

УДК 575.12 :576.312.32 :633.17

І. І. МОЦНИЙ¹, к. б. н., пров. наук. співроб.,
І. С. ПЕТРОВА², студентка,
С. В. ЧЕБОТАР^{1,2}, д. б. н., пров. наук. співроб., зав. каф.,

¹СГІ–НЦНС, Одеса,

^{1,2}ОНУ ім. І. І. Мечникова, Одеса

E-mail: motsnuyii@gmail.com

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИТОЛОГІЧНОЇ СТАБІЛЬНОСТІ ТА АГРОНОМІЧНИХ ОЗНАК ДИСОМНО-ДОПОВНЕНОЇ ЛІНІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ

Якдисомнедоповнення до каріотипу сорту Обрій хромосома *Elymus sibiricus*, що детермінує ознаки стійкості до листової іржі і опущення листової пластинки, переважно негативно впливала на рівень кон'югації гомологічних хромосом, фертильність та низку біологічних ознак: висота рослини, довжина стебла, кількість колосків з головного колоса, кількість стерильних колосків, щільність колоса. Проте присутня доповнена хромосома асоціювалась з більш високою МТЗ та вмістом білка.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., *Elymus sibiricus* L., *Elytricum fertile*, доповнена лінія, кількісні ознаки, дисперсійний аналіз.

Вступ. Проблема реконструкції геному м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. з метою його збагачення здавна привертає увагу багатьох дослідників. Традиційно одним із засобів передачі генетичної інформації від виду до виду є інтрогресивна гібридизація, яка дозволяє розширити генетичне різноманіття пшениці, що містить нові дефіцитні ознаки видів [1], наприклад, стосовно стійкості до хвороб [2; 3]. Однак для більшості співродичів пшениці необхідно застосовувати спеціальні прийоми для переведення чужинного генетичного матеріалу в форму, доступну для ініціації рекомбінаційних процесів [4]. Один із них — це використання як мостових форм синтетичних амфіплоїдів [5], що створені схрещуванням різних видів пшениці з дикорослими видами родів *Aegilops*, *Secale*, *Agropyron*, *Elymus* та ін.

Оскільки амфіплоїди безпосередньо не використовуються в практиці через значну кількість небажаних ознак, зумовлених, як відомо [6], взаємодією між чужинним і пшеничним геномами, можна додавати в комплемент пшениці окремі чужинні хромосоми і створювати доповнені лінії [7]. Зокрема в літературі описано успішну передачу пшениці стійкості до борошнистої роси та видів іржі від пирію шляхом доповнення хромосом [8; 9]. Такі лінії можуть слугувати об'єктом для

ідентифікації і маркування чужинних хромосом, локалізації і картування чужинних генів морфологічних ознак. Досить широко доповнені лінії використовувались для вивчення перебігу мейозу або хромосомної локалізації чужинних ознак з простим характером успадкування [4; 7]. Проте виявлення ефектів чужинних хромосом на кількісні ознаки у досліджуваних зразків порівняно небагато, зокрема, наприклад, на доповнених лініях від *Agropyron elongatum* [10], *Aegilops ventricosa* [11] чи *Ae. longissima* [12]. Успішність же практичного використання доповнених ліній дуже обмежена і залежить від їхньої цитологічної стабільності, фертильності та відсутності негативного впливу доповненої хромосоми на господарсько цінні ознаки (якість зерна, структура врожаю) [13].

Мета роботи — дослідження цитологічної стабільності, фертильності та комплексу агрономічних ознак у дисомно-доповненої лінії пшеници, що несе чужинні гени стійкості до листової іржі та опущення листової пластинки, порівняно з аналогічними ознаками рекурентного сорту за 2013–2015 роки для визначення практичного значення чужинної хромосоми та її ефектів на кількісні ознаки.

Матеріал та методи дослідження. Оскільки вид *Elymus sibiricus* L. (пирійник сибірський) філогенетично віддалений, для подолання його несумісності з пшеницею використано неповний пшенично-елімусний амфіплоїд *Elytricum fertile* (*T. aestivum* L. ($2n = 42$; AABBD \ddot{D}) / *E. sibiricus* L. ($2n = 28$; S t S t HH)), люб'язно наданий нам д-ром R. Franke (Institute of Breeding Research, Quedlinburg, Germany) в колекцію відділу загальної та молекулярної генетики СГІ–НЦНС (м. Одеса). Методом геномної *in situ* гібридизації (GISH) д-ром Г. Федаком (Канада) виявлена геномна формула амфіплоїда — $2n=8x=56$, AABBD \ddot{D} S t S t , тобто 42 хромосоми пшеници і 14 інтактних хромосом S t геному пирійника [G. Fedak, 2000, особисте повідомлення]. Як материнський та, в подальшому, рекурентний компонент для схрещувань використовували чисту лінію, створену методом індивідуального добору з багатолінійного сорту Обрій. Насичування проводилось від індивідуальної рослини 27–94 (BC₁ Обрій/*Elytricum fertile*//Обрій) з максимальним проявом чужинних ознак стійкості до листової іржі і сильного опущення горішньої поверхні листової пластинки. У результаті серії насичуваних схрещувань до BC₈, що здійснювалися під цитологічним, фітопатологічним і фенотиповим контролем, була створена дисомно-доповнена лінія пшеници О27–2 ($2n=44$) з маркерними ознаками [14]. Крім того, в потомстві цієї ж самої вихідної рослини (27–94) була відбрана відповідна контрольна лінія (K27) того ж самого ступеня насичування (BC₈), але без чужинної хромосоми ($2n=42$).

