

6. vol.43. - P.12123-12132.
7. Yan C., Li Z., Neelam B., et. al. Isolated human kinase proteins, nucleic acid molecules encoding human kinase. - 2005. US Patent.
8. Larkin M.A., Blackshields G., Brown N.P., et. al. Clustal W and Clustal X version 2.0 // Bioinformatics. - 2007. - vol. 23, - P.2947-2948.
9. Fordham-Skelton A.P., Skipsey M., Eveans I.M., et. al. Higher plant tyrosine-specific protein phosphatases (PTPs) contain novel amino-terminal domains: expression during embryogenesis // Plant. Mol. Biol. - 1999. - vol.39, № 3. -P.593-605.
10. Carpi A., Di Maira G., Vedovato M., et. al. Comparative proteome bioinformatics: identification of a whole complement of putative protein tyrosine kinases in the model flowering plant *Arabidopsis thaliana* // Proteomics. - 2002. - vol. 2, № 11. - P.1494-503.
11. Anamika K., Bhattacharya A., Srinivasan N. Analysis of the protein kinome of *Entamoeba histolytica* // Proteins. - 2007. - vol. 71, № 2. - P.995-1006.

#### Резюме

На основании гомологии с каталитического домена тирозинкиназы Zap70 *Mus musculus* предсказано существование 494-х генов протеинкиназ у *Arabidopsis thaliana*. Показана возможность существования у арабидопсиса тирозин-специфичных киназ, гомологичных по строению каталитического домена протеинтирозинкиназам животных и человека.

На підставі гомології із каталітичного домену тирозинкінази Zap70 *Mus musculus* передбачено існування 494-х генів протеїнкіназ *Arabidopsis thaliana*. Показана можливість існування у арабідопсису тирозин-специфічних киназ, гомологічних по будові каталітичного домену протеїнтирозинкіназам тварин і людини.

On the basis of homology to *Mus musculus* Zap70 tyrosine kinase catalytic domain, the existence of 494 protein kinases genes in *Arabidopsis thaliana* is predicted. Shown the possibility of existence of tyrosine-specific protein kinases in *A. thaliana*, which structure of catalytic domain are homologous to animal and human protein tyrosine kinases.

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

<sup>1</sup> Институт защиты растений УААН,

Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 33, e-mail: sia1@i.com.ua

<sup>2</sup> Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины,

Украина, 03143, Киев, ул. Заболотного, 148

### ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕДАЧИ РЖАНЫХ ТРАНСЛОКАЦИЙ 1AL/1RS И 1BL/1RS ЧЕРЕЗ ГАМЕТЫ У ГИБРИДОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Среди чужеродных транслокаций у коммерческих сортов мягкой пшеницы наиболее распространенной является ржаная 1BL/1RS транслокация (транслокация короткого плеча хромосомы 1R ржи на длинное плечо хромосомы 1B пшеницы), на втором месте — ржаная 1AL/1RS транслокация [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]. 1AL/1RS транслокация у большинства сортов происходит от сорта Amigo, созданного в США в 1976 году [1]. Фрагмент ржаной хромосомы 1R у Amigo получен от аргентинского сорта ржи (*Secale cereale* L.) Insave [2] через сорт октоплоидного тритикале Gaucho (сорт мягкой пшеницы Chinese Spring, Китай / рожь Insave). Эти две транслокации значительно отличаются по проявлению в геноме пшеницы. 1BL/1RS транслокация от ржи Petkus, несет гены устойчивости к мучнистой росе *Pm8*, к стеблевой ржавчине *Sr31*, к бурой ржавчине *Lr26* и к желтой ржавчине *Yr9* [3]. 1AL/1RS транслокация от ржи Insave (сорт Amigo) несет ген устойчивости к биотипам тли *Schizaphis graminum* B и C *Gb2* [3], клещу *Aceria tosicheilla* (Keifer) *Cm3* [3, 4], ген устойчивости к мучнистой росе *Pm17* [3]. Эти транслокации отличаются также по влиянию на продуктивность и хлебопекарное качество. Так, наличие 1BL/1RS

