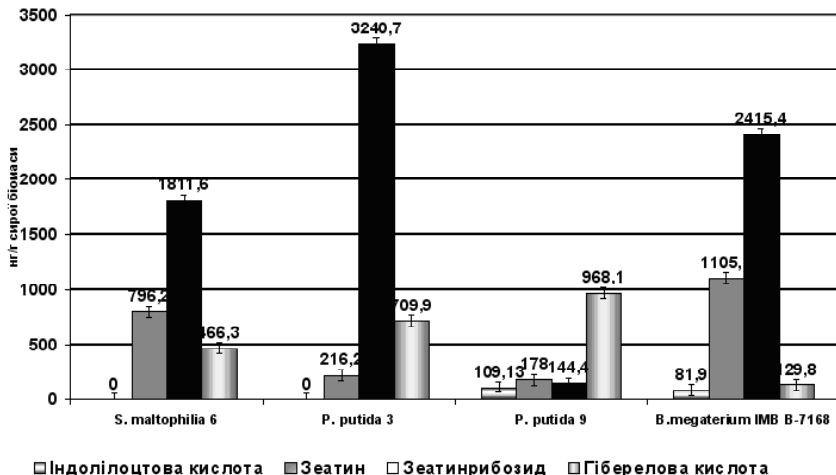


Рис. 2. Синтез фітогормонів мікроорганізмами-деструкторами ГХЦГ

3240,7 нг/г сирової біомаси. Це пояснює переважаючий стимулюючий ефект бактеризації і дії культуральної рідини *P. putida* 3 у варіантах біотестів (табл. 1, 2) із застосуванням. У варіанті із *B. megaterium* IMB B-7168 кількість зеатинрибозиду була меншою — 2415,4 нг/г, тоді як зеатинбу виявлений у достатній кількості (1105,8 нг/г сирової біомаси), на відміну від *P. putida* 3 (216,2 нг/г сирової біомаси).

Вміст зеатинрибозиду у біомасі досліджуваних мікроорганізмів виявлено не було. Високий рівень синтезу гіберелової кислоти спостерігали у *P. putida* 9 — 968,1 нг/г і *P. putida* 3 — 709,9 нг/г (рис. 2). Із ауксинів ІОК синтезували тільки *P. putida* 9 — 109,13 нг/г і *B. megaterium* IMB B-7168 — 81,9 нг/г.

Висновки

Бактеризація насіння ґрунтовими мікроорганізмами-деструкторами ГХЦГ має стимулюючий ефект для розвитку і формування проростків ріпаку ярого сорту Ольга.

Виявлено гіберелову активність культуральних рідин досліджуваних мікроорганізмів у специфічному біотесті на гіпокотиллях проростків огірка посівного *Cucumis sativus* L. Максимальне стимулювання спостерігали при розведенні 1:100 культуральної рідини *P. putida* 3 — на 34,3% проти 6,1% у контролі з робочою концентрацією гіберелової кислоти.

Визначено, що виділені культури-деструктори ГХЦГ і *Bacillus megaterium* IMV B-7168 синтезують рістстимулюючі речовини фітогормональної природи: гіберелову кислоту, ІОК, зеатинрибозид і зеатин.

Показано, що максимальну кількість транспортної форми зеатину — зеатинрибозиду синтезував штам *P. putida* 3 — 3240,7 нг/г, що частково пояснює його стимулюючі властивості у біотестах.

Література

1. 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 -Зексахлорциклогексанів) у ґрунті./Наукові доповіді НАУ.— Київ, 2007.— №1(6).— С. 1–7.

2. Муратова А.Ю., Голубев С.Н., Мербах В., Турковская О.В. Биохимические и физиологические особенности взаимодействия *Sinorhizobium meliloti* Sorghum bilolog в присутствии фенантрена // Микробиология.— Т.78.— №3.— 2009.— С. 347–354.

3. Муромцев Г.С., Агнстикова В.Н. Гиббереллины: Монография.— М.: Наука, 1984.— 208 с.

4. Савинский С.В., Драгвозов И.В., Педченко В.К. Определение зеатина, индолил-3-уксусной и абсцизовой кислот из одной растительной пробы методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиология и биохимия культ. растений.— 1991.— 23, №6.— С. 606–614.

5. 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.

Резюме

Визначено, що виділені культури-деструктори ГХЦГ і *Bacillus megaterium* IMV B-7168 мають стимулюючий вплив на розвиток і формування проростків ріпаку ярого і огірка посівного. Це пов'язано з синтезом рістстимулюючих речовини фітогормональної природи: гіберелової кислоти, ІОК, зеатинрибозиду і зеатину.