Цитологічні спостереження проводились у період 2013–2015 рр. Для дослідження мейозу матеріал фіксували у розчині Карнуга (6:3:1)

та забарвлювали 2 %-м розчином ацетокарміну після попередньої обробки 4 % залізо-амонійними галунами [15]. Вивчення хромосом і облік порушень регулярності мейозу виконували на тимчасових давлених препаратах. З кожного зразка дослідили від 7 до 19 рослин і не менш ніж 25 чітких метафазних пластинок на стадії (MI) та 100–600 діад і тетрад на рослину. Для зіставлення числа порушень в MI із загальною кількістю порушень мейозу та оцінки корелятивних зв'язків між цитологічними ознаками облік метафаз, діад і тетрад проводили в одній рослині.

Для зіставлення результатів спостережень, одержаних на матеріалі з різним числом хромосом, застосовували інтегральні показники. При цьому число точок хромосомної асоціації (TXA) на материнську клітину пилку (МКП) визначали з розрахунку, що кожне поєднання двох пліч хромосом відповідає одній TXA. Аналіз даних виконували після відповідних перетворень з метою нормування відношення виявленого числа TXA до максимально можливого (C) в допоміжну величину φ Фішера за формулою $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{C}$ [16].

Вважається, що ця величина має близький до нормальногорозподіл і, отже, підлягає застосуванню параметричних методів статистичної обробки даних [17]. Крім φ , детальному дослідженню підлягали: 1) число унівалентів на МКП — ознака, що безпосередньо призводить до анеуплоїдії; 2) процент нормальних діад і тетрад (мейотичний індекс); 3) число мікроядер на діаду або тетраду — ознаки, що були критеріями мейотичної стабільності в цілому.

Польові спостереження зазначені ліній здійснювали протягом 2013–2015 рр. Матеріал висівали ручною саджалкою 2-рядковими ділянками широкорядним способом за типом селекційного розсадника на дослідній ділянці відділу загальної та молекулярної генетики СГІ–НЦНС. Довжина рядка 1,1 м з міжряддям 30 см і відстанню між рослинами 10 см. Агротехніка загальноприйнята для насінницьких посівів Півдня України, попередник — чорний пар, ранньовесняне підживлення по таломерзлому ґрунту — аміачна селітра (N 30 кг/га д. р.). Догляд за посівами та збирання врожаю — вручну, а отримані рослини використали при проведенні структурного аналізу.

Під час дослідження визначали наступні ознаки: «дата колосіння» (ДК, дні з першого травня), «висота рослини» (ВР, см), «довжина стебла» (ДС, см), «довжина головного колоса» (ДГК, см), «продуктивне кущення різних ярусів» (ПК₁, ПК₂, ПК₃, шт.) та «загальне продуктивне кущення» (ПК, шт.), «кількість колосків у головному колосі» (ККК, шт.), «кількість фертильних колосків» (КФК, шт.), «кількість стерильних колосків» (КСК, шт.), «кількість зерен у головному колосі» (ЗК, шт.), «маса зерна з головного колоса» (МЗК, г), «кількість зерен з підгонів» (ЗП, шт.), «маса зерна з підгонів» (МЗП, г), «кількість зерен з рослини» (ЗР, шт.), «маса зерен з рослини» (МЗР, г), «кількість

зерен з колоска» (ЗКк, шт.), «маса тисячі зерен з головного колоса» (МТЗК, г), «щільність колоса» (ЩК). Вміст білка (Б, %) визначали за К'єльдалем на приладі Kjeltec-Auto 1030.

Для оцінки вірогідності отриманих результатів статистичну обробку їх проводили методом двофакторного дисперсійного аналізу за програмою Statistica 8. При цьому застосовувалась модель з вільними градаціями факторів «Рік» (як умови) і «Лінія». Вірогідність різниці між середніми значеннями визначали за найменшою істотною різницею (НІР) та довірчим інтервалом 95 % рівня значимості.

Результати та обговорення. Шляхом зіставляння статистичних показників щільності кон'югації гомологічних хромосом визначено вплив доповненої чужинної хромосоми на рівень кон'югації хромосом пшениці у досліджених ліній. У відповідної контрольної лінії К27 (виділеної з того ж самого схрещування, але без чужинних ознак) виявлено мінімальне, але вірогідне зниження рівня кон'югації (в середньому $\varphi=2,806\pm0,021$ на МКП) порівняно з рекурентним сортом (в середньому $\varphi=2,877\pm0,020$), яке проте ніяк не позначилося на продуктивності чи жодній іншій з досліджених ознак. Це може зумовлюватись як генетичною причиною — частковою залишковою гетерозиготністю гібридних рослин внаслідок неповного відновлення генофону рекурентного сорту, так і модифікаційною мінливістю, наприклад, як наслідком тривалої штучної ізоляції.

У дослідної лінії О27–2 було виявлено, що означена чужинна хромосома в дисомно доповненному стані вірогідно знижує рівень кон'югації гомологічних хромосом (табл. 1), що спричиняє анеупloidію, хоча і з низькою частотою (10 %). Так, серед 10 цитологічно вивчених на різних стадіях рослин лінії О27–2 виявлено 9 дисомно-доповненених ($2n=44$; $21_w^{II}+1_e^{II}$; рис. 1 а) та одну анеупloidійну рослину з доповненням пари чужинних хромосом та трисомією за однією із пшеничних хромосом ($2n=45$; $20_w^{II}+1_w^{III}+1_e^{II}$; рис. 1 б).