транслокации значительно снижает показатели хлебопекарного качества [5], тогда как присутствие 1AL/1RS не приводит к такому резкому снижению этих показателей у твердозерных форм пшеницы [6, 7]. Имеются данные, что присутствие 1BL/1RS транслокации повышает урожайность и экологическую стабильность форм пшеницы (обзор [8]), однако это влияние существенно зависит от генетического фона пшеницы [9]. Информации о влиянии присутствия 1AL/1RS транслокации на урожайность значительно меньше. По данным Espitia-Rangel и др. [10], полученным при сравнении биотипов сорта Nekota, присутствие 1AL/1RS транслокации не имеет положительного эффекта на урожайность и стабильность.

Еще одной особенностью 1BL/1RS транслокации является сниженная частота передачи через мужские гаметы (около 40%) [11–14]. В то же время, передача 1AL/1RS транслокации через гаметы не исследована. Поэтому целью нашей работы было изучение частоты передачи 1BL/1RS и 1AL/1RS транслокаций через мужские и женские гаметы с использованием запасных белков как генетических маркеров.

### **Материалы и методы**

Материалом исследования служили зерна F<sub>2</sub> следующих комбинаций скрещивания сортов и линий озимой мягкой пшеницы: реципрокное скрещивание Б-16 × Одесская красноколосая (ОКК); реципрокное скрещивание почти изогенных линий по глиадиновым локусам GLI-D1-4 × GLI-B1-3, скрещивания Золотоколоса × GLI-A1-1, GLI-A1-1 × Смуглянка. Почти изогенные линии созданы М.М. Копусем на основе сорта Безостая 1 [15]. Б-16 и GLI-B1-3 несут 1BL/1RS транслокацию. Сорта Золотоколоса и Смуглянка имеют транслокацию 1AL/1RS.

Электрофорез глиадинов отдельных зерен F<sub>2</sub> проводили в кислой среде в полиакриламидном геле [14]. Аллели глиадинов обозначали согласно каталогам Metakovsky (обозначение буквами) [16] и Собко и Поперели (обозначение цифрами) [17]. По локусу *Gli-B1* линии Б-16 и GLI-B1-3 имеют аллель *l* (3), ОКК – аллель *c* (15), GLI-D1-4 – аллель *b* (1). По локусу *Gli-A1* линия GLI-A1-1 имеет аллель *m* (1), сорта Смуглянка и Золотоколоса – аллель *17* (обозначенный нами *w*). Генотипы зерен F<sub>2</sub> записывали с учетом дозы гена, где первые две буквы обозначают генотип яйцеклетки, а третья – генотип пыльцевого зерна, которые образовали зерновку. Для анализа расщеплений использовали критерий  $\chi^2$ .

### **Результаты и обсуждение**

Наиболее простым и удобным методом идентификации транслокаций ржаного плеча 1RS в геноме пшеницы является электрофорез спирторастворимых запасных белков зерновки в кислой среде [18]. Маркером 1BL/1RS транслокации является присутствие на электрофореграмме спирторастворимых белков зерна характерного блока компонентов, который был обозначен *Gli-B1l* (*Gli-B1-3*) [16, 17]. Маркером 1AL/1RS транслокации также является характерный спектр секалинов (*Gli-A1-17* по номенклатуре Собко и Поперели [16]). Этот блок нами обозначен как *Gli-A1w*.

