

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 доміантні 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 етиольованих 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 доміантного 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 Аврорати.

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).