

И.И. МОЦНЫЙ, В.И. ФАЙТ, Е.М. БЛАГОДАРОВА

Селекционно-генетический институт – Национальный центр  
семеноводства и сортоизучения, Одесса

E-mail: motsnyyii@gmail.com

E-mail: fayt@paco.net

E-mail: blagodarova@rambler.ru

## ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА 1R(1B) ЗАМЕЩЕННЫХ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ



*Идентифицировано 1R(1B) хромосомное замещение у двух интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных вследствие отдаленной гибридизации октоплоидного тритикале с твердой пшеницей. Замещение маркируется оригинальными аллелями секалин-кодирующих локусов Sec1 и Sec3. При достаточно низком уровне конъюгации, высокой зимо-морозостойкости и урожайности как в неблагоприятные, так и в благоприятные годы линии дифференцируются по указанным признакам.*

© И.И. МОЦНЫЙ, В.И. ФАЙТ, Е.М. БЛАГОДАРОВА, 2009

**Введение.** Современный генофонд мягкой пшеницы обеднен генами и их сочетаниями, обеспечивающими устойчивость мягкой пшеницы к абиотическим и биотическим неблагоприятным факторам [1]. Важнейшими задачами цитогенетики пшеницы является создание интрогрессивных форм мягкой пшеницы, содержащих в своем геноме разные объемы чужеродного генетического материала. В качестве источников таких генов могут использоваться родственные пшенице виды и режеры [2]. Целью настоящего исследования было определение кариотипов, изучение морфологических и агрономических признаков, а также устойчивости к болезням у двух интрогрессивных линий озимой мягкой пшеницы, полученных в результате межродовой гибридизации.

**Материал и методика.** Объектом исследования были две сестринские линии F<sub>12</sub> озимой мягкой пшеницы Hostianum 273/97 и Hostianum 274/97 (в дальнейшем линии – H273 и H274), созданные в результате гибридизации октоплоидного тритикале АД825 (мягкая пшеница Гостианум 237 × рожь ВСХИ) с сортом твердой пшеницы Черномор. Линии константны по комплексу морфологических признаков и являются потомками индивидуальных отборов по морозо-зимостойкости в потомстве одного растения F<sub>5</sub> [3]. При широкорядном посеве линии H273 и H274 отличались крупным колосом, выровненным и, в отдельные годы, мощным стеблестоем, высокой массой зерна с растения.

В период с 2002 по 2005 гг. был выполнен геномный, цитологический, биохимический и фитопатологический анализ линий. При геномном анализе линий изучали высшие ассоциации хромосом у их гибридов F<sub>1</sub> с мягкой и твердой пшеницей, а также озимой рожью Харьковская 60, при цитологическом – уровень конъюгации метафазных хромосом у 10 растений линии H273 и 9 растений линии H274. Контролем послужила выделенная в 2001 г. в потомстве одного типичного изолированного растения линия сорта Одесская 267 (Од267), которая также была использована в качестве опылителя для геномного анализа. Поскольку различий между контрольными растениями Од267 по частотам мейотических ассоциаций не выявлено, данные были сгруппированы. В качестве контроля для пшенич-

но-ржаных полигаплоидов использовали гибриды F<sub>1</sub> Од267 × рожь Харьковская 60 (1 растение) и Chinese Spring (CS) × рожь Харьковская 60 (9 растений). Весь материал, вовлеченный в исследования и гибридизацию, представлен образцами из коллекции отдела генетики СГИ.

Изучение соматических хромосом проводили в клетках кончиков корешков после предобработки насыщенным раствором монобромнафталина, фиксации в ледяной уксусной кислоте, горячего гидролиза 1 Н соляной кислотой и окрашивания по Фельгену реактивом Шиффа [4]. Исследования мейоза осуществляли на материале, помещенном в фиксатор Карнуа (6 : 3 : 1). Пыльники окрашивали 2%-ным раствором ацетокармина после предобработки 4 % железоаммонийными квасцами. Изучали 8–11 растений каждого образца и не менее 30 четких пластинок с растения на стадии метафазы I (MI). Число точек хромосомной ассоциации (ТХА) на материнскую клетку пыльцы (МКП) определяли так, что каждое соединение двух плеч хромосом соответствует одной ТХА. Показатель уровня конъюгации  $\varphi$  вычисляли после преобразования по формуле Фишера

$$\varphi = 2 \arcsin \sqrt{C},$$

где  $C$  – отношение эмпирического числа ТХА к максимально возможному для данной клетки [5]. Этот показатель пригоден для сравнения данных, полученных на растениях с разным числом хромосом, поскольку является обратно взвешенной величиной. Он имеет близкое к нормальному распределение и корректно обрабатывается параметрическими методами [6].

Электрофорез глиадинов и глютеинов проводили в кислом полиакриламидном геле по оригинальным методикам отдела генетических основ селекции СГИ, с использованием буфера уксусная кислота–глицин [7]. Генетические формулы локусов клейковинных белков определяли по каталогу Ф.А. Поперели.