Установлено, что выделенные культуры-деструкторы ГХЦГ и *Bacillus megaterium* IMV B-7168 имеют стимулирующее действие на развитие и формирование проростков рапса ярового и огурца посевного. Это связано с синтезом ростстимулирующих веществ фитогормональной природы: гибберелловой кислоты, ИУК, зеатинрибозиды и зеатина.

We have established, what allocated cultures-destructors HCH and *Bacillus megaterium* IMV B-7168 have stimulating action on the development and formation of spring rape sprouts and cucumber sprouts. It is connected with synthesis stimulant substances of the phytohormonal nature: gibberellic acids, indoleacetic acid, zeatineriboside and zeatine.

З М І С Т

ЗАГАЛЬНІ ПИТАННЯ ЕВОЛЮЦІЇ

БОРИСОВ Ю.М.

ЯВЛЯЮТСЯ ЛИ ВЫСОКИЕ ЧИСЛА МИКРО-В-ХРОМОСОМ
ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ *APODEMUS PENINSULAE* ВОЗМОЖНЫМ
ИНДИКАТОРОМ ТЕХНОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ? 3

ВАГИН Ю.В.

КРИЗИС НЕОДАРВИНИЗМА И ЕГО ПРЕОДОЛЕНИЕ ПУТЕМ НОВОГО
ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА 7

ЖУК О.И.

АДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ВОДНОГО РЕЖИМА
И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ 12

МЕДВЕДЕВ С.С.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ, ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ
РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА 16

УРУСОВ В.М., ВРИЩ Д.Л., ВАРЧЕНКО Л.И., ПЕТРОПАВЛОВСКИЙ Б.С.

К ЭВОЛЮЦИИ БИОТЫ В БЕРЕГОВОЙ ЗОНЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ ... 22

KURCINI В.А.

IS IT POSSIBLE TO PREDICT BIOLOGICAL ACTIVITY OF ANY CHEMICAL,
AND IF SO, HOW? 27

ЕВОЛЮЦІЯ ГЕНОМІВ У ПРИРОДІ ТА ЕКСПЕРИМЕНТИ

ГОРДЕЙ И.А., ЛЮСИКОВ О.М., БЕЛЬКО Н.Б.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ СИСТЕМЫ РОДА ТРИТИКАЛЕ
(*×TRITICOSECALE WITTMACK*) 32

ЖМУРКО В.В.

ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ЭФФЕКТОВ ГЕНОВ *PPD* НА ТЕМПЫ
РАЗВИТИЯ СОРТОВ И ГИБРИДОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ 38

КАРПОВА І.С., НЕГРУЦЬКА В.В., КУЗЬМЕНКО О.Л.,

ПАЛЬЧИКОВСЬКА Г.Г., ПОЗУР В.К., ЛУКАШ Л.Л.
ДОСЛІДЖЕННЯ МІНЛИВОСТІ ГЕНОМУ НЕСТАБІЛЬНИХ НАЩАДКІВ
ALU-ІНТЕГРАНТІВ VASILLUS SUBTILIS МЕТОДОМ RER-ПЛР
З ВИКОРИСТАННЯМ ПРАЙМЕРІВ ДО ПОВТОРЮВАНИХ ВОХ-ЕЛЕМЕНТІВ ... 43

КОНОВАЛОВ В.С., КОПЫЛОВ К.В., СТАРОДУБ Л.Ф., АЛЕКСЕЕНКО Т.И.,

ШЕБУНЬКО М.В.
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РИСКИ И УПРАВЛЕНИЕ ИМИ В СЕЛЕКЦИОННОМ
ПРОЦЕССЕ 47

МЕДВЕДЬ О.М., СОКОЛОВ И.Д.