Зниження інтенсивності кон'югації у доповненої лінії відбувається через несприятливу взаємодію генів пшеници і елімуса шляхом десинапсису — передчасного повного або часткового розходження бівалентів. У результаті цього утворюються уніваленти (рис. 1 в) або відкриті біваленти (рис. 1 б–г), що призводить до зниження середніх значень числа ТХА/МКП порівняно з теоретично очікуваними для доповнених рослин 44 ТХА. У цілому зазначений ефект слабкий (табл. 1) і призводить до незначного збільшення кількості унівалентів (у середньому порівняно з рекурентним сортом, на $0,13\pm0,10$ на МКП) і, головним чином, частоти відкритих бівалентів (у середньому на $0,63\pm0,10$ на МКП). У той же час відмінності між контрольною (К27) та дослідною (О27–2) лініями виявляються не кожного року, що, очевидно, зумовлено модифікуючим впливом умов середовища, хоча тенденція проглядається досить чітко (рис. 2).

Таблиця 1

Цитологічна характеристика вивченого матеріалу на стадії першої метафази мейозу (в середньому на клітину)

Лінія	Число дослідженіх		Вища асоціація хромосом **	Хромосомні асоціації			φ #		
	рослин	клітин		I	II				
					відкритих	закритих			
O27-2	7	228	21 _w ^{II} +1 _e ^{II}	0,26±0,10 (0–4) **	1,75±0,20 (0–9)	20,1±0,2 (13–22)	2,770±0,029 (2,203–3,142)		
Обрій (сорт)	16	496	21 _w ^{II}	0,13±0,05 (0–4)	1,12±0,11 (0–5)	19,8±0,1 (16–21)	2,877±0,020 (2,301–3,142)		
K27 *	17	481	21 _w ^{II}	0,22±0,06 (0–4)	1,49±0,12 (0–6)	19,4±0,1 (15–21)	2,806±0,021 (2,238–3,142)		

Примітка: * К — контроль рослини відповідного ступеню насичування без чужинної хромосоми; ** — нижніми індексами w і e, відповідно, позначені пшеничні та елімусні асоціації хромосом; # φ — переутворене з метою нормування відношення виявленого числа ТХА до максимально можливого за формулою Фішера [17]; ** — у дужках показано розмах варіації.

У літературі є свідчення про порушення бівалентної кон'югації гомологічних хромосом у доповнених ліній, при цьому, в залежності від гомеологічної групи доданої чужинної хромосоми, спостерігалось від 71 до 91 % МКП з нормальнюю кон'югацією (22^{II}). В інших клітинах виявлялися уніваленти (як правило, від 2 до 4, зрідка до 10 в МКП) [13]. У нашому дослідженні уніваленти спостерігались у 11,4±4,1 % МКП, головним чином у кількості 2 на МКП (рис. 1 в). Лише 1,3±1,5 % МКП мали 4 уніваленти; клітин з більшим числом унівалентів не було. У рекурентного сорту Обрій у 93,5±1,7 % МКП спостерігався 21 бівалент (рис. 1 г).

Дослідження цитологічної стабільності ліній на стадіях діад і тетрад виявило невелике підвищення середніх значень частот мікроядер у діадах і тетрадах у лінії O27-2 порівняно з рекурентним сортом, однак ці показники, вірогідно, варіювали в залежності від індивідуальних особливостей рослин доповненої лінії (табл. 2), хоча і не залежали від умов року.

Таке формування, а в подальшому елімінація мікроядер, як відомо, призводить до виникнення анеуплоїдних гамет. У цілому частота аномальних діад (від 0,0±1,4 до 5,7±2,2 %, в залежності від рослини) і тетрад (від 2,3±1,8 до 12,8±3,1 %) була доволі низькою. Як правило, формувалось лише 1–2 (зрідка 3–4) мікроядра в діадах (рис. 1 д) і 1–3 (інколи 4–5 і максимум до 6–7) — в тетрадах (рис. 1 е). Отже, як частота, так і кількість мікроядер на стадії діад були дещо нижчі, ніж у тетрадах, частота порушень в яких слугить, як відомо, критерієм загальної мейотичної нестабільності матеріалу.