Агрономические признаки изучали в поле при узкорядном посеве линий на делянках (учетная площадь 3 м<sup>2</sup>) тракторной сеялкой ССФК-7 с нормой высева 500 шт./м<sup>2</sup> на опытном участке отдела генетики СГИ. В качестве

контроля в опыте использовали современный высокопродуктивный сорт Альбатрос одесский (Альб.) – национальный стандарт Украины, наиболее распространенный сорт Одесская 267 (Од267), два сорта – индикатора высокой и низкой зимостойкости Одесская 16 (Од16) и Обрий, а также одну из родительских форм – сорт Гостианум 237 (Г237). Морозостойкость оценивали на стадии проростков при –11 °С [8] и раскустившихся растений (по 25–35 растений каждого генотипа) [9], отобранных в поле в I декаде декабря (при  $t = -13$  °С), II декаде января ( $t = -14$  °С) и I декаде марта ( $t = -11$  °С), а зимостойкость – в поле (учитывали количество растений в конце октября и весной – перезимовавшие). При промораживании раскустившихся растений у каждого из них подсчитывали количество побегов кущения (КПК) до воздействия стрессом и количество побегов, отросших после промораживания (КПО). Во время вегетации и уборки урожая у 10 растений каждого образца учитывали: перед зимовкой – длину эпикотилия (ДЭ); весной – побеги дополнительного кущения (ДКВ) и дату колошения; летом – высоту растений (ВР), массу зерна среднего колоса (МЗК), урожайность зерна с делянки (УЗ) и количество продуктивных стеблей на 1 м<sup>2</sup> (КПС). Фитопатологическую оценку материала осуществляли в поле на фоне природных популяций патогенов, а также на искусственном инфекционном фоне листовой и стеблевой ржавчины. Степень устойчивости взрослых растений определяли по интенсивности поражения с помощью интегрированной девятибальной шкалы [10].

Однородность групп проведенных цитологических исследований, достоверность различий между средними и долями определяли с помощью доверительного интервала 95%-ного уровня значимости  $\bar{x} \pm t_{0,05} S_{\bar{x}}$ , который указан везде в таблицах и тексте статьи, при этом стандартную ошибку доли определяли по формуле для альтернативной изменчивости [6]. Статистическую обработку данных полевых опытов проводили методом дисперсионного анализа.

**Результаты исследований и их обсуждение.** Изучение соматических хромосом выявило существенные различия между линиями по уровню анеуплоидии. Линия Н273 содержала 2,7 ±

± 3,7 % анеуплоидов, а линия Н274 — 24,7 ± ± 11,0 %, при этом как эуплоидные, так и анеуплоидные растения обеих линий содержали в кариотипе только две явно выраженные спутничные хромосомы (рис. 1, а). Выборочное изучение мейоза в МІ у этих растений, а также у гибридов F<sub>1</sub> (Н273 × Н274) выявило часто встречаемую высшую ассоциацию хромосом — 21<sup>II</sup><sub>3</sub> у всех 42-хромосомных растений P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> и F<sub>1</sub> и, следовательно, гомогенность и идентичность геномного состава обеих линий. Анеуплоиды линии Н273 имели 2n = 41 и 20<sup>II</sup><sub>3</sub> + 1<sup>II</sup> в виде высшей ассоциации. Аналогичные кариотипы установлены и у большинства анеуплоидов линии Н274. Кроме того, обнаружено одно 43-хромосомное растение и растение (436–2/04) с 2n = 41 и высшей ассоциацией 19<sup>II</sup><sub>3</sub> + 3<sup>I</sup>. Возможной причиной различий по уровню анеуплоидии между линиями может быть тот факт, что при репродуцировании линии Н273 дважды (в 2001 и 2002 гг.) для посева использовали потомство только одного растения, а у линии Н274 подобный отбор не проводился.

Исследование мейоза в МІ у гибридов F<sub>1</sub> (Н273 или Н274 × Од 267) показало 2n = 42 у всех изученных растений независимо от линии и 19<sup>II</sup><sub>3</sub> + 1<sup>II</sup><sub>0</sub> + 2<sup>I</sup> в виде высшей ассоциации (табл. 1), в одной клетке наблюдали 20<sup>II</sup><sub>3</sub> + 2<sup>I</sup>. При этом унивалентные хромосомы не конъюгировали между собой ни в одной из 322 изученных клеток, что свидетельствует о наличии

у линий пшенично-ржаного замещения. Иногда у одного из унивалентов отмечали наличие спутника (рис. 1, б). Очевидно, этот унивалент был представлен недостающей хромосомой (1В или 6В), унаследованной с отцовской гаметой. Поскольку в МІ мейоза спутничные хромосомы, как правило, не отличаются от остальных хромосом, согласно рекомендации Сирса [11], наличие спутника у одной из унивалентных хромосом было подтверждено в АІІ, где эта хромосома неоднократно задерживалась на экваторе (рис. 1, в). Кроме замещения, у линий Н273 и Н274 видимо присутствует структурная хромосомная перестройка, затрудняющая конъюгацию гомологичных хромосом у гибридов указанных линий с пшеницей (табл. 1), причем практически полное отсутствие мультивалентов у линий и гибридов F<sub>1</sub> указывает на отсутствие реципрокной транслокации, затрагивающей гомеологичные хромосомы пшеницы.