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ МУТАЦИЙ РЕГУЛЯТОРНОГО
ГЕНА *APETALA1* У АРАБИДОПСИСА 51

МИХЕЕВ А.Н. МОЖЕТ ЛИ ФАКТОР ГЕНЕТИЧЕСКОЙ И/ИЛИ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БЫТЬ ОДНОВРЕМЕННО ФАКТОРОМ ОТБОРА ИЗМЕНЕННЫХ ИМ ФОРМ?	56
ПРОКОПИК Д.О., ТЕРНОВСЬКА Т.К. ВИКОРИСТАННЯ ІНТРОГРЕСИВНИХ ЛІНІЙ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ У ВСТАНОВЛЕННІ ГЕНЕТИЧНОГО КОНТРОЛЮ ОЗНАКИ ОСТИСТІСТЬ	61
РУБАН Ю.Д. МАКРО- И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ В СЕЛЕКЦИИ ЖИВОТНЫХ	66
СТРАШНЮК В.Ю. ВПЛИВ АНАЛОГА ЮВЕНІЛЬНОГО ГОРМОНУ — МЕТОПРЕНУ НА ПРОЯВ АДАПТИВНО ВАЖЛИВИХ ОЗНАК І ВИНИКНЕННЯ МУТАЦІЙ У <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i> MEIG	69
СУХАРЛЕВ В.А. О ФИЛОГЕНЕЗЕ ВИДОВ ОВЕЦ, РЕГИОНАХ ИХ ВОЗНИКНОВЕНИЯ, ОДОМАШНИВАНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ (ГИПОТЕЗА)	74
ФЕДОРОВА Н.Б., ЧАДОВА Е.В., ХОЦКИНА Е.А., ЧАДОВ Б.Ф. УСЛОВНЫЕ МУТАЦИИ: ПОЛУЧЕНИЕ МЕТОДОМ МОРФОЗОВ	78
АНАЛІЗ ТА ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНИХ РЕСУРСІВ	
АНОХИНА Н.Л., МАРТЫНЕНКО Е.В., ВАСИНСКАЯ А.Н., АРХИПОВА Т.Н. ВЛИЯНИЕ ЦИТОКИНИНПРОДУЦИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ РОДА <i>BACILLUS</i> SOHN. НА РОСТ И УРОЖАЙНОСТЬ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ	84
БАЖИНА Е.В. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ С РАЗНОЙ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ	89
БАЗАЛІЙ В.В., БАБЕНКО С.М., ЛАВРИНЕНКО Ю.О., ПЛОТКІН С.Я., БОЙЧУК І.В. СЕЛЕКЦІЙНА ЦІННІСТЬ НОВИХ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ СЕРЕБЬСЬКОЇ СЕЛЕКЦІЇ ЗА ПАРАМЕТРАМИ АДАПТИВНОСТІ ВРОЖАЙНОСТІ ЗЕРНА ПРИ РІЗНИХ УМОВАХ ВИРОЩУВАННЯ	94
БОРХЕРТ Е.В., КУДРЯВЦЕВ А.М., ОКУНЕВА И.Б., КОНОВАЛОВ Ф.А., РЕБРИКОВ Д.В. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОРТОВ СИРЕНИ ОБЫКНОВЕННОЙ (<i>SYRINGA VULGARIS</i> L.) ПО САЙТАМ ИНТЕГРАЦИИ РЕТРОТРАНСПОЗОНОВ ГРУППЫ TY1 SOPA LIKE	98
ВОЛКОВА Н.Е., ФИЛИПОНЕНКО Н.С., ГРИГОРЬЕВ Д.С., ВОРОБЬЁВА Л.И. ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i> УКРАИНЫ ПО НЕКОТОРЫМ ПОВЕДЕНЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ	101
ГОНЧАРОВА Ю.К., ЛИТВИНОВА Е.В. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ БАЗИС ГЕТЕРОЗИСА У ГИБРИДОВ РИСА	107

ГОРЕНСКАЯ О.В., ПОВАР М.В., ГАВРИЛОВ А.Б. АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЯ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ПРЕДИМАГИНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У ДРОЗОФИЛЫ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ МАЛЫХ ДОЗ СВЕРХВЫСОКОЧАСТОТНОГО ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ	112
ГУДЗЕНКО В.М. ДЖЕРЕЛА СТІЙКОСТІ ЯЧМЕНЮ ЯРОГО ДО ЛИСТОВИХ ХВОРОБ В УМОВАХ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ	116
ЗИМНИЦКАЯ С.А. ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СИСТЕМЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ТРЕХ ВИДОВ СОЛОДОК В ЗОНЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ НА УРАЛЕ . . .	122
КВИТКО О.В. ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В СРЕДНЕЙ СИБИРИ	126
КИРИЛЛОВА И.М., КАШИН А.С. ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ <i>ANTENNARIA</i> <i>DIOICA</i> (L.) GAERTN. НА ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА	131
КИРПИЧЁВА И.В. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛИСТЬЕВ <i>ARABIDOPSIS THALIANA</i> (L.) HEUYNH	136
КОЗУБ Н.А. , СОЗИНОВ И.А. , СОЗИНОВ А.А. ВЛИЯНИЕ ПРИСУТСТВИЯ РЖАНОЙ 1VL/1RS ТРАНСЛОКАЦИИ НА ПРИЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТИ У РАСТЕНИЙ F ₂ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ОТ СКРЕЩИВАНИЯ ПОЧТИ ИЗОГЕННЫХ ЛИНИЙ ПО ГЛИАДИНОВЫМ ЛОКУСАМ	141
КОРОБОВА А.В., ВЫСОЦКАЯ Л.Б. РОСТ И СОДЕРЖАНИЕ ГОРМОНОВ У РАСТЕНИЙ АРАБИДОПСИСА ДИКОГО ТИПА И ЭТИЛЕННЕЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ МУТАНТОВ В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ	146
КОСТЕНКО С.О., КОНОВАЛ О.М., СИДОРЕНКО О.В., СПИРИДОНОВ В.Г. ГЕНЕТИЧНИЙ МОНІТОРИНГ СВИНЕЙ ВЕЛИКОЇ БІЛОЇ ПОРОДИ ЗА ГЕНАМИ <i>ESR</i> ТА <i>MC4R</i>	148
КОЧМАРСЬКИЙ В.С., КИРИЛЕНКО В.В., БАСАНЕЦЬ Г.С., ХОМЕНКО С.О., ГУМЕНЮК О.В., МАРИНКА С.М., ХАРЧЕНКО А.В. ЗМІНА КЛІМАТИЧНИХ УМОВ ТА АДАПТИВНІ ВЛАСТИВОСТІ СУЧАСНИХ СОРТІВ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ В ЗОНІ ДІЯЛЬНОСТІ МИРОНІВСЬКОГО ІНСТИТУТУ ПШЕНИЦІ	154
КРАВЕЦ Е.А., МИХЕЕВ А.Н., ОВСЯННИКОВА Л.Г., ЗАБАРА Е.П. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗАВИСИМОСТИ ВЫЖИВАЕМОСТИ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ КОРНЯ ОТ ЧАСТОТЫ ХРОМОСОМНЫХ АБЕРРАЦИЙ, ИНДУЦИРОВАННЫХ ОСТРЫМ ОБЛУЧЕНИЕМ, У ПРОРОСТКОВ ГОРОХА	161

