

О.Л. Січняк, к.б.н., доцент

В.А.Топтіков, к.б.н., доцент, старший науковий співробітник

А.А. Поліненко, студентка

В.Ю. Давіденко, студентка

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова

СОЛЕСТІЙКІСТЬ ТА ОСОБЛИВОСТІ СПЕКТРІВ ПЕРОКСИДАЗИ ТА ЕСТЕРАЗИ У ПШЕНИЧНО-ЧУЖОРІДНИХ ГІБРИДІВ ЗА УМОВ СОЛЬОВОГО СТРЕСУ

*У гетерогенній популяції гібридів F_2 між чутливими до хлориду натрію сортами м'якої пшениці та неповними пшенично-пирійними амфідиплоїдами НАД 1 (*Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum*) і НАД 2 (*T. aestivum* × *Th. intermedium*) виділені гібриди, які характеризуються середньою стійкістю до сольового стресу. Виділені гібриди відрізняються від чутливих форм за характером зміни спектру пероксидази і естерази в умовах сольового стресу.*

*Ключові слова: пшениця, *Thinopyrum*, амфідиплоїди, сольовий стрес, пероксидаза, естераза.*

Постановка проблеми, аналіз останніх досліджень та публікацій. За оцінкою Міжнародного Ґрунтового центру (Нідерланди), в результаті діяльності людини вже деградувало більш як 15 % усієї площі світової суші, в тому числі близько 12 % – засолено через неправильне зрошення [1]. Актуальна ця проблема і для України, особливо її півдня, де обмежена кількість опадів, розвинута зрошувальна система, велика кількість штучних водоймищ приводять до засолення ґрунтів. Нині

14,8 % загальної площі поливних земель в Україні піддані ерозії, 1,5 % - перезволоженню, більш 4 % є солонцюватими і засоленими. Збільшення мінералізації ґрунтових вод загрожує вторинним засоленням земель [2]. Іригація і підйом рівня води концентрують солі в зоні кореня хлібних злаків. Більшість видів польових культур надзвичайно чутливі до солі і, отже, їхні врожаї обмежені на засолених землях. Одним з рішень даної проблеми є розвиток толерантних до солі культур.

У теперішній час урожайність м'якої пшениці в першу чергу залежить від її стійкості до несприятливих абіотичних і біотичних факторів довкілля. Тому на перший план висувається завдання сполучення у створюваних сортах генів високої продуктивності і генів стійкості до несприятливих факторів середовища. На жаль, запас генетичної мінливості пшениці певною мірою вичерпаний [3, 4]. Широке розповсюдження сортів, в родоводах яких є спільні члени значно зужує генетичну базу пшениці. Важливим джерелом господарсько-корисних ознак для цієї дуже важливої продовольчої культури є генофонд численних видів і родів, які є співродичами м'якої пшениці [5, 6].

Багато з них були з успіхом використані для передачі в пшеницю корисних ознак [7-11]. У теперішній час значна частка ефективних генів стійкості до хвороб та абіотичних факторів довкілля походить з даного генофонду [12, 13]. Останнім часом знов багато уваги приділяється представникам роду *Thinopyrum* (= *Agropyron* = *Elytrigia* = *Lophopyrum*). Є численні роботи про успішний перенос пшениці стійкості проти ряду хвороб – фузаріозу, борошнистої роси, листової іржі, жовтої іржі, вірусу жовтої карликовості ячменю, вірусної мозаїки [14-20]. Представники роду *Thinopyrum* є донорами стійкості і до абіотичних чинників, зокрема посухостійкості [21] і солестійкості [22, 23, 17].

Тому використання неповних пшенично-пирійних амфідиплоїдів представляється виправданим для підвищення солестійкості пшениці. Метою представленої роботи є дослідження солестійкості гібридів пшениці з неповними пшенично-пирійними амфідиплоїдами і вивчення зміни спектрів пероксидази та естерази.

Матеріали і методи досліджень. Для дослідження використовували пшенично-чужорідні 56 - хромосомні неповні амфідиплоїди НАД 1 (*Triticum aestivum* L. × *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu і R.-C. Wang), НАД 2 (*Triticum aestivum* L. × *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Devey), *Triticum aestivum* L. сортів Фантазія одеська, Жатва Алтая та їх гібриди F₂ (таблиця 1).

Для оцінки толерантності до сольового стресу використовували метод паростків [24], оцінюючи зниження швидкості проростання насіння у 0,6 % водному розчині NaCl у порівнянні з пророщуванням у воді (контроль). Обрана концентрація солі приблизно відповідає осмотичному тиску у 5 атм. [25]. Для порівняння зразків використовували коефіцієнт солестійкості (відношення довжини паростку за дії сольового стресу до контролю) [26], який більше 80 % у стійких, більше 60 % у середньостійких і менше 60 % у чутливих форм.

