

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.<sup>1</sup>, СОЗИНОВ И.А.<sup>1</sup>, СОЗИНОВ А.А.<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>Институт защиты растений УААН, Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 33, e-mail: sia1@abc.com.ua

<sup>2</sup>ГУ “Институт пищевой биотехнологии и геномики НАНУ”, Украина, 04123, г. Киев, Осиповского 2а

## **ВЛИЯНИЕ ПРИСУТСТВИЯ РЖАНОЙ 1BL/1RS ТРАНСЛОКАЦИИ НА ПРИЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТИ У РАСТЕНИЙ F<sub>2</sub> 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”<sup>3</sup> 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±0,11	0,85** (14%) <sup>a</sup>	+0,47	+0,38
Киев 2004	305	7,54±0,26	1,43* (19%)	1,54* (20%)	-0,11
Мироновка 2005	393	3,62±0,10	0,50* (14%)	1,0* (28%) <i>Gli-D1b.j</i>	-0,28
Киев 2006	709	8,22±0,15	1,66* (20%) <i>Gli-D1b.b</i> <sup>b</sup>	1,40*** (17%)	-0,72* (9%)
Одесса 2006	785	4,04±0,07	0,63** (14%)	+0,52	+0,12

Здесь и в табл. 2 \*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$ .

<sup>a</sup> В скобках приведено отношение разницы между классами по *Gli-B1* к среднему значению в данном варианте выращивания в %.

<sup>b</sup> 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<sub>2</sub> с разным генотипом по *Gli-B1* при выращивании в разных условиях, среднее значение признака в популяции (x) и стандартная ошибка (SE)

Место и год выращивания	Масса зерна с растения			
	x±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 F<sub>3</sub> 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 F<sub>2</sub> 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 F<sub>2</sub> 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 F<sub>2</sub> 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)