КРАВЧЕНКО А.Н., ЛАРИОНОВА А.Я. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ГИДРОМОРФНЫХ И СУХОДОЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ	166
КРИВОХИЖАЯ М.В., НАВРУЛИН В.О., КАЛИНИЧЕНКО С.В., ВОРОБЬЕВА Л.И. МУТАГЕНЕЗ БАКТЕРИЙ ВИДА <i>STAPHYLOCOCCUS AUREUS</i> ПОД ВЛИЯНИЕМ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО ОБЛУЧЕНИЯ	170
КУЗЬМИН С.Р. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ АНАТОМИИ ДРЕВЕСИНЫ ВИДОВ ХВОЙНЫХ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДНОГО РЕЖИМА ПОЧВЫ	174
КУЗЬМИНА Н.А. ОЦЕНКА РОСТА И СОХРАННОСТИ КЛИМАТИПОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ В СРЕДНЕЙ СИБИРИ	179
МАКАИ Ш., МАКАИ П.Ш., НЕСТЕРОВА И.М. ИЗУЧЕНИЕ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ И ФАРМАКОЛОГИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ВЕНГЕРСКИХ СОРТОВ ПАЖИТНИКА ГРЕЧЕСКОГО (<i>TRIGONELLA FOENUM</i> — <i>GRAECUM L.</i>) В УСЛОВИЯХ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ И РЕСПУБЛИКИ ВЕНГРИИ	184
МАКАРЕНКОВ М.А., КОЗЛОВ Н.Н., КОРОВИНА В.Л., ТРУХАН В.А., КОМКОВА Т.Н. ПРИРОДНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ БОБОВЫХ КОРМОВЫХ КУЛЬТУР	189
МАРТЫНОВ С.С., МИТРОФАНОВА О.В. ОСНОВНЫЕ ВИРУСНЫЕ БОЛЕЗНИ, ПОРАЖАЮЩИЕ КУЛЬТУРУ ПЕРСИКА (<i>PRUNUS PERSICA</i> (L.) WATSON КРЫМУ	194
ОРЕШКОВА Н.В. АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ (<i>LARIX SIBIRICA</i> LEDEB.)	198
ПАРТОВЕВ К., НАИМОВ С., МЕЛИКОВ К., ДЖУМАХМАДОВ А., АБДУРАХИМОВ С. ФЕРТИЛЬНОСТЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН И ГИБРИДИЗАЦИЯ КАРТОФЕЛЯ (<i>SOLANUM TUBEROSUM</i> L.) В УСЛОВИЯХ ТАДЖИКИСТАНА	203
ПОЛЯКОВА Л.В., ЖУРОВА П.Т. ВЕЩЕСТВА ВТОРИЧНОГО ОБМЕНА КАК МАРКЕРЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПАРАМЕТРОВ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ	207
ПРОЦЕНКО А.В., КУНДА-ПРОНЬ И. В., КОЗЕРЕЦКАЯ И.А. МОНИТОРИНГ МУТАЦИОННЫХ СОБЫТИЙ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i> УКРАИНЫ	212