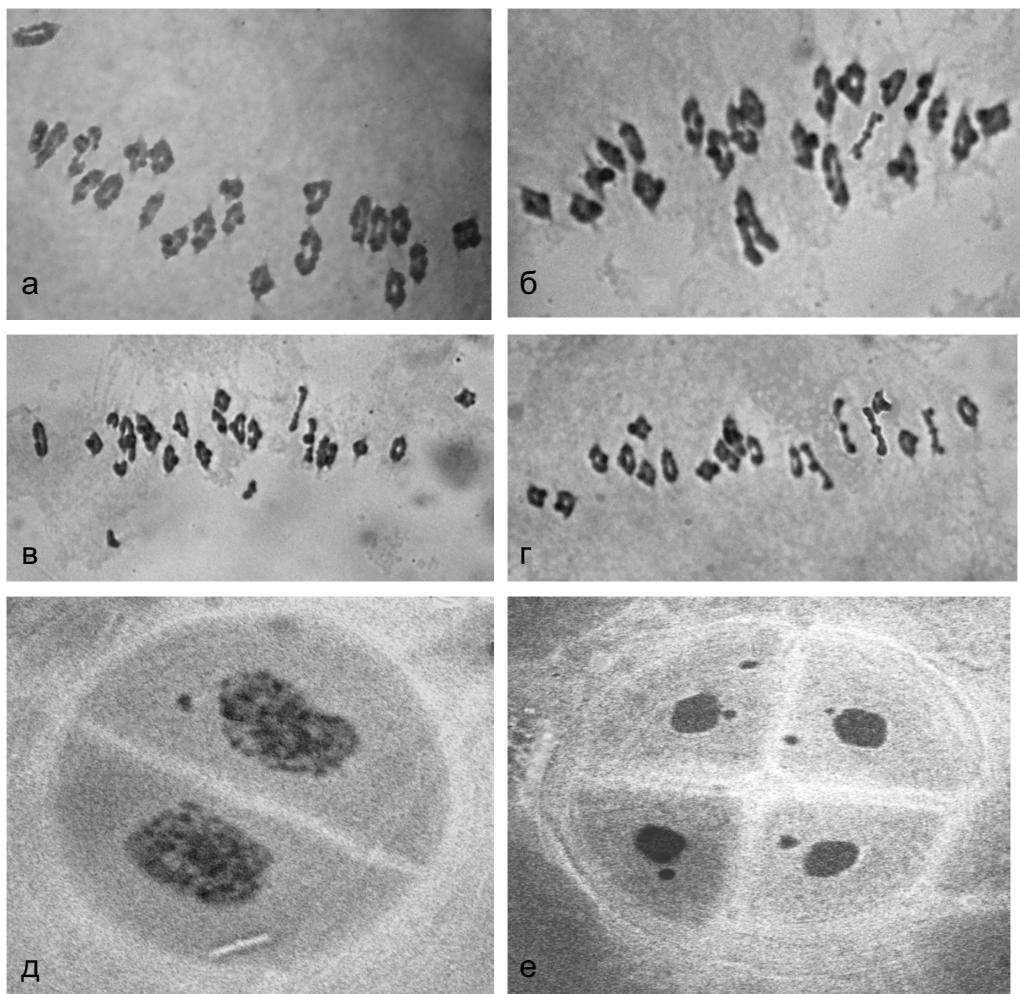


Рис. 1. Хромосомні пластинки на стадії MI, діад і тетрад мейозу у дослідженіх гіbridних та контрольних рослин (590 \times): а) дисомно-доповнена рослина з опушеннем листа та стійкістю до листової іржі ($2n=44$; $21_w^{II} + 1_e^{II}$); б) анеуплоїдна рослина з дополненням пари чужинних хромосом та трисомією за однією із пшеничних хромосом ($2n=45$; $20_w^{II} + 1_w^{III} + 1_e^{II}$); в) клітина з унівалентами ($2n=44$; $21^I + 2^I$); г) рослина сорту Обрій без чужинних ознак ($2n=42$; 21^{II}); д) діада з одним мікроядром; е) тетрада, що має 6 мікроядер

Відомо, що між щільністю кон'югації в MI та мейотичним індексом існує вірогідна позитивна кореляція [18], що вважається свідченням подальшого негативного впливу десинапсиса на весь процес мейозу. Справді, при обрахуванні всього масиву даних нами виявлена вірогідна кореляція середньої сили між рівнем кон'югації хромосом в MI (φ) з однієї сторони, та мейотичним індексом ($r=0,52$ при $p<0,05$) і середнім числом мікроядер на тетраду ($r=-0,49$ при $p<0,05$) — з другої; величина якої, в основному, відповідає як літературним даним [18], так і нашим попереднім дослідженням на тритикале [16]. Ця ко-

реляція зберігається і для сукупності даних, сформованої рослинами ліній K27 і O27-2 (при вилученні з масиву рослин сорту Обрій), однак при обчисленні сукупності, сформованої лише рослинами Обрію, зводиться нанівець (табл. 3).

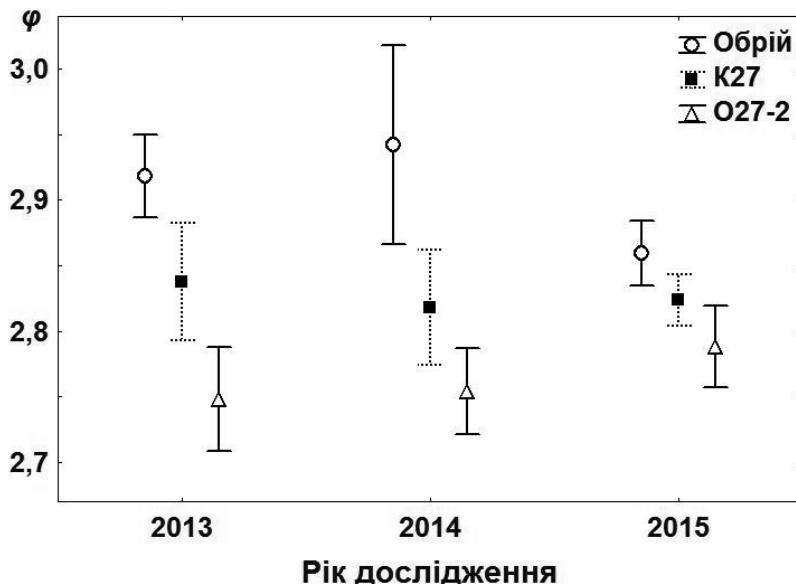


Рис. 2. Рівень кон'югації хромосом (φ) у рекурентного сорту (Обрій), контрольної (K27) та доповненої (O27-2) ліній в залежності від умов року, $\bar{x} \pm t_{0,05} S_x$