При скрещивании линий с рожью у всех исследованных гибридов F<sub>1</sub> было 28 хромосом. Однако в МІ наблюдали существенное варьирование частот образования мейотических ассоциаций и, в общем, уровня конъюгации (от 0,98 ± 0,23 до 3,75 ± 0,49 ТХА/МКП) в зависимости от растения. Это объясняется генетической гетерогенностью ржи по супрессорам диплоидизирующей системы пшеницы [12], что подтверждается варьированием числа ТХА/МКП в контроле (0,21 ± 0,15 — у гибри-

Таблица 1  
Высшие ассоциации хромосом у гибридов F<sub>1</sub>, полученных от скрещивания линий Н273 и Н274 с мягкой пшеницей, рожью и твердой пшеницей

Линия	Гибриды с мягкой пшеницей	Гибриды с рожью	Гибриды с твердой пшеницей
Н273	19 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 1 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 2 <sup>I</sup> (4; 98)	1 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 1 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 24 <sup>I</sup> (2; 127) 1 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 2 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 22 <sup>I</sup> (1; 66)	12 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 1 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 8 <sup>I</sup> (1; 72) 13 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 8 <sup>I</sup> (1; 72) 13 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 9 <sup>I</sup> (1; 72)
Н274	19 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 1 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 2 <sup>I</sup> (5; 160) 18 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 2 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 2 <sup>I</sup> (1; 64)	4 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 20 <sup>I</sup> (2*; 118) 1 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 2 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 22 <sup>I</sup> (1; 64) 1 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 4 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 18 <sup>I</sup> (2; 128) 1 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 5 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 16 <sup>I</sup> (1; 60) 2 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 1 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 22 <sup>I</sup> (1; 64) 2 <sup>II</sup> <sub>3</sub> + 3 <sup>II</sup> <sub>0</sub> + 18 <sup>I</sup> (1; 44)	

Примечание. Нижними индексами <sub>3</sub> и <sub>0</sub> обозначены соответственно закрытые и открытые биваленты. В скобках указано количество исследованных растений и МКП. \* Два гибрида, полученных в потомстве растения 436-2/04 с кариотипом 19<sup>II</sup><sub>3</sub> + 3<sup>I</sup>.



Рис. 1. Соматические хромосомы эуплоидного растения линии H273 (а) и ассоциации хромосом на стадии МI мейоза у гибрида F<sub>1</sub> H273 × Од267 – 20<sup>II</sup> + 2<sup>I</sup> (б); в – сегмент АII мейоза гибрида F<sub>1</sub> H273 × Од267 с отставанием спутничной хромосомы. Стрелками указаны спутничные хромосомы

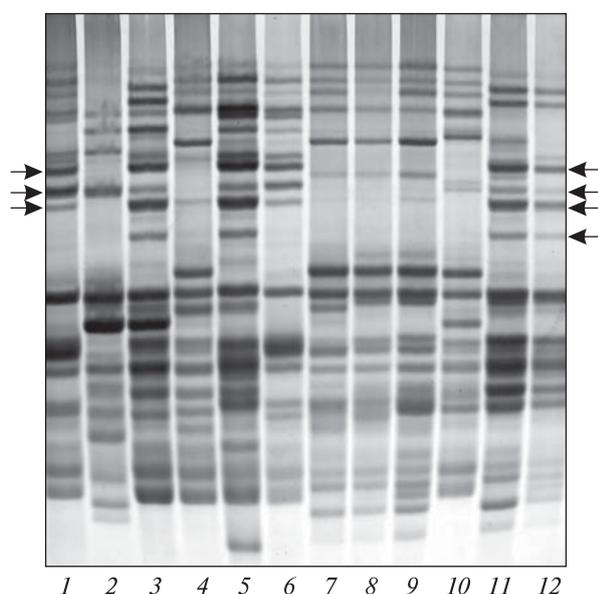
да Од267 × рожь; от  $0,07 \pm 0,06$  до  $1,41 \pm 0,32$  у CS × рожь). Вследствие этого наблюдается большое разнообразие классов высших ассоциаций хромосом (табл. 1). Тем не менее образование одного, а иногда и двух закрытых бивалентов наблюдалось, хотя и с разной частотой (от  $0,08 \pm 0,07$  до  $0,73 \pm 0,19$  на МКП), почти у всех гибридов F<sub>1</sub>. Исключение составили два потомка растения 436–2/04 (с кариотипом 19<sup>II</sup><sub>3</sub> + 3<sup>I</sup>), полученные, очевидно, в результате слияния ржаной отцовской гаметы с яйцеклеткой, содержащей полный комплект пшеничных хромосом, хотя и у этих гибридов одна клетка из 118 имела 1<sup>II</sup><sub>3</sub> + 26<sup>I</sup> (в среднем  $0,01 \pm 0,02$  закрытых бивалентов на МКП). У контроля случайные закрытые биваленты встречались только в комбинации CS × рожь и только у растений с высоким уровнем конъюгации, между которыми не было достоверных различий по этому признаку. Частота их была крайне низкой (в среднем  $0,012 \pm 0,009$  на МКП) и соответствовала отмеченной ранее у гибридов F<sub>1</sub> CS × рожь [13]. Таким образом, подтверждается вывод о наличии у линий пшенично-ржаного замещения.

Следует отметить, что, несмотря на наличие в кариотипе пшенично-ржаных гибридов F<sub>1</sub> двух гомологичных хромосом ржи, частота образования закрытых бивалентов была низкой – от  $7,8 \pm 6,7$  до  $63,6 \pm 14,5$  % МКП в зависимости от растения. Частота микроспорцитов вообще без бивалентов варьировала от  $1,6 \pm 3,1$  до  $37,1 \pm 12,3$  %, т.е. полученная от тритикале ржаная хромосома слабо конъюгирует с гомологичной хромосомой ржи Харьковская 60. Возможно, сказались модификации ржаной хромосомы в кариотипе тритикале

[14] или отрицательное влияние пшеничных хромосом [15].