ПРЯДКІНА Г.О., ШАДЧИНА Т.М., САРВІН В.А. ВПЛИВ МІШАНОЛІГАНДНОГО КОМПЛЕКСОНАТУ ЗАЛІЗА НА ПІГМЕНТНИЙ АПАРАТ ТА УРОЖАЙНІСТЬ ЧУТЛИВОГО ДО УРАЖЕННЯ ВАПНЯКОВИМ ХЛОРОЗОМ СОРТУ ВІНОГРАДУ МУСКАТ ЯНТАРНИЙ	215
РАДЧЕНКО А.Н., ПОЧИНОК В.М. АЛЛЕЛЬНИЙ СОСТАВ ЛОКУСА <i>Glu D3</i> СОРТОВ ОЗИМОЇ МЯГКОЇ ПШЕНИЦІ	220
САКАЛО В.Д., КУРЧИЙ В.М. ОСОБЕННОСТИ УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА В ПРОЦЕССЕ ФОРМИРОВАНИЯ ЗЕРНОВКИ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ	225
САМЧУК В.А., СТЕКЛЕНЬОВ С.П. МІНЛИВІСТЬ БУДОВИ ТОВСТОЇ КИШКИ У БІЗОНІВ І БАНТЕНГІВ ТА ЇХ ГІБРИДІВ ІЗ ДОМАШНЬОЮ КОРОВОЮ	231
СЕДЕЛЬНИКОВА Т.С., ПИМЕНОВ А.В. АНАЛИЗ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК БОЛОТНЫХ И СУХОДОЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ <i>PINACEAE</i>	235
СЕРГА С.В., КОЗЕРЕЦКАЯ И.А. УРОВЕНЬ ИНФИЦИРОВАННОСТИ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДРОЗОФИЛИД КИЕВА ВНУТРИКЛЕТОЧНОЙ БАКТЕРИЕЙ <i>WOLBACHIA</i>	240
СИГИДИНЕНКО Л.И., КИРПИЧЕВА И.В. ЭКОТИП LUGANSK (Lug0) АРАБИДОПСИСА ТАЛЯ	244
СКАЖЕННИК М.А., ВОРОБЬЕВ Н.В., КОВАЛЕВ В.С., ПШЕНИЦЫНА Т.С. ОЦЕНКА СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА РИСА НА ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ ..	248
СОКОЛОВСЬКА-СЕРГІЄНКО О.Г., КІРІЗІЙ Д.А., КРУПА Н.М. ГЕНОТИПНІ ВІДМІННОСТІ РЕАКЦІЇ НА ПОСУХУ CO ₂ -ГАЗООБМІНУ РОСЛИН ПШЕНИЦІ, КОНТРАСТНИХ ЗА ПРОДУКТИВНІСТЮ	251
ТКАЧОВ В.І., ГУЛЯЕВ Б.І., ЯРОШЕНКО О.А., ФАТКОВА Н.М. СПОСІБ ОЦІНКИ ПОСУХОСТІЙКОСТІ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ЗМІНОЮ КОРЕНЕЗАБЕЗПЕЧЕНОСТІ РОСЛИН	255
ХАРИТОНОВ Е.М., ЛОТОЧНИКОВА Т.Н., ЛОТОЧНИКОВ С.В., ТУМАНЬЯН Н.Г. ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОРТОВ СЕЛЕКЦИИ ВНИИ РИСА ПО ТЕХНОЛОГИЧЕСКИМ И БИОХИМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ КАЧЕСТВА ЗЕРНА И КРУПЫ	258
ЧУГУНКОВА Т.В., РОЗУМНА Л.Ф. РІСТ, ВРОЖАЙНІСТЬ ТА СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ПІСЛЯ ОБРОБКИ НАСІННЯ ЕЛІСИТОРАМИ	263
ЮДАНОВА С.С., ЦАРЕВА Л.Е., МАЛЕЦКИЙ С.И. ВЛИЯНИЕ ЭПИМУТАГЕНА 5-АЗАЦИТИДИНА НА ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ	267
ЯНЧУК В.І., МАМАЛИГА В.С. КОРЕЛЯЦІЙНО-РЕГРЕСІЙНИЙ АНАЛІЗ ОЗНАК НАСІННЕВОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ <i>MEDICAGO SATIVA L.</i>	272

RACZ F., HIDVEGI S., SZOKE C., HADI G., PAL M., MARTON C.L.
POLLEN PRODUCTION OF INBRED MAIZE LINES IN DIFFERENT YEARS 278

ПРИКЛАДНА ГЕНЕТИКА І СЕЛЕКЦІЯ

АВАКЯН Э.Р., КУМЕЙКО Т.Б., ОЛЬХОВАЯ К.К.
ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА РИСА
К ПИРИКУЛЯРИОЗУ ПО СОДЕРЖАНИЮ КРЕМНЕЗЕМА 283

АДАМЕНКО Д.М., ПОЛЩУК В.В., ЯЦЕНКО А.О., СУХАНОВ С.В.
ВИХІД МАТОЧНИХ КОРЕНЕПЛОДІВ ЗС КОМПОНЕНТА БУРЯКУ
ЦУКРОВОГО ЗАЛЕЖНО ВІД ГУСТОТИ ПОСІВІВ 284