Триплоидная природа эндосперма позволяет различать на электрофореграммах глиадиновых спектров зерен F<sub>2</sub> пшеницы четыре класса генотипов: два класса гомозигот и два класса гетерозигот, различающихся по дозе гена [19]. Данные по расщеплению по локусам *Gli-B1* и *Gli-A1* в соответствующих комбинациях скрещивания показаны в табл. 1 и 2. Расщепление по локусу *Gli-B1* у растений F<sub>1</sub> от скрещиваний с участием формы с 1BL/1RS транслокацией (Б-16, GLI-B1-3) значительно отличается от ожидаемого менделевского расщепления ( $P < 0,01$ ). Расщепление по локусу *Gli-A1* у гибридов с участием формы с 1AL/1RS транслокацией (Смуглянка, Золотоколоса) не имеет отклонений и соответствует ожидаемому расщеплению в F<sub>2</sub>. Следует отметить, что линия GLI-A1-1 была специально отобрана для исследований передачи 1AL/1RS транслокации через гаметы, поскольку она несет аллель *Gli-A1m* (*Gli-A1-1*), который имеет больше четырех компонентов в разных зонах

электрофоретического спектра [16, 17] и является удобным для определения дозы гена, в отличие от других распространенных аллелей локуса *Gli-A1* – *b*, *g*, *c* и др.

Таблица 1

Расщепление по локусу *Gli-B1* с учетом дозы гена у зерен F<sub>2</sub> от скрещиваний с участием форм озимой мягкой пшеницы с ржаной 1BL/1RS транслокацией (маркер – аллель *Gli-B1l* (*Gli-B1-3*))

Комбинация скрещивания	Численность зерен с генотипом по <i>Gli-B1</i>				$\chi^2$ (1:1:1:1)
	<i>b.b.b</i>	<i>b.b.l</i>	<i>l.l.b</i>	<i>l.l.l</i>	
GLI-B1-3 × GLI-D1-4	564	365	499	340	77,98**
	<i>c.c.c</i>	<i>c.c.l</i>	<i>l.l.c</i>	<i>l.l.l</i>	
Б-16 × ОКК	1449	989	1351	853	230,9**
ОКК × Б-16	1724	1092	1525	992	287,4**

\*\* P < 0,01

Таблица 2

Расщепление по локусу *Gli-A1* с учетом дозы гена у зерен F<sub>2</sub> от скрещиваний с участием сортов озимой мягкой пшеницы с ржаной 1AL/1RS транслокацией (маркер – аллель *Gli-A1w* (*Gli-A1-17*))

Комбинация скрещивания	Численность зерен с генотипом по <i>Gli-A1</i>				$\chi^2$ (1:1:1:1)
	<i>m.m.m</i>	<i>m.m.w</i>	<i>w.w.m</i>	<i>w.w.w</i>	
Золотоколоса × GLI-A1-1	141	136	132	129	0,60
GLI-A1-1 × Смуглянка	77	93	88	77	2,33

Возможность различать четыре класса генотипов у зерен F<sub>2</sub> позволила определить количество женских и мужских гамет с разными генотипами, которые образовали зерновки F<sub>2</sub>, без проведения специальных скрещиваний. Это подход был применен нами ранее при анализе расщепления у гибридов озимой мягкой пшеницы с участием линии с 1BL/1RS транслокацией [12–14]. Численности гамет с 1AL/1RS транслокацией достоверно не отличаются от численности гамет без транслокации, что свидетельствует об отсутствии отклонений в передаче этой транслокации как через мужские, так и через женские гаметы (табл. 3). У гибридов, гетерозиготных по 1BL/1RS транслокации, наблюдается сниженная частота передачи 1BL/1RS транслокации через мужские гаметы (табл. 3) (40%), что совпадает с ранее полученными данными [13, 14]. В результате анализа большой выборки зерен F<sub>2</sub> выявлена достоверно сниженная частота передачи 1BL/1RS транслокации также через женские гаметы (табл. 3) (47,5%), хотя это отклонение значительно меньшей величины чем по пыльцевым зернам. Следует отметить, что предыдущие исследования показывают, что отклонение по передаче 1BL/1RS транслокации через женские гаметы наблюдается не во всех случаях [12–14] и выявление закономерностей сниженной передачи 1BL/1RS транслокации через яйцеклетки требует дальнейших исследований.