Три исследованных растения F<sub>1</sub> (H273 × *T. durum*) имели  $2n = 34$  и  $2n = 35$  и высшие ассоциации 13<sup>II</sup> + 8<sup>I</sup> и 13<sup>II</sup><sub>3</sub> + 9<sup>I</sup> соответственно (табл. 1). Из этого можно заключить: 1) ржаная хромосома замещает одну из хромосом АВ генома; 2) именно она (или одна из хромосом D-генома) элиминирует у анеуплоидов; 3) затрудняющая конъюгацию гомологичных хромосом у гибридов F<sub>1</sub> пшеницы структурная перестройка, если такая есть, затрагивает D-геном.

Анализ электрофоретических спектров запасных белков выявил присутствие в материале ржаных клейковинных белков – секалинов. При этом в спектре спирторастворимых белков – глиадинов идентифицирован блок компонентов, контролируемый локусом *Sec1*, который служит генетическим маркером короткого плеча ржаной хромосомы 1R<sub>S</sub> [16]. Аллель этого локуса, обнаруженный у линий H273 и H274, идентичен таковому у тритикале АД825 (рис. 2) и отличается от любого типично пшеничного гомеоаллеля, а также от проламинового блока *Gld 1B3* (по классификации Ф.А. Поперели), маркирующего транслокацию 1B<sub>L</sub>.1R<sub>S</sub>, которая характерна для сортов Аврора, Кавказ и им подобным [17]. Для сравнения на рис. 2 представлены электрофореграммы глиадинов тритикале АД825, линии H274, а также интрогрессивных линий и известных сортов с типичными для озимой мягкой пшеницы аллелями локуса *Gld 1B3*, в частности с аллелем *Gld 1B3*. Новый блок внешне сходен с аллелем *Gld 1A17* (по каталогу Ф.А. Поперели [18]), который встречается у сортов с транслокацией 1A<sub>L</sub>.1R<sub>S</sub> от сорта Amigo [19]. Однако в изучае-



**Рис. 2.** Электрофореграммы спектров запасных белков – глиадинов пшеницы: 1 – АД825; 2 – Черномор; 3 – E200/97–2-В; 4 – E217/97-В; 5 – H242/97–2-В; 6 – H274/97; стандарты: 7 – Альбатрос одесский; 8 – Селянка; 9 – Куальник; 10 – Glenlea; 11 – Веселка; 12 – Перлына Лисостепу. Стрелками указаны компоненты аллелей ржаного локуса *Sec-1*: три компонента (треки 1 и 6) – аллель от ржи ВСХИ; четыре компонента (треки 3, 5, 11 и 12) – аллель от сорта пшеницы Аврора

мом материале новый блок кодируется именно хромосомой 1В, так как по другим глиадинкодирующим локусам 1А, 1D, 6А, 6В, 6D хромосом линии Н273 и Н274 несут блоки, харак-

терные для пшеницы, в частности по локусу *Gld 1А* – аллель *Gld 1А2* (табл. 2), а пшеничных компонентов локуса *Gld 1В* не наблюдается.

В спектре высокомолекулярных щелочерастворимых белков – глютеинов исследованных линий и тритикале установлены компоненты, контролируемые секалиновым локусом *Sec3*, который маркирует длинное плечо 1R хромосомы [16] и заменяет у линий соответствующий гомеологичный локус 1В хромосомы (рис. 3), что свидетельствует в пользу замещения обоих плеч 1В хромосомы. На рис. 3 видно, что необычные для пшеницы компоненты есть у тритикале (наряду с пшеничными) и у линии Н274 при отсутствии типичных блоков *Glt 1В1 (Glu-В1 7+8)* или *Glt 1В2 (Glu-В1 7+9)*. Подтверждением того, что замещение не затрагивает 1А хромосому, служит наличие у линий Н273 и Н274 типично пшеничного аллеля *Glt 1А2*. Наличие обычных блоков по локусам *Gld 1D* и *Glt 1D* свидетельствует об отсутствии перестроек в 1D хромосоме исследуемых линий.

Таким образом, наличие у исследованных линий 1R(1В) замещения, где 1R хромосома ржи ВСХИ, переданная через посредничество тритикале АД825, замещает 1В хромосому пшеницы, можно считать доказанным. Исчезновение спутника у 1R хромосомы в пшеничном кариотипе отмечалось многими исследователями, в том числе и у 1R хромосомы тритикале АД825 [14], и объясняется укорочением спутничной нити.

Таблица 2

**Генетические формулы аллелей локусов клейковинных белков у интрогрессивных линий, их исходных форм и сорта-стандарта**

Материал	Глиадины (Gld)							Глютеины (Glt)				
								LMW		HMW		
	1А	1В	1D	6А	6В	6D	2-1А	1А	1В	1А	1В	1D
Г237	2	2	1	1+4	2	4	1	2	2	2	2	1+2*
АД825	2+N***	2+S1**	4	1	2	4	1	2	2+S1	1+2	2+S3**	2
Черномор	6+3	2	–	3	4	–	3	6	2	2	2	–
Н273	2	S1	4	1	1	1	1	2	S1	2	S3	1
Н274	2	S1	4	1	2	1	1	2	S1	2	S3	1+2
Альбатрос одес.	4	1	4	4	2	2	3	4	1	2	2	1

Примечание. LMW – низкомолекулярные, HMW – высокомолекулярные субъединицы. \*1+2 – гетерозигота; \*\* S1 – блок *Sec1*, S3 – блок *Sec3*; \*\*\*N – неизвестный блок.