**АДАМОВСКАЯ В.Г., МОЛОДЧЕНКОВА О.О., СИЧКАРЬ В.И., ЦИСЕЛЬСКАЯ Л.Й.,
САГАЙДАК Т.В., БЕЗКРОВНАЯ Л.Я., ЛЕВИЦКИЙ Ю.А., УЗЛЯКОВА И.В.**
РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ОСНОВНЫХ БИОХИМИЧЕСКИХ
КОМПОНЕНТОВ СЕМЯН НУТА, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ИХ ПИТАТЕЛЬНУЮ
ЦЕННОСТЬ 289

АЛЕКСЕЕВА Е.И.
ПЕРСПЕКТИВЫ ПЕРЕРАБОТКИ ЗЕРНА АМАРАНТА НА КРАХМАЛ 294

АРТЮХОВА А.В., ГРИШИН С.Ю., ЗАЯКИН В.В., НАМ И.Я.
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ISSR-PCR ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО
ПОЛИМОРФИЗМА РАЗНЫХ ВИДОВ РОДА *LUPINUS* 299

БАТУРИН С.О., АМБРОС Е.В., КУЗНЕЦОВА Л.Л.
МАТРОКЛИННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИ СКРЕЩИВАНИЯХ
FRAGARIA×*POTENTILLA* 303

ВИШНЕВСКАЯ Н.А., ФЕОКТИСТОВА А.С., СТРУННИКОВА О.К.
КОЛОНИЗАЦИЯ КОРНЕЙ ЯЧМЕНЯ АНТАГОНИСТИЧЕСКОЙ БАКТЕРИЕЙ
PSEUDOMONAS FLUORESCENS 307

ГОЛОВАНЬ Л.В., ПУЗІК В.К.
ВПЛИВ РІЗНИХ ДОЗ МУТАГЕНУ НА ЕНЕРГІЮ ПРОРОСТАННЯ
ТА ЛАБОРАТОРНУ СХОЖІСТЬ НАСІННЯ ФАСОЛІ ЗВИЧАЙНОЇ
(*PHASEOLUS VULGARIS* L.) 311

ГОРОВА Т.К., ЯВДИК І.М.
МІНЛИВІСТЬ УРОЖАЙНОСТІ ТА ХІМІЧНОГО СКЛАДУ РОСЛИН
ПЕТРУШКИ КУЧЕРЯВОЇ В ЗАЛЕЖНОСТІ ВІД ДІЇ СИНТЕТИЧНИХ
АНАЛОГІВ ФІТОГОРМОНІВ 315

ГОРШКОВА Л.М.
ІСТОРИЧНИЙ НАРИС ВИНИКНЕННЯ ТА РОЗВИТКУ КУЛЬТУРИ
КОНОПЕЛЬ ТА ПОЧАТОК ВИКОРИСТАННЯ ЇХ ЯК ДЖЕРЕЛА
НАРКОТИЧНИХ РЕЧОВИН 320

ДЗЮБА В.А., МАЛЫШЕВА Н.Н., ЕСАУЛОВА Л.В.
ГЕНЕТИКА НАСЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ЭНДОСПЕРМА ЗЕРНОВКИ
РИСА В СЕЛЕКЦИИ НА КАЧЕСТВО 325