Екстракцію ферментів здійснювали з 7-денних етіолованих паростків буфером (0,05 М трис-HCl, pH=6,8, 0,1 % дитіотреїтол, 0,1 %

аскорбінова кислота, 15 % сахароза, 1 % тритон X-100) у співвідношенні тканина : буфер – 1 : 1. Для більш повної екстракції гомогенат залишали на ніч у холодильнику та центрифугували лише перед електрофорезом. Надосадова рідина містила легкорозчинні та мембранозв'язані форми ферментів.

Електрофоретичний розподіл ферментів проводили у 10 % поліакриламідному гелі в системі Девіса [27] у варіанті електрофорезу без використання гелю, що концентрує. Як субстрат за виявлення пероксидази використовували бензидин [28]. Естеразу на електрофореграмах ідентифікували по Левітесу [29]. Інтенсивність забарвлення смуг оцінювали візуально.

Статистичну обробку даних виконували за допомогою критерію Стьюдента [30].

Результати досліджень. Усі досліджені сорти і форми реагували на сольовий стрес достовірним (P≤0,05) зменшенням довжини (табл. 1) і маси паростків. Виявлені також відмінності між нащадками окремих рослин. Довжина паростків за умов сольового стресу зменшувалась у порівнянні з контролем на 20,2-55,2 %, а маса – на 2,9-40,6 %. В усіх випадках коефіцієнти солестійкості, розраховані на основі ваги паростків були вищими, ніж коефіцієнти, розраховані на основі довжини паростків. Можливо це може бути пояснене певним дисбалансом між поділом клітин і диханням. В умовах сольового стресу пригнічується дихання паростків [31], внаслідок чого зменшується витрата пластичних речовин і втрата вологи. Отже навіть і за пригніченого внаслідок сольового стресу фотосинтезу маса паростків зменшується у меншому ступені, ніж їх довжина. Тому в подальшому ми будемо аналізувати солестійкість лише на основі довжини паростків.

Пшениці Фантазія одеська і Жатва Алтая чутливі до сольового стресу [32], це підтвердилося і в даному експерименті. Індекс їх солестійкості склав 56,9 і 57,9 %, відповідно. Випадкові вибірки з амфідиплоїдів НАД (*T. aestivum* × *Th. ponticum*) і НАД (*T. aestivum* × *Th. intermedium*) продемонстрували досить високу чутливість до сольового стресу. Коефіцієнти їх солестійкості склали лише 44,8 і 54,0 %. Як вже зазначалося, неповний амфідиплоїд НАД (*T. aestivum* × *Th. ponticum*) дуже гетерогенний за ознакою солестійкості [33]. Це обумовлено як природною гетерогенністю *Th. ponticum* за солестійкістю [34], так і цитогенетичною нестабільністю неповного амфідиплоїду. Це цілком справедливо і для НАД (*T. aestivum* × *Th. intermedium*). Тому для гібридизації з пшеницею були попередньо дібрані родини неповних амфідиплоїдів з підвищеною солестійкістю. У нащадків родин, які були піддані добору на солестійкість, коефіцієнти солестійкості склали 75,6 % для НАД (*T. aestivum* × *Th. ponticum*) і 88,6 % для НАД (*T. aestivum* × *Th. intermedium*).

Довжина паростків, коефіцієнт її варіації та індекс солестійкості за дії NaCl і в контролі