В целом линии отличались достоверно (при  $P = 0,05$ ) более низким уровнем конъюгации по сравнению с контролем (линия сорта Од267). Исключением из общей картины было одно 41-хромосомное растение линии Н274, обнаружившее неожиданно высокий уровень конъюгации 20 пар гомологичных хромосом. Снижение уровня конъюгации происходит главным образом путем десинапсиса, что ведет к увеличению числа открытых бивалентов и унивалентов (табл. 3). В среднем всего  $13,1 \pm 3,2 \%$  (от 3,1 до 26,4 % в зависимости от растения) микроспорозитов из 436 изученных у эуплоидных растений имели  $21^{11}_3$ , а  $22,9 \pm 4,0 \%$  (от 5,6 до 46,9 %) клеток имели униваленты, причем большинство унивалентов (исключая обязательные у анеуплоидов) имели явное десинаптическое происхождение – острые края и симметричное расположение. Согласно литературным данным [15], у замещенных линий пшеницы наблюдается снижение уровня конъюгации преимущественно у ржаной пары хромосом. Возможно, анеуплоидное растение с высоким уровнем конъюгации (табл. 3) имеет ржаную хромосому

в качестве унивалента, в то время как остальные хромосомы конъюгируют практически нормально. Следствием образования унивалентов в МI мейоза является анеуплоидия, причем, как следует из данных табл. 3, причиной ее являются как анеуплоиды, так и эуплоидные растения.

Изучение агрономических и морфологических количественных признаков показало, что линии Н273 и Н274 имеют укороченный эпикотиль (первое корневидное междоузлие) по сравнению со старыми сортами озимой пшеницы (исходная форма Г237 и рекордсмен по зимостойкости Од16) и практически находятся на уровне современных морозостойких сортов – Альбатрос одесский и Од267. Это обеспечивает заглубление узла кушения на 10–15 мм по сравнению с глубиной его закладки у старых сортов. Согласно литературным данным [20], генотипы с укороченным эпикотилем лучше переносят воздействие неблагоприятных условий зимовки при одинаковой, а может быть даже несколько меньшей физиологической морозостойкости. В нашем исследовании это проявилось в увеличении интенсивности отраста-

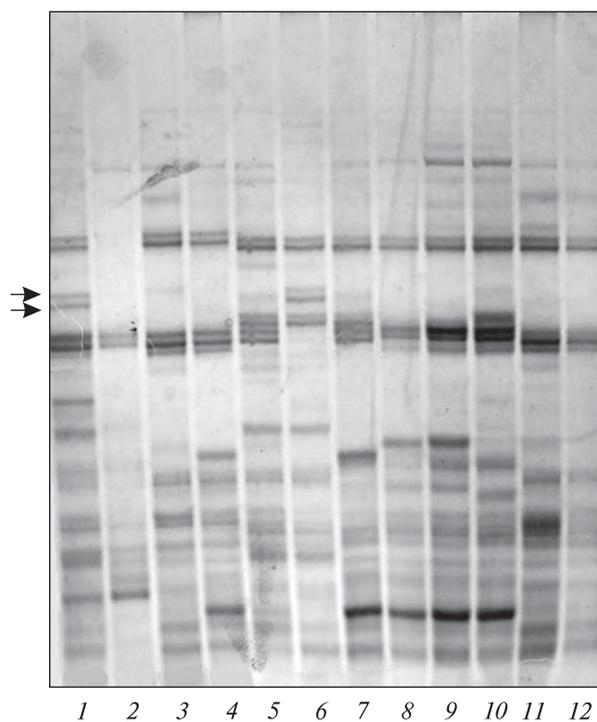
Таблица 3

Характер конъюгации хромосом на стадии МI мейоза

Линия	Изучено		2n	В среднем на клетку $\bar{x} \pm t_{0,05} S_x$						
	растений	клеток		I	II			III	ТХА	$\phi$
					открытых	закрытых	всего			
Од267	8	315	42	$0,3 \pm 0,1$ (0–4)	$1,7 \pm 0,2$ (0–7)	$19,1 \pm 0,2$ (13–21)	$20,8 \pm 0,1$ (19–21)	0	$40,0 \pm 0,2$ (33–42)	$2,759 \pm 0,025$ (2,179–3,142)
Н273	8	236	42	$0,6 \pm 0,1$ (0–6)	$2,1 \pm 0,2$ (0–7)	$18,6 \pm 0,2$ (12–21)	$20,7 \pm 0,1$ (18–21)	$0,004 \pm 0,008$ (0–1)	$39,3 \pm 0,3$ (31–42)	$2,692 \pm 0,032$ (2,067–3,142)
	2	64	41	$1,2 \pm 0,2$ (1–5)	$2,2 \pm 0,3$ (0–6)	$17,7 \pm 0,4$ (14–20)	$19,9 \pm 0,1$ (18–20)	0	$37,6 \pm 0,4$ (34–40)	$2,684 \pm 0,047$ (2,346–3,142)
Н274	6	200	42	$0,5 \pm 0,1$ (0–4)	$2,6 \pm 0,3$ (0–9)	$18,1 \pm 0,3$ (12–21)	$20,8 \pm 0,1$ (19–21)	0	$38,9 \pm 0,3$ (33–42)	$2,644 \pm 0,017$ (2,179–3,142)
	1 <sub>h</sub>	35	41	$1,1 \pm 0,1$ (1–3)	$1,1 \pm 0,5$ (0–6)	$18,8 \pm 0,5$ (14–20)	$20,0 \pm 0,1$ (19–20)	0	$38,8 \pm 0,5$ (34–40)	$2,888 \pm 0,085$ (2,346–3,142)
	1 <sub>l</sub>	32	41	$1,3 \pm 0,2$ (1–3)	$3,0 \pm 0,7$ (0–8)	$16,8 \pm 0,8$ (12–20)	$19,8 \pm 0,2$ (18–20)	$0,06 \pm 0,09$ (0–1)	$36,7 \pm 0,7$ (32–40)	$2,595 \pm 0,078$ (2,214–3,142)
	1*	32	41	$3,5 \pm 0,3$ (3–5)	$2,1 \pm 0,5$ (0–4)	$16,5 \pm 0,5$ (13–19)	$18,6 \pm 0,2$ (17–19)	$0,06 \pm 0,09$ (0–1)	$35,3 \pm 0,5$ (32–38)	$2,627 \pm 0,064$ (2,324–3,142)