ЕМЕЦ З.В., МАМЕНКО А.М. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СЕЛЕКЦИИ СКОТА ПО ЖИРНОМОЛОЧНОСТИ И ВЫХОДУ МОЛОЧНОГО ЖИРА	330
ЗАДОРЖНА О.А. СПАДКОВІ ОСОБЛИВОСТІ ОЗНАК НАСІННЯ СОНЯШНИКУ У ЗВ'ЯЗКУ З ОЛІЙНІСТЮ	334
ЗЛАЦКАЯ А.В. АЛЛЕЛЬНЫЙ СОСТАВ СОРТОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ В УКРАИНЕ ПО ГЕНАМ ПУРОИНДОЛИНОВ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ХЛЕБОПЕКАРНЫЕ ПРИЗНАКИ	339
ЗЛАЦКАЯ А.В. ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ SSR-МАРКЕРОВ, АССОЦИИРОВАННЫХ С QTL СОДЕРЖАНИЯ БЕЛКА В ЗЕРНЕ У МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ, ДЛЯ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ЭТОГО ПРИЗНАКА У СОРТОВ, КУЛЬТИВИРУЮЩИХСЯ В УКРАИНЕ	345
ИШМУРАТОВА Н.М., ЛОПАТИН А.В., СОЛДАТОВА Н.В. АНАЛОГИ ФЕРОМОНОВ ПЧЕЛЫ В ИСКУССТВЕННЫХ КОЛОНИЯХ, СОСТОЯЩИХ ИЗ МАТКИ ШМЕЛЯ <i>BOMBUS TERRESTRIS</i> И РАБОЧИХ ОСОБЕЙ <i>APIS MELLIFERA</i>	350
КИРИЧЕНКО В.В., МАКЛЯК К.М., КУТЩЕВА Н.М., ВАРЕНИК Б.Ф. ПАРАМЕТРИ ЕКОЛОГІЧНОГО СЕРЕДОВИЩА ЯК ФОНУ ДЛЯ ОЦІНКИ ВРОЖАЙНОСТІ ГІБРИДІВ СОНЯШНИКУ	354
КИРИЧЕНКО В.В., КОЛОМАЦЬКА В.П., БОРОВСЬКА І.Ю., СИВЕНКО В.І. ЦІННІСТЬ БАТЬКІВСЬКИХ ЛІНІЙ СОНЯШНИКУ ЯК КОМПОНЕНТІВ ГІБРИДНИХ КОМБІНАЦІЙ ЗА ОСНОВНИМИ СЕЛЕКЦІЙНИМИ ОЗНАКАМИ	359
КОЗАЧЕНКО М.Р. ПРОЯВ ОЗНАК У ГІБРИДІВ ДІАЛЕЛЬНИХ СХРЕЩУВАНЬ ЯЧМЕНЮ ЯРОГО ..	364
КОНДРАЦКАЯ И.П., АГАБАЕВА Е.Д., МИХАЙЛЕНКО К.В. ИДЕНТИФИКАЦИЯ ПО ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИМ СПЕКТРАМ ЗАПАСНЫХ БЕЛКОВ СЕМЯН ПАЖИТНИКА ГРЕЧЕСКОГО <i>TRIGONELLA FOENUM GRAECUM</i>	368
КОРНИЕНКО А.В., СУХОРУКИХ В.А., БЕРДНИКОВ Р.В., ГОНЧАРОВ Е.В., МЕЛЬНИКОВ Ю.Н., ДАВЫДЕНКО М.А., МЕЛЬНИКОВ А.В. НОВАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ ПО ФОРМЕ КОРНЕПЛОДА	373
КУЗНЕЦОВА Г.В. КАЧЕСТВО СЕМЯН КЕДРА СИБИРСКОГО В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ	379
ЛАЗАРЕНКО Л.М., БЕЗРУКОВ В.Ф. ВПЛИВ ТЕМПЕРАТУРИ ЗБЕРІГАННЯ НАСІННЯ НА УТВОРЕННЯ ХРОМОСОМНИХ АБЕРАЦІЙ В МЕРИСТЕМНИХ КЛІТИНАХ ПРОРОСТКІВ БАТУНА	382

ЛЯЛЬКО І.І., ДУБРОВНА О.В. ВПЛИВ БЕТАСТИМУЛІНУ ТА АКВАРИНУ НА ЯКІСТЬ НАСІННЯ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ	387
МАЛЕЦКИЙ С.И. “ВЕТВЛЕНИЕ” СЕМЯПОЧЕК В ЗАВЯЗЯХ ЦВЕТКОВ И РЕПРОДУКЦИЯ СЕМЯН У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (<i>BETA VULGARIS</i> L.)	392
МАХНО Ю.А., ПОЛЯКОВА И.А., ЛЯХ В.А. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА ЗАПАСНЫХ БЕЛКОВ СЕМЯН ЛЬНА МАСЛИЧНОГО МЕТОДОМ ЭЛЕКТРОФОРЕЗА	397
МЩЕНКО С.В. ЕВОЛЮЦІЙНИЙ РОЗВИТОК СТАТІ <i>CANNABIS SATIVA</i> L.: ГЕРМАФРОДИТИЗМ — ОДНОДОМНІСТЬ — ДВОДОМНІСТЬ	401
МОНТВІД П.Ю. ВІКОВІ ОСОБЛИВОСТІ МЕЙОЗУ У <i>SOLANUM ANGUIVI</i> LAM., <i>SOLANUM MARGINATUM</i> L. І МІЖВИДОВОГО ГІБРИДУ F ₁ <i>SOLANUM LINNAEUM</i> L.× <i>SOLANUM INCANUM</i> L.	406
НЕНЬКА М.М., ТЮЛЕНЄВА О.В. ЕКОЛОГІЧНА ПЛАСТИЧНІСТЬ ТА СТАБІЛЬНІСТЬ БАГАТОНАСІННИХ ЛІНІЙ-ЗАПИЛЮВАЧІВ БУРЯКІВ ЦУКРОВИХ	411
НОВИКОВА Т.Н. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ КУЛЬТУРЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЮЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ	415
ОПАЛКО А.І., КОЦЮБА С.П. СТАБІЛЬНІСТЬ УРОЖАЙНОСТІ ЯК КРИТЕРІЙ ЦІННОСТІ НОВИХ ГІБРИДІВ КУКУРУДЗИ	420
ПОЗНЯК С.И., ЮДАНОВА С.С., МАЛЕЦКАЯ Е.И., МАЛЕЦКИЙ С.И. АПОЗИГОТИЧЕСКАЯ РЕПРОДУКЦИЯ СЕМЯН У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ В ДВУХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЗОНАХ	424
САЛОГУБ А.М., ЛАДИКА В.І., ХМЕЛЬНИЧИЙ Л.М. УСПАДКОВУВАНІСТЬ ЕКСТЕР’ЄРНОГО ТИПУ КОРІВ УКРАЇНСЬКОЇ ЧОРНО-РЯБОЇ МОЛОЧНОЇ ПОРОДИ	429
СІЧКАР В.І., ЛАВРОВА Г.Д. ОСОБЛИВОСТІ УСПАДКУВАННЯ ЗАБАРВЛЕННЯ ШКІРКИ НАСІННЯ І РУБЧИКА У СОЇ	433
СИТНИК І.Д. ОЦІНКА АДАПТИВНОЇ ЗДАТНОСТІ СОРТІВ РІПАКУ ТА ПАРАМЕТРІВ СЕРЕДОВИЩА В УМОВАХ ВП “АГРОНОМІЧНА ДОСЛІДНА СТАНЦІЯ” НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ БІОРЕСУРСІВ І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ	439
ТЕШЕВА С.А., ПОХНО С.Л. ФОРМИРОВАНИЕ СОРТОВОГО СОСТАВА ДЛЯ АГРОЛАНДШАФТНЫХ РАЙОНОВ РИСОСЕЯНИЯ ДЕЛЬТЫ р.КУБАНИ	445