Таблиця 2

Характер порушень на стадії діад і тетрад (в середньому на клітину)

Лінія	Діади				Тетради			
	рос- лин	клі- тин	% нор- мальних діад	мікроядер на діаду	рос- лин	клі- тин	% нор- мальних тетрад	мікроядер на тетраду
O27-2	1	136	100,0±1,4	0,0	1	299	97,0±1,9	0,04±0,02
	1	103	100,0±1,9	0,0	1	459	89,3±2,8	0,19±0,06
	1	454	96,9±1,6	0,07±0,04	1	436	87,2±3,1	0,23±0,07
	1	94	96,8±3,6	0,05±0,06	1	329	91,2±3,1	0,16±0,07
	1	361	97,0±1,8	0,04±0,03	1	261	95,8±2,4	0,05±0,04
	1	232	94,8±2,9	0,07±0,04	1	299	93,6±2,7	0,14±0,07
	1	153	95,4±3,3	0,08±0,06	1	256	97,7±1,8	0,03±0,01
	1	424	94,3±2,2	0,09±0,04	1	580	96,6±1,5	0,05±0,03
Σ	8	1957	96,4±0,8	0,06±0,01	9	3498	94,9±1,1	0,09±0,02
	11	1908	98,0±0,6	0,03±0,01	19	7530	97,5±0,4	0,04±0,01
K27	7	604	97,4±1,3	0,03±0,02	8	2326	97,6±0,6	0,04±0,01

Таблиця 3

Корелятивні зв'язки між показниками кон'югації хромосом у MI, порушеннями в діадах та характеристиками загальної мейотичної нестабільності в тетрадах

Парні ознаки	Увесь масив даних (n=31)				Сукупність рослин ліній К27 і О27-2 (n=17)		Сукупність рослин сорту Обрій (n=14)	
	% нормальних діад	мікроядер на діаду	мейотичний індекс	мікроядер на тетраду	мейотичний індекс	мікроядер на тетраду	мейотичний індекс	мікроядер на тетраду
Уніваленти	-0,04	-0,09	-0,16	0,10	-0,13	0,07	0,14	-0,22
φ	0,30	-0,28	0,52*	-0,49*	0,51*	-0,44	0,10	-0,28
% нормальних діад			0,21	-0,13	0,17	-0,09	0,14	-0,10
Мікроядер на діаду			-0,26	-0,18	-0,23	0,13	-0,14	0,17

Примітка: * — вірогідно при $P<0,05$.

Виявлено також відсутність вірогідного впливу означеного десинапсиса (частоти унівалентів і φ) на аналогічні показники діад, а також відсутність кореляції між цими показниками у діад і тетрад (табл. 3). Очевидно, це спричинено відсутністю значної варіації між результативними цитологічними ознаками серед рослин сорту Обрій, а також між відповідними показниками (частота нормальних діад, число мікроядер на діаду), притаманними всій сукупності рослин на стадії діад (табл. 2). Відсутність вірогідної кореляції між частотою унівалентів і характеристиками загальної мейотичної нестабільності на стадії тетрад (табл. 3) очевидно зумовлена відносно невеликим внеском частоти унівалентів у варіацію інтегральних показників, що характеризують рівень кон'югації гомологічних хромосом (TXA/МКП перевторене в φ) в MI мейозу (табл. 1), яка визначається, головним чином, частотою відкритих бівалентів.

За допомогою двофакторного дисперсійного аналізу виявлено вірогідний вплив взаємодії факторів «Рік» х «Лінія» лише на варіацію ПК₃ у рекурентної (Обрій) та доповненої (О27-2) ліній. Вплив фактора «Лінія», за відсутності взаємодії «Рік» х «Лінія», був вірогідним стосовно варіації наступних ознак: ВР, ДС, ККК, КСК, ЗП, МТЗК, ЩК (табл. 4).

Варіація ознак ПК₃, ДС, ККК, КФК, ЗП, ВР, КСК, ЩК характеризувалася вірогідним впливом фактора «Рік». Останнє не дивно, оскільки вплив умов вирощування на кількісні ознаки практично завжди має місце в рослинництві. Слід зазначити, що частка впливу фактора «Лінія» була дещо більшою стосовно варіації ознак фертильності ліній — ЗП ($p^{in}=29\%$) та значною мірою зумовленою нею — ЗР ($p^{in}=36\%$), а

також ККК ($p^{in}=21\%$) і КСК ($p^{in}=34\%$). Значно менше міжлінійна варіація стосувалась пов'язаних між собою біологічних ознак — ВР ($p^{in}=7\%$) та ДС ($p^{in}=8\%$), значення p^{in} для варіації яких були практично однакові (табл. 5).

Таблиця 4

Результати дисперсійного аналізу, отримані при дослідженні кількісних ознак ліній, 2013–2015 рр.