Примечание. ТХА – точки хромосомной ассоциации;  $\phi$  – преобразованное с целью нормирования отношение выявленного числа ТХА к максимально возможному [6]. Нижние индексы указывают уровень конъюгации: h (high) – высокий, l (low) – низкий; \* Растение 436–2/04 с высшей ассоциацией  $19^{11}_3 + 3^1$ . В скобках указан размах вариации.

ния после проморозки весной (табл. 4), однако что касается дополнительного кущения весной, линии никак не проявили себя. По ДК, ВР, МЗК, КПС и урожайности в благоприятные годы (2002 и 2005 гг.) линии подобны современным сортам, хотя по урожайности и уступают стандарту (табл. 4). В неблагоприятный год (крайне суровые условия зимы 2002/2003 гг., сильная засуха весной 2003 г.) линии ведут себя подобно лучшему по устойчивости к абиотическим факторам старому сорту Од16, превосходят по урожайности Г237, но уступают современному высокоадаптивному сорту Од267. При этом линия Н273 при низкой МЗК проявляет тенденцию к более высокой урожайности за счет КПС в неблагоприятный год, а линия Н274 – в благоприятные. У линии Н273 также отмечена тенденция к более высокой кустистости осенью, а у Н274 – весной. В це-



**Рис. 3.** Электрофореграммы спектров запасных белков – глютелинов пшеницы: 1 – АД825; 2 – Черномор; 3 – E200/97–2-B; 4 – E217/97-B; 5 – H242/97–2-B; 6 – H274/97; стандарты: 7 – Альбатрос одесский; 8 – Селянка; 9 – Куяльник; 10 – Glenlea; 11 – Веселка; 12 – Перлына Лисостепу. Стрелками указаны высокомолекулярные компоненты секалинового локуса *Sec-3* ржи ВСХИ (треки 1 и 6)

лом, линии кустились слабо, в то время как зимостойкие сорта Г237, Од16 и Од267 обнаружили выраженную тенденцию к сильному осеннему кущению.

В отношении морозо- и зимостойкости материал дифференцировался следующим образом (табл. 5). Как и ожидалось, Обрий всегда был наименее морозо- или зимостойким, а Од16 – наиболее. Линии отличались высокой морозостойкостью и превосходили Г237, однако различались между собой в зависимости от метода и срока промораживания. Морозостойкость проростков линии Н274 была на уровне сорта Альбатрос одесский, а линии Н273 почти на уровне Од16, что полностью соответствует литературным данным [3], полученным аналогичным методом при  $t = -10^{\circ}\text{C}$  и  $t = -12^{\circ}\text{C}$ . При промораживании раскутившихся растений в начале и середине зимы линия Н273 показала морозостойкость на уровне Од16 и превосходила линию Н274, морозостойкость которой была на уровне Г237. В конце зимы морозостойкость обеих линий была примерно одинаковой (на уровне Од267), но меньше Од16 и больше Г237. Условия зимы 2002/2003 гг. оказались исключительно показательными для оценки зимостойкости линий (табл. 5). Оказалось, что Н274, обладающая в принципе меньшей физиологической морозостойкостью, перезимовала лучше, чем Н273. Зимостойкость последней была на уровне исходной формы, а первой – практически на уровне Од16. В благоприятные для зимовки годы разнообразие материала по морозо- и потенциальной зимостойкости почти не сказалось на результатах перезимовки вследствие недостаточной нагрузки стрессового фактора, хотя ранги линий сохранялись.

Из литературы известно [21] об успешном использовании тритикале АД825 для значительного повышения морозо-зимостойкости озимой пшеницы, однако данные о цитогенетическом или геномном анализе материала не приводились. Вместе с тем затруднительно сказать что-либо определенное о роли выявленного 1R(1B) замещения в проявлении столь высоких значений признака.

В отношении фитозаболеваний в отдельные годы отмечена устойчивость линий к мучнистой росе и умеренная восприимчивость к стеблевой

ржавчине, что, видимо, обусловлено варьированием расового состава и интенсивности естественного фона болезней. Мы склонны это связывать с присутствием ржаной хромосомы, так как взаимодействие пшеничных и ржаных хромосом часто сопровождается устойчивостью к мучнистой росе и стеблевой ржавчине [10]. Каких-либо иных эффективных генов устойчивости к исследованным болезням упомянутая

хромосома явно не содержит, что проявилось в высокой восприимчивости линий (табл. 5). При искусственном заражении *Fusarium graminearum* в лабораторных условиях линии H273 и H274 оказались также высоковосприимчивыми, соответственно – 83 и 84 % заражения, 34 и 38 % снижения энергии прорастания, 73 и 80 % снижения всхожести (Альбатрос одесский – соответственно 35, 23 и 25 %).