Таблица 3

Передача ржаной транслокации 1BL/1RS (аллель *Gli-B1l*) и 1AL/1RS (аллель *Gli-A1w*) через гаметы у гибридов F<sub>1</sub> озимой мягкой пшеницы

Комбинация скрещивания	Численность яйцеклеток с генотипом		$\chi^2$ (1:1)	Численность пыльцевых зерен с генотипом		$\chi^2$ (1:1)
	<i>Gli-B1b</i>	<i>Gli-B1l</i>		<i>Gli-B1b</i>	<i>Gli-B1l</i>	
GLI-B1-3 × GLI-D1-4	929	839	4,58*	1063	705	72,49**
	<i>Gli-B1c</i>	<i>Gli-B1l</i>		<i>Gli-B1c</i>	<i>Gli-B1l</i>	
Б-16 × ОКК	2438	2204	11,80**	2800	1842	197,71**

ОКК × Б-16	2816	2517	16,76**	3249	2084	254,50**
	<i>Gli-Alm</i>	<i>Gli-A1w</i>		<i>Gli-Alm</i>	<i>Gli-A1w</i>	
Золотоколоса×GLI-A1-1	277	261	0,48	273	265	0,12
GLI-A1-1 × Смуглянка	170	165	0,08	165	170	0,08

\* P < 0,05

\*\* P < 0,01

### Выводы

Выявлены существенные различия в передаче ржаных 1BL/1RS и 1AL/1RS транслокаций через гаметы. Не наблюдается отклонений в передаче 1AL/1RS транслокации через женские и мужские гаметы, в отличие от 1BL/1RS транслокации. Достоверно сниженная частота передачи 1BL/1RS транслокации обнаружена как для мужских так и женских гамет. Частота передачи 1BL/1RS транслокации через мужские гаметы значительно ниже чем через женские гаметы.

### Литература

1. *Rabinovich S.V.* Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L.// *Euphytica*.– 1998.– vol. 100.– P.323–340.
2. *Sebesta E.E., Wood E.A.* Transfer of greenbug resistance from rye to wheat with X-rays// *Agron. Abstr.* – 1978.– P. 61–62.
3. *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.
4. *Malik R., Brown-Guedira G.L., Smith C.M., Harvey T.L., Gill B.S.* Genetic mapping of wheat curl mite resistance genes *Cmc3* and *Cmc4* in common wheat// *Crop Sci.*– 2003.– 32.– P. 644–650.
5. *Созинов А.А.* Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции.- М.: Наука.– 1985.– 272 с.
6. *Собко Т.А., Хохлов А.Н.* Изучение селекционной ценности пшенично-ржаной транслокации 1AL-1RS сорта озимой мягкой пшеницы Amigo// Тезисы докладов междунаро. конф. "Агробиотехнологии растений и животных". Киев, 1997.– С. 71–72.
7. *Graybosch R.A., Peterson C.J., Hansen L.E., Worrall D., Shelton D.R., Lukaszewski A.J.* Comparative flour quality and protein characteristics of 1BL/1RS and 1AL/1RS wheat-rye translocation lines// *J. Cereal Sci.*– 1993.– 17.– P. 95–106.
8. *Козуб Н.А., Созинов И.А., Созинов А.А.* Сопряженность 1BL/1RS транслокации с качественными и количественными признаками у мягкой пшеницы *T. aestivum*// *Цитология и генетика.*- 2001.- 35, № 5.- С. 74-80.
9. *Singh R.P., Huerta-Espino J., Rajaram S., Crossa J.* Agronomic effects from chromosome translocations 7DL.7Ag and 1BL.1RS in spring wheat// *Crop Sci.*– 1998.– 38.– P. 27-33.
10. *Espitia-Rangel E., Baenziger P.S., Graybosch R.A., Shelton D.R., Moreno-Sevilla B., Peterson C.J.* Agronomic performance and stability of 1A vs. 1AL/1RS genotypes derived from winter wheat 'Nekota'// *Crop Sci.*– 1999.– 39.– P. 643–648.
11. *Rayburn L.A., Mornhinweg D.W.* Inheritance of a 1BL/1RS wheat-rye translocated chromosome in wheat// *Crop Sci.*– 1988.–28.– P. 709–711.
12. *Козуб Н.А., Созинов И.А.* Сопряженность аллельных состояний глиадин- и глютеини кодирующих локусов с предзиготическими процессами у озимой пшеницы// *Цитология и генетика.*- 1993.- 27, N 5.- С. 35–39.
13. *Созинов И.А., Козуб Н.А., Хохлов А.Н.* Реципрокные различия предзиготических процессов по локусам запасных белков у растений F<sub>1</sub> пшеницы// *Цитология и генетика.*- 1994.- 28, N 2.- С. 30–35.