Ознака	Джерело варіації, mS			
	«Рік» ($df=2$)	«Лінія» ($df=1$)	взаємодія «Рік» х «Лінія» ($df=2$)	похибка ($df=12$)
ДК	516,1***	3,0	0,3	3,0
ВР	1039,5***	161,1*	20,1	23,5
ДС	1008,0***	157,3*	14,5	19,2
ДГК	0,6	0,1	0,7	0,5
ПК ₁	0,6	0,2	0,3	0,3
ПК ₂	5,1	1,1	1,2	1,4
ПК ₃	8,7***	0,8	7,4**	0,6
ПК	24,9**	5,7	11,4	3,2
ККК	44,7**	33,9*	3,6	5,6
КФК	27,3*	17,4	2,3	5,9
КСК	2,8***	2,7***	0,3	0,1
ЗК	19,8	423,4	40,8	168,2
МЗК	0,2	0,1	0,3	0,3
ЗП	30012,0*	45824,0*	9354,0	7248,0
МЗП	26,2	21,3	19,0	8,0
ЗР	29843,0	55057,0*	10435,0	8932,0
МЗР	23,5	24,8	23,2	10,8
ЗКк	1,0	0,2	0,1	0,1
МТЗК	18,2	47,8*	19,0	9,5
ЩК	46,4***	36,1**	1,7	2,7

Примітка: * — вірогідно при $p<0,05$; ** — вірогідно при $p<0,01$; *** — вірогідно при $p<0,001$.

За даними структурного аналізу, у доповненої лінії О27–2 в порівнянні з рекурентним сортом Обрій в широкорядному посіві простежується значне, а в окремих випадках і вірогідне зниження фертильності, а також показників наступних агрономічних ознак: ВР, ДС, ПК₁, ПК, ККК, КФК, КСК, ЗК, ЗП, МЗП, ЗР, МЗР, ЩК (табл. 5, рис. 3 а). Відсутність вірогідності різниці за такими ознаками, як ПК, ЗК, МЗП та МЗР, де відмінності між лініями були досить величими (табл. 5), можливо, пояснюється значною похибкою досліду ($P>5\%$). Яка, своєю чергою, могла бути зумовлена сильним та різноспрямованим впливом неконтрольованих чинників довкілля, в якому вирощувався матеріал (табл. 4). Не виявлено будь-якого впливу чужинної хромосоми на ДК, ДГК, ПК₂, ПК₃, МЗК та ЗКк. Значення МТЗК та вмісту білка, однак, було вищим у лінії О27–2 (табл. 5, рис. 3 б). Таке суттєве зниження показ-

ників переважної більшості кількісних ознак у доповненої лінії О27–2, очевидно, є результатом впливу хромосоми *E. sibiricus* у комплементі даного сорту, як і негативним впливом хромосомного дисбалансу на досліджені ознаки. Ця негативна дія інтактних чужинних хромосом у вигляді дисомних доповнень на кількісні ознаки та елементи продуктивності пшениці описана і в літературі [10–13].

Таблиця 5

Середні значення кількісних ознак досліджених ліній, 2013–2015 рр.

Ознака	Лінія		$HIP_{0,05}$	$P, \%$	$p^{in}, \%$
	Обрій	О27–2			
ДК	11,0	10,2	–	17,6	–
ВР	68,3	62,3	5,0	4,4	7
ДС	59,6	53,7	4,5	5,0	8
ДГК	8,7	8,6	–	2,0	–
ПК ₁	1,6	0,5	–	8,7	–
ПК ₂	3,3	2,8	–	10,1	–
ПК ₃	2,9	2,5	–	13,2	–
ПК	7,8	6,7	–	8,4	–
ККК	20,2	14,4	2,4	4,3	21
КФК	18,9	16,9	–	3,9	–
КСК	1,3	0,5	0,4	20,0	34
ЗК	59,2	49,5	–	5,3	–
МЗК	1,9	1,7	–	7,3	–
ЗП	293,2	192,3	87,4	10,8	29
МЗП	8,1	5,9	–	11,8	–
ЗР	352,4	241,8	97,1	9,5	36
МЗР	9,9	7,6	–	10,3	–
ЗКк	3,1	2,9	–	3,4	–
МТЗК	31,1	34,4	3,2	2,7	25
ЩК	21,8	19,0	1,7	3,5	28
Б, %	13,9	15,0	–	–	–

Примітка: P — похибка досліду; p^{in} — доля впливу фактора «Лінія».

Також слід мати на увазі, що використання доповнених ліній для аналізу тих чи інших кількісних ознак пов’язано з впливом на ці ознаки екстрадози генетичного матеріалу, яка може перекривати ефекти досліджуваних чужинних генів [19]. Більше того, оскільки доповненні лінії з чужинними ознаками зазвичай мають нижчу фертильність, ніж їхні еуплоїдні сорти-реципієнти (табл. 5), визначений ефект екстра хромосоми на досліджену ознакою може спричинятися взаємодією (генетичною чи фізіологічною) з іншою залежністю від фертильності ознакою. У нашому випадку це прямо стосується вмісту білка та МТЗК і опосередковано МЗП та МЗР, які, незважаючи на відносно низьку фертильність доповненої лінії, нівелюються підвищеними значеннями МТЗ. Аналогічний вплив на вміст білка та масу зерна в

широкорядному посіві описаний для низькофертильних доповнених ліній з хромосомами від *Ae. longissima* [20].