Таблица 4  
Количественные признаки интрогрессивных линий, родительской формы и сортов-стандартов

Генотип	ДЭ, мм	ДКВ, шт.	ДК, май	ВР, см	МЗК, г		УЗ, кг/м <sup>2</sup>		КПС, шт./м <sup>2</sup>		КПК, шт.		
					Н	Б	Н	Б	Н	Б	1	2	3
Г237	28,1	7,0	25	125	0,52	0,59	0,13	0,30	352	448	3,3	2,9	3,2
H273	16,6	4,0	18	88	0,42	1,38	0,18	0,49	408	499	2,5	2,9	2,4
H274	18,2	5,7	17	87	0,76	0,97	0,16	0,52	312	534	1,8	2,7	2,9
Обрий	22,2	11,1	15	85	0,76	1,11	0,21	0,48	28	423	2,3	2,6	2,1
Од16	24,5	5,6	23	123	0,56	0,99	0,18	0,42	408	517	3,4	3,2	2,7
Альбатрос одес.	20,4	6,5	16	84	0,80	1,52	0,09	0,55	148	479	2,8	2,6	2,2
Од267	16,1	8,3	19	98	0,79	1,10	0,22	0,51	472	422	3,2	2,7	2,5
НСР <sub>0,05</sub>	7,3	4,5	3	12	–	0,50	–	0,20	–	158	1,5	0,7	1,6

Примечание. ДЭ – длина эпикотила; ДКВ – дополнительное кущение весной; ДК – дата колошения; ВР – высота растения; МЗК – масса зерна колоса; УЗ – урожайность; КПС – количество продуктивных стеблей; КПК – общая кустистость (1 – осенью, 2 – зимой, 3 – весной). Н – данные за неблагоприятный 2003 г.; Б – усредненные данные за благоприятные 2002 и 2005 гг.

Таблица 5  
Морозо-зимостойкость и устойчивость к болезням интрогрессивных линий, родительской формы и сортов-стандартов

Генотип	КПО, %		Морозостойкость, %				Зимостой- кость, %		Pm	Lr	Sr	Stb	BYDV
	2	3	Пр.	1	2	3	Н	Б					
Г237	27,2	11,1	25	85	87	53	59	96	4–6*	1–5	2	2–5	2–4
H273	33,4	27,7	72	91	100	73	60	92	4–8	1–5	3–4	3–6	4–5
H274	20,5	38,1	63	86	88	78	71	100	4–8	1–5	3–4	3–6	3–5
Обрий	38,3	31,7	9	77	92	35	4	98	3–4	1–5	2–8	2–6	2–5
Од16	21,5	16,0	79	100	98	99	72	99	4–5	2–4	2	4–7	4–5
Альбатрос одес.	30,0	54,9	63	88	92	62	45	98	3–5	2–7	3–4	3–7	4–7
Од267	22,5	24,3	44	89	92	80	69	98	3–5	1–4	1–5	4–7	4–8
НСР <sub>0,05</sub>	20,1	19,3	19	17	10	48	16	5					

Примечание. КПО – отросшие побеги (2 – зимой, 3 – весной); Пр. – проростки при –11 °С, 1, 2, 3 – раскутившиеся растения в начале, середине и конце зимы соответственно; Pm – мучнистая роса; Lr – листовая ржавчина; Sr – стеблевая ржавчина; Stb – септориоз; BYDV – вирус желтой карликовости ячменя; Н – данные за неблагоприятный 2003 г.; Б – усредненные данные за благоприятные 2002 и 2005 гг. \*Указаны минимальные баллы устойчивости в соответствующие годы.

Несмотря на весьма высокие показатели устойчивости к неблагоприятным факторам зимовки, скороспелость, выровненность, короткостебельность, а также приемлемую урожайность, возможность практического использования линий крайне сомнительна. С одной стороны, имеющаяся в материале анеуплоидия всегда неблагоприятно скажется на его фертильности и стабильности, с другой – присутствие ржаных белков локусов *Sec1* и *Sec3* катастрофически снижает качество муки у генотипов, их содержащих [16].

Возможно, подобные линии могут иметь значение как исходный материал для селекции сортов кормового назначения. Во всяком случае представляется целесообразным провести отбор эуплоидных растений в линии Н274 для ее стабилизации.

**Выводы.** У линий Н273/97 и Н274/97 хромосома 1R ржи ВСХИ, переданная через посредничество тритикале АД825, замещает хромосому 1В пшеницы. Эта хромосома плохо конъюгирует с гомологичной хромосомой ржи Харьковская 60 в М1 мейоза пшенично-ржаных гибридов F<sub>1</sub>. Линии обладают низким уровнем конъюгации и формируют анеуплоиды. У линии Н274/97 процент анеуплоидии гораздо выше, чем у линии Н273/97. Присутствие 1R хромосомы в кариотипе линий маркируется оригинальными секалиновыми компонентами блоков *Sec1* (в спектре глиадинов) и *Sec3* (в спектре глютеенинов). Линии отличаются скороспелостью, короткостебельностью, высокой морозо-зимостойкостью и урожайностью. Линия Н273/97 обладает большей физиологической морозостойкостью, а линия Н274/97 – более зимостойкая. В отдельные годы линии проявляют устойчивость к мучнистой росе и умеренную восприимчивость к стеблевой ржавчине, но сильно поражаются листовой ржавчиной, септориозом, ВЖКЯ и фузариозом колоса.

*I.I. Motsnyy, V.I. Fayt, E.M. Blagodarova*

#### IDENTIFICATION AND CHARACTERISTICS OF THE 1R (1B) BREAD WHEAT SUBSTITUTION STOCKS

The 1R (1B) chromosome substitution has been identified at two introgression bread wheat stocks derived from the cross between an octoploid triticale and durum wheat. The substitution is marked by original alleles of the secaline coding loci *Sec1* and *Sec2*. At rather low level of chromo-

some pairing, high winter-hardiness and frost resistance, and yield productivity both in favorable and in unfavorable years the stocks are differentiated for these traits.