Батьківська форма, гібридна комбінація	Контроль		0,6 % розчин NaCl		Індекс солестійкості, %
	X _{±s_x} , мм	C _v , %	X _{±s_x} , мм	C _v , %	
Фантазія одеська	81,3 _{±3,4}	18,7	46,3 _{±1,9}	18,4	56,9
Жатва Алтая	61,1 _{±6,7}	49,0	35,4 _{±7,4}	93,5	57,9
НАД (<i>T. aestivum</i> x <i>Th. ponticum</i>), випадкова вибірка	76,1 _{±2,3}	37,4	34,1 _{±2,5}	83,5	44,8
НАД (<i>T. aestivum</i> x <i>Th. ponticum</i>), солестійки родини	78,4 _{±2,1}	24,6	59,3 _{±2,8}	30,1	75,6
НАД (<i>T. aestivum</i> x <i>Th. intermedium</i>), випадкова вибірка	70,6 _{±4,8}	39,8	38,1 _{±3,4}	51,9	54,0
НАД (<i>T. aestivum</i> x <i>Th. intermedium</i>), солестійки родини	69,1 _{±3,6}	29,8	61,2 _{±2,4}	49,8	88,6
Фантазія одеська x НАД (<i>T. aestivum</i> x <i>Th. ponticum</i>)	99,7 _{±5,3}	33,3	79,6 _{±6,0}	43,2	79,8
Фантазія одеська x НАД (<i>T. aestivum</i> x <i>Th. intermedium</i>)	60,6 _{±4,7}	48,2	39,5 _{±6,2}	82,0	65,2
Жатва Алтая x НАД (<i>T. aestivum</i> x <i>Th. ponticum</i>)	55,1 _{±8,8}	88,6	30,2 _{±7,3}	121,2	54,8
Жатва Алтая x НАД (<i>T. aestivum</i> x <i>Th. intermedium</i>)	84,9 _{±6,6}	50,5	48,4 _{±5,4}	67,1	57,0
НАД (<i>T. aestivum</i> x <i>Th. ponticum</i>) x Фантазія одеська	38,4 _{±1,5}	17,3	23,9 _{±2,2}	40,1	71,0

Гібриди Фантазія одеська x НАД (*T. aestivum* x *Th. ponticum*) і НАД (*T. aestivum* x *Th. ponticum*) x Фантазія одеська продемонстрували середню стійкість. Коефіцієнти солестійкості склали 79,8 і 71,4 %, відповідно. В даному випадку складно казати про цитоплазматичні ефекти, адже неповний амфідиплоїд створений на цитоплазмі м'якої пшениці. З іншого боку він створений досить давно. За цей час певні ядерні гени пірію могли мігрувати в цитоплазматичні геноми амфідиплоїду. Крім того, не можна виключати і випадкові процеси, пов'язані з цитогенетичною нестабільністю гібридів. При дослідженні мейозу у батьківських рослин F₁ з'ясувалося, що мейотичний індекс (частка нормальних тетрад мікроспор) був низьким: від 42,3_{±3,2} до 5,1_{±1,4} %. Причому більша частка порушень приходилася на тетради з мікроядрами, які у наступних клітинних циклах, як правило, елімінуються. А отже, певні компоненти, що детермінують таку мультифакторіальну ознаку, як солестійкість [35], могли бути втрачені, що і могло обумовити відмінності між реципрокними гібридами. В цілому ж зазначені гібриди продемонстрували проміжну солестійкість, що наближується до солестійкого батька або навіть і дещо вищу солестійкість, ніж НАД (*T. aestivum* x *Th. ponticum*).

Гібрид Фантазія одеська x НАД (*T. aestivum* x *Th. intermedium*) виявився середньостійким до сольового стресу, наближаючись за даною ознакою до чутливого батька (див.табл. 1).

Гібрид Жатва Алтая x НАД (*T. aestivum* x *Th. ponticum*) виявився чутливим до сольового стресу. Його коефіцієнт солестійкості склав був менше, ніж у чутливого батька – пшениці Жатва

Алтая – і склав лише 54,8 %. Гібрид Жатва Алтая x НАД (*T. aestivum* x *Th. intermedium*) також був чутливим до сольового стресу, продемонструвавши такий же коефіцієнт солестійкості як і чутливий батько (див.табл. 1).

Пероксидаза має підвищену чутливість до зовнішніх впливів. Часто її розглядають як стресовий фермент [36]. Такі властивості пероксидази дозволяють використовувати її як маркер стресових станів рослин. Була показана [37] можливість використання пероксидази для виявлення активації захисних механізмів рослин. За зміною активності пероксидази можна судити про абіотичні стреси в агроєкосистемах, які зазнають промислового забруднення [38]. Ізоферментні спектри естерази належать до однієї з найбільш поліморфних систем, відомих у пшениці [39]. Естеразу використовують як маркер посухостійкості пшениці [40] і навіть розроблені технології по використанню рекомбінантної естерази перцю для захисту рослин від грибних хвороб [41]. Саме ці властивості зазначених ферментів обумовили їх вибір для дослідження як можливих маркерів солестійкості.

Аналіз спектрів пероксидази (рис. 1) показав, що у гібриду Фантазія одеська x НАД (*T. aestivum* x *Th. intermedium*) за дії сольового стресу посилилася експресія фракцій Rf 0,03 і Rf 0,46, а також проявилися фракції Rf 0,23 і Rf 0,42. Фракції Rf 0,07, Rf 0,09 і Rf 0,13 не змінилися.