14. Козуб Н.А., Созинов И.А. Особенность расщепления по аллелям глиадинкодирующего локуса *Gli-B1* у гибридов озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика.– 2000.– vol. 34, № 2.– С. 69–76.
15. Копусь М.М. О естественной географии глиадиновых аллелей у озимой мягкой пшеницы// Селекция и семеноводство.- 1994.– N 5, С. 9–14.
16. 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.
17. Собко Т.О., Попереля Ф.О. Частота, з якою зустрічаються алелі глиадинкодуєчих локусів у сортів м'якої озимої пшениці //Вісник сільськогосподарської науки .– 1986.– № 5.– С. 84–87.
18. Созинов А.А., Попереля Ф.А. Электрофорез глиадина как метод идентификации пшениц, у которых 1В-хромосома полностью или частично замещена 1R-хромосомой ржи // Докл. ВАСХНИЛ.– 1977.– N 2.– С. 2–4.
19. Созинов А.А., Попереля Ф.А., Стаканова А.И. Гибридологический анализ как метод изучения генетических закономерностей биосинтеза глиадина// Науч.-техн. бюл. ВСГИ.- 1975.- вып. 24.- С. 10–14.

### Резюме

С помощью запасных белков как генетических маркеров исследована передача ржаных транслокаций 1BL/1RS и 1AL/1RS через гаметы у гибридов F<sub>1</sub> мягкой пшеницы. Не обнаружено отклонений в передаче 1AL/1RS транслокации через женские и мужские гаметы, в отличие от 1BL/1RS транслокации. Достоверно сниженная частота передачи 1BL/1RS транслокации обнаружена как для мужских, так и женских гамет. Частота передачи 1BL/1RS транслокации через мужские гаметы значительно ниже чем через женские гаметы.

За допомогою запасних білків як генетичних маркерів досліджено передачу житніх транслокацій 1BL/1RS і 1AL/1RS через гамети у гібридів F<sub>1</sub> м'якої пшениці. Не спостерігається відхилень у передачі 1AL/1RS транслокації через жіночі і чоловічі гамети, на відміну від 1BL/1RS транслокації. Достовірно знижена частота передачі 1BL/1RS транслокації виявлялась як для чоловічих, так і жіночих гамет. Частота передачі 1BL/1RS транслокації через чоловічі гамети значно нижча ніж через жіночі гамети.

Transmission of the rye 1BL/1RS and 1AL/1RS translocations through gametes was studied in common wheat F<sub>1</sub> hybrids using storage proteins as genetic markers. Transmission of the 1AL/1RS translocation through male and female gametes showed no deviations in contrast to the 1BL/1RS translocation. A significantly reduced frequency of transmission of the 1BL/1RS translocation was detected for both male and female gametes. The frequency of transmission of the 1BL/1RS translocation through male gametes was substantially lower than through female ones.

### ЛЕВИТЕС Е.В.

*Институт цитологии и генетики СО РАН*

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

## К ВОПРОСУ О МНОГОМЕРНОСТИ КОДИРОВАНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ У РАСТЕНИЙ

Потомство, образующееся путем митотической агамоспермии, включающей в себя митотическую диплоспорию, апоспорию и адвентивную эмбрионию [1–3],