ТРУХАН В.А., ТРУХАН А.А. ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ КЛЕВЕРА ПОЛЗУЧЕГО ПО АЗОТФИКСИРУЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ	449
ХАРИТОНОВ Е.М., ТУМАНЬЯН Н.Г., ПАПУЛОВА Э.Ю., ДАВОЯН А.Е., ЛОТЧНИКОВА Т.Н., ОСТАПЕНКО Н.В. ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ РИСА СО СРЕДНИМ СОДЕРЖАНИЕМ АМИЛОЗЫ И ОКРАШЕННЫМ ПЕРИКАРПОМ ЗЕРНОВКИ	454
ХОХЛОВ А.М. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ	458
ЧЕРНЕНКО А.Д., ПАРИЙ Ф.М., ПАРИЙ М.Ф. ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ОЗНАКИ СТЕРИЛЬНОСТЬ-ФЕРТИЛЬНОСТЬ У РІПАКУ ЯРОГО	465
ШИХЛИНСКИЙ Г.М., МАМЕДОВА Н.Х., МАМЕДОВА А.Д., АБДУЛАЛИЕВА Г.С., ГАСАНОВА Г.И. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ХЛОПЧАТНИКА К БИОТИЧЕСКИМ И АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ	468
ШТАРК О.Ю., БОРИСОВ А.Ю., НАУМКИНА Т.С., АХТЕМОВА Г.А., ЖУКОВ В.А., ДАНИЛОВА Т.Н., ЧЕБОТАРЬ В.К., ВАСИЛЬЧИКОВ А.Г., БАРБАШОВ М.В., ЗОТИКОВ В.И., ТИХОНОВИЧ И.А. СОЗДАНИЕ НОВЫХ ВЫСОКОЭФФЕКТИВНЫХ СОРТОВ БОБОВЫХ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С ПОЛЕЗНЫМИ ПОЧВЕННЫМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ	472
ЩЕРБИНА О.З., МИХАЙЛОВ В.Г., ПАРФЕНЮК О.В. РОЗЩЕПЛЕННЯ ГІБРИДІВ СОІ ДРУГОГО ПОКОЛІННЯ ЗА ДОВЖИНОЮ СУЦВІТТЯ	475
ЭЙГЕС Н.С., ВОЛЧЕНКО Г.А., КУЗНЕЦОВА Н.Л., ВАЙСФЕЛЬД Л.И., АРТАМОНОВ В.Д., ВОЛЧЕНКО С.Г., КОРНЕВА Г.Г., КАХРИМАНОВА Н.Н. ЗАКОНОМЕРНОСТИ МЕТОДА ХИМИЧЕСКОГО МУТАГЕНЕЗА В ОТНОШЕНИИ ПРИЗНАКА ХЛЕБОПЕКАРНОГО КАЧЕСТВА НА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЕ	481
ЯМБОРКО Н.А., БЛЯВСЬКА Л.О. ФІТОГОРМОНАЛЬНА АКТИВНІСТЬ МІКРООРГАНІЗМІВ-ДЕСТРУКТОРІВ ГЕКСАХЛОРЦИКЛОГЕКСАНУ	487