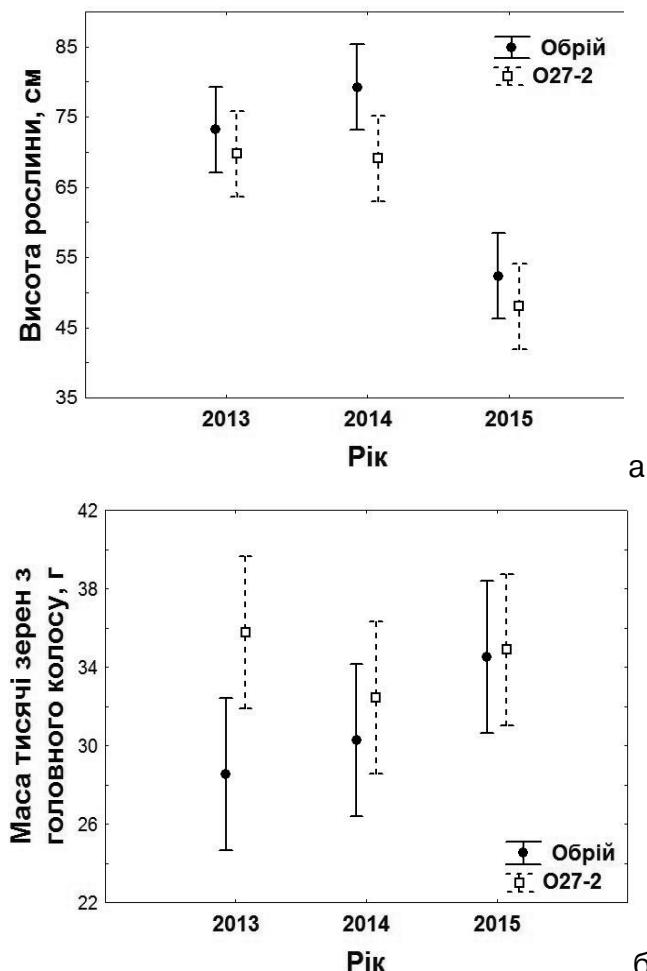


Рис. 3. Залежність ознак: (а) висота рослини, (б) маса тисячі зерен з головного колоса від генотипу та умов року при відсутності взаємодії факторів «Лінія» х «Рік» у досліджених ліній

Проте за даними 2014–2015 років дослідження, лінія O27-2 характеризувалася більш високими показниками ознак ЗК, МЗК, МТЗ, ЩК у порівнянні з амфіплоїдом *Elytricum fertile* (не показано). Тобто хромосомний дисбаланс, викликаний доповненням до каріотипу пшениці лише однієї пари чужинних хромосом, не такий значний, як геномний дисбаланс, зумовлений присутністю цілого *S^t* геному.

Фітопатологічна оцінка матеріалу, виконана в нашому попередньому дослідженні [21], показала, що на стадії дорослих рослин означені лінії характеризувалися однаково високою сприйнятливістю до борошнистої роси, жовтої та стеблової іржі, септоріозу і ВЖКЯ. Однак лінія O27-2 вирізнялася високою стійкістю до листової іржі (7–8

балів за роки дослідження), водночас рослини рекурентного сорту були доволі сильно уражені (1–3 бали).

Висновки. Отже, присутність, як дисомного доповнення, хромосоми S^t геному *E. sibiricus*, яка несе чужинні гени, що детермінують ознаки стійкості до листової іржі і опущення листової пластиинки в генетичному середовищі сорту Обрій, негативно впливає на щільність кон'югації гомологічних хромосом пшениці і спричиняє анеуплоїдію, хоча і з низькою частотою. Означений вплив слабкий, стосується, головним чином, частоти відкритих бівалентів і спричиняє вірогідне підвищення середніх значень частот мікроядер у діадах і тетрадах.

Означена хромосома також негативно впливала на низку агрономічних ознак: висота рослини, довжина стебла, кількість колосків з головного колоса, кількість стерильних (крайніх недорозвинутих) колосків, кількість зерен з підгонів та рослини, щільність колоса, однак асоціювалась з більш високими значеннями вмісту білка та маси тисячі зерен з головного колоса. Вивчена доповнена лінія не може використовуватися безпосередньо в селекції пшениці м'якої озимої. Проте у порівнянні з впливом цілого чужинного геному присутність лише однієї доповненої хромосоми асоціювалась з більшою кількістю та масою зерен з колоса, масою тисячі зерен та щільністю колоса.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Jiang J. Recent advances in alien gene transfer in wheat / J. Jiang, B. Friebel, B. S. Gill // Euphytica. — 1994. — Vol. 73, № 2. — P. 199–212.
2. Dundas I. S. New sources of rust resistance from alien species: meliorating linked defects and discovery / I. S. Dundas, D. R. Anugrahwati, D. C. Verlin [et al.] // Australian J. Agr. Res. — 2007. — Vol. 58, № 6. — P. 545–549.
3. McIntosh R. A. Alien sources of disease resistance in bread wheat's / R. A. McIntosh // Cytoplasmic eng wheat. nuclear organ genomes wheat species: Dr. H. Kihara Memorial Int. Symp. / T. Sasakuma, T. Kinoshita (eds): proc. — Yokohama (Japan): Kihara institute for biological research, Yokohama city university, 1991. — P. 320–322.
4. Моррис Е. Р. Цитогенетика пшеницы и родственных форм / Е. Р. Моррис, Э. Р. Сирс // Пшеница и ее улучшение / под ред. М. М. Якубцинера, Н. П. Кузьминой, Л. Н. Любарского. — М.: Колос, 1970. — С. 33–102.
5. Рибалка О. І. Генетичне поліпшення якості пшениці : автореф. дис. ... д-ра біол. наук / О. І. Рибалка. — Одеса, 2009. — 44 с.
6. Riley R. The evaluation of synthetic species / R. Riley, G. D. H. Bell // Proc. 1st Int. Wheat Genet. Symp. — Winnipeg, 1959. — P. 161–180.
7. Голубовская И. Н. Цитология отдаленных гибридов пшеницы и перспективы их использования в селекции / И. Н. Голубовская // Цитогенетика пшеницы и ее гибридов / под ред. П. М. Жуковского, В. В. Хвостовой. — М.: Наука, 1971. — С. 243–286.
8. Синиговец М. Е. Перенесение устойчивости к ржавчине от пырея в пшеницу путем добавления и замещения хромосом / М. Е. Синиговец // Генетика. — 1976. — Т. 12, № 9. — С. 13–21.