*I.I. Motsnyy, V.I. Fayt, O.M. Blagodarova*

#### ІДЕНТИФІКАЦІЯ І ХАРАКТЕРИСТИКА 1R(1B) ЗАМІЩЕНИХ ЛІНІЙ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ

Ідентифіковано 1R(1B) хромосомне заміщення у двох інтрогресивних ліній м'якої пшениці, одержаних внаслідок гібридизації октоплоїдного тритикале з твердою пшеницею. Заміщення маркується оригінальними алелями секалін-кодуєчих локусів *Sec1* і *Sec2*. При достатньо низькому рівні кон'югації, високій зимо-морозостійкості і врожайності як в несприятливі, так і в сприятливі роки лінії диференціюються за вказаними ознаками.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Mujeeb-Kazi A., Asiedu R.* Wide hybridization – potential of alien genetic transfers for *Triticum aestivum* improvement // *Biotechnology in Agriculture and Forestry*. Vol. 13. Wheat / Ed. Y.P.S. Bajaj. – 1990. – P. 111–127.
2. *Терновская Т.К.* Перестройка генома мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) для генетического анализа и интрогрессии генов : Дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.15. – Киев, 1999. – 417 с.
3. *Моцний И.И., Лыфенко С.Ф., Коваль Т.Н.* Наследование морозо-зимостойкости отдаленными гибридами пшеницы с амфиплоидами // *Цитология и генетика*. – 2000. – 34, № 6. – С. 9–20.
4. *Паушева Э.П.* Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1980. – 304 с.
5. *Жиров Е.Г., Терновская Т.К.* Анализ конъюгации хромосом у гибридов пшеницы в связи с происхождением ее геномов. Триплоидные гибриды // *Генетика*. – 1993. – 29, № 1. – С. 135–143.
6. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. – М.: Высш. шк., 1973. – 343 с.
7. *Попереля Ф.О.* Три основні генетичні системи якості зерна озимої м'якої пшениці // Реалізація потенційних можливостей сортів та гібридів селекційно-генетичного інституту в умовах України: Зб. наук. пр. СГІ. – Одеса, 1996. – С. 117–132.
8. *Мусич В.Н., Нагуляк О.И.* Использование искусственного климата при селекции озимой пшеницы на морозостойкость // Системы интенсивного культивирования растений. – Л., 1987. – С. 118–125.
9. *Полтарев Е.М.* Оценка растений озимых культур на зимо- и морозостойкость методом промораживания растений в пучках // Методы определения морозо- и зимостойкости озимых культур. – М., 1969. – С. 16.
10. *Бабаянц Л.Т., Мештерхази А., Ветхер Ф. и др.* Ме-

- тоды селекції и оцнки устійности пшеницы и ячменя к болезням в странах-членах СЭВ. — Прага, 1988. — 321 с.
11. *Morris E.P., Sirc Э.Р.* Цитогенетика пшеницы и родственных форм // Пшеница и ее улучшение. — М.: Колос, 1970. — С. 33–110.
  12. *Dvorak J.* Effect of rye on homoeologous chromosome pairing in wheat × rye hybrids // *Can. J. Genet. Cytol.* — 1977. — **19**, № 4. — P. 549–556.
  13. *Сечняк А.Л., Прокопович Е.Л., Симоненко Л.К. и др.* Влияние чужеродных геномов на диплоидизирующую систему пшеницы // *Цитология и генетика.* — 2000. — **34**, № 3. — С. 28–33.
  14. *Бадаев Н.С., Бадаева Е.Д., Максимов Н.Г. и др.* Изменение хромосом ржи в кариотипе тритикале // *Докл. АН СССР.* — 1982. — **267**, № 4. — С. 953–956.
  15. *Orellana J., Cermeno M.C., Lacadena J.R.* Meiotic pairing in wheat-rye addition and substitution lines // *Can. J. Genet. Cytol.* — 1984. — **26**, № 1. — P. 25–33.
  16. *Рибалка О., Литвиненко М., Червоніс М. та ін.* По-ставимо останню крапку в дискусії навколо тритикале сорту Житниця // *Зерно і хліб.* — 2007. — № 2 (46). — С. 35–37.
  17. *Попереля Ф.А., Созинов А.А.* Биохимическая генетика глиадина и селекция пшеницы // *Тр. ВАСХНИЛ.* — 1978. — С. 65–70.
  18. *Собко Т.О., Попереля Ф.О.* Частота, з якою зустрічаються алелі гліадинкодуєчих локусів у сортів м'якої озимої пшениці // *Вісн. с.-г. науки.* — 1986. — № 5. — С. 84–87.
  19. *Козуб Н.О., Созінов І.О., Колочий В.Т. та ін.* Ідентифікація 1AL/1RS транслокації у сортів м'якої пшениці української селекції // *Цитология и генетика.* — 2005. — **39**, № 4. — С. 20–24.
  20. *Лыфенко С.Ф.* Полукарликовые сорта озимой пшеницы. — Киев : Урожай, 1987. — 192 с.
  21. *Шульдин А.Ф.* Повышение зимостойкости озимой пшеницы. Использование в гибридизации пшенично-ржаных амфиплоидов // *Вестн. с.-х. науки.* — 1971. — № 8 (188). — С. 41–46.

Поступила 12.05.08