9. Qi X. L. Cytogenetic and molecular identification of a new wheat-*Thinopyrum intermedium* addition line with resistance to powdery mildew / X. L. Qi, X. F. Li, F. He, L. Q. Hu [et al.] // Cereal Research Communications. — 2015. — Vol. 43, № 3. — P. 353–363.
10. Dvorak J. Effects of additions and substitutions of *Agropyron elongatum* chromosomes on quantitative characters in wheat / J. Dvorak, F. W. Sosulski // Can. J. Genet. Cytol. — 1974. — Vol. 16, № 3. — P. 627–637.
11. Dosba F. Extraction, identification and utilization of the addition lines *T. aestivum* – Ae. *ventricosa* / F. Dosba, G. Doussinault, R. Rivoal // Proc. 5th Int. Wheat Genet. Symp. — New Delhi, 1978. — P. 332–337.
12. Levy A. A. The effect of additions of *Aegilops longissima* chromosomes on grain protein in common wheat / A. A. Levy, G. Galili, M. Feldman // Theor. Appl. Genet. — 1985. — Vol. 69, № 4. — P. 429–435.
13. Riley R. The meiotic behaviour, fertility and stability of wheat-rye chromosome addition line / R. Riley // Heredity. — 1960. — Vol. 14, № 1–2. — P. 89–100.
14. Моцний І. І. Створення доповненої лінії пшениці з хромосомою від *Elymus sibiricus* / І. І. Моцний // Селекція та генетика сільськогосподарських рослин: традиції та перспективи: міжнар. наук. конф. до 100-річчя СГІ–НЦНС, 17–19 жовтня 2012 р.: тези. — Одеса, 2012. — С. 175–176.
15. Паушева Э. П. Практикум по цитологии растений / Э. П. Паушева. — М.: Колос, 1980. — 304 с.
16. Моцний І. І. Цитогенетична характеристика нових зразків озимого тритикале з підвищеними адаптивними властивостями / І. І. Моцний, О. І. Рибалка, Д. В. Аксельруд // Зб. наук. праць СГІ — НАЦ НАІС. — Одеса, 2007. — Вип. 9 (49). — С. 31–46.
17. Лакин Г. Ф. Биометрия: учебное пособие для университетов и педагогических институтов / Г. Ф. Лакин. — М.: Высшая школа, 1973. — 343 с.
18. Федорова Т. Н. Особенности мейоза у 6х и 8х тритикале и фертильность растений // Генетика. — 1987. — Т. 23, № 4. — С. 707–716.
19. Larson R. I. Cytogenetics of solid stem in common wheat. V. Lines of S-615 with whole chromosome substitution from Apex / R. I. Larson, M. D. MacDonald // Can. J. Genet. Cytol. — 1966. — Vol. 8, № 1. — P. 64–70.
20. Levy A. A. Evaluation of the effect of alien chromosomes on quantitative traits in common wheat / A. A. Levy, D. Braun, M. Feldman // Genome. — 1988. — Vol. 30, № 2. — P. 265–268.
21. Моцний І. І. Вплив хромосоми *Elymus sibiricus* на агрономічні ознаки пшениці / І. І. Моцний, І. С. Петрова, С. В. Чеботар // Вісник Одеського національного університету. Сер. Біологія. — 2015. — Т. 20, вип. 1(36). — С. 102–112.

Надійшла 13.06.2016

UDC 575.12 :576.312.32 :633.17

Motsny I. I., Petrova I. S., Chebotar S. V. Plant Breeding and Genetics Institute — National Center of Seed and Cultivar investigations, Odesa National I. I. Mechnykov University

CHARACTERISTICS OF CYTOLOGICAL STABILITY AND AGRONOMICAL TRAITS OF DISOMIC ADDITION STOCK OF WINTER BREAD WHEAT

As a disomic addition to cv. Obriy karyotype the *Elymus sibiricus* chromosome determining leaf rust resistance and leaf hairiness has mostly negative effected level of homologous chromosome pairing, fertility and a number of biological traits: plant height, stem length, number of spikelets per a main spike, number of sterile spikelets, the spike density. However, the presence of the added chromosome was associated with higher thousand grain weight and protein content.

УДК 575.12 :576.312.32 :633.17

Моцний І. І., Петрова І. С., Чеботарь С. В.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИТОЛОГИЧЕСКОЙ СТАБИЛЬНОСТИ И АГРОНОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДИСОМНО-ДОПОЛНЕННОЙ ЛИНИИ ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ ОЗИМОЙ

В виде дисомного дополнения к кариотипу сорта Обрий хромосома *Elymus sibiricus*, детерминирующая признаки устойчивости к листовой ржавчине и опушения листовой пластинки, преимущественно отрицательно влияла на уровень коньюгации гомологичных хромосом, фертильность и на ряд биологических признаков: высота растения, длина стебля, количество колосков с главного колоса, количество стерильных колосков, плотность колоса. Однако присутствие дополненной хромосомы ассоциировалась с более высокими показателями МТЗ и содержания белка.