У гібриду Фантазія одеська x НАД (*T. aestivum* x *Th. ponticum*) послабшала експресія фракції Rf 0,03 і посилилася експресія фракцій Rf 0,07, Rf 0,09, Rf 0,13 і Rf 0,23. Експресія фракцій Rf 0,42 і Rf 0,46 майже не змінилася.

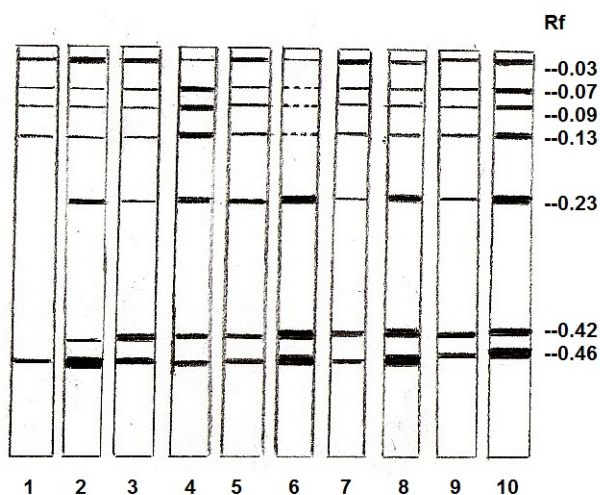


Рис. 1. Спектр пероксидази гібридів м'якої пшениці з неповними амфідиплоїдами:

1, 2 – Фантазія одеська х НАД (*T. aestivum* х *Th. intermedium*); 3, 4 – Фантазія одеська х НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*); 5, 6 – Жатва Алтая х НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*); 7, 8 – Жатва Алтая х НАД (*T. aestivum* х *Th. intermedium*); 9, 10 – НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) х Фантазія одеська; 1, 3, 5, 7, 9 – контроль; 2, 4, 6, 8, 10 – 0,6 % розчин NaCl.

У гібрида Жатва Алтая х НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) за дії сольового стресу послабшала експресія фракції Rf 0,03 і майже зникли фракції Rf 0,07, Rf 0,09 і Rf 0,13. Дещо підсилилася експресія фракції Rf 0,23 і значно підсилювся прояв фракцій Rf 0,42 і Rf 0,46.

У гібрида Жатва Алтая х НАД (*T. aestivum* х *Th. intermedium*) експресія високомолекулярних фракцій майже не змінилася, проте суттєво зросла експресія більш рухливих фракцій – Rf 0,23, Rf 0,42 і Rf 0,46.

У гібрида НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) х Фантазія одеська за дії сольового стресу підсилилася експресія усіх фракцій пероксидази.

Таким чином, збільшення експресії фракцій пероксидази з Rf 0,07, Rf 0,09, Rf 0,13 і Rf 0,23 відбулося лише у гібридів Фантазія одеська х НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) і НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) х Фантазія одеська, які мали найбільші індекси солестійкості – 79,8 і 71,0 %, відповідно. У інших гібридів з меншою солестійкістю зазначені фракції були менш активними.

Збільшення експресії певних фракцій пероксидази відбувається не лише за сольового стресу, але й за дії низьких позитивних температур [42]. Зміни експресивності множинних молекулярних форм пероксидази, ймовірно, мають універсальний характер і їх участь у механізмах адаптації до абіотичних стресів досить широко розповсюджена. За дослідження солестійкості цукрових буряків з'ясовано, що у відповідь на засолення середовища збільшується у 1,5-2,5 рази загальна і питома активність пероксидази. Разом з тим, у рослин, що були піддані селекції на солестійкість з'являються відмінності у ізоферментному спектрі

пероксидази: зникає ізоформа з Rf 0,52, значно посилюється зона з Rf 0,57 та з'являється ізоформа, яка швидко мігрує з Rf 0,60 [43].

Спектри естераз досліджуваних гібридів наведені на рисунку 2. У гібриду Фантазія одеська х НАД (*T. aestivum* х *Th. intermedium*) реакція на сольовий стрес проявлялася у посиленні експресії високомолекулярної фракції з Rf 0,01 і послабленні експресії усіх інших фракцій.

У гібриду Фантазія одеська х НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) внаслідок дії хлориду натрію підсилювалася експресія фракції Rf 0,01 і Rf 0,10, Rf 0,40, Rf 0,54 і Rf 0,59. Фракції з Rf 0,26 і Rf 0,34 дещо послабшали.

У гібриду Жатва Алтая х НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) спостерігалось більше чи менше ослаблення експресії майже усіх фракцій естерази. Виключення склала фракція Rf 0,10, яка експресувалася за дії сольового стресу, але не проявлялася у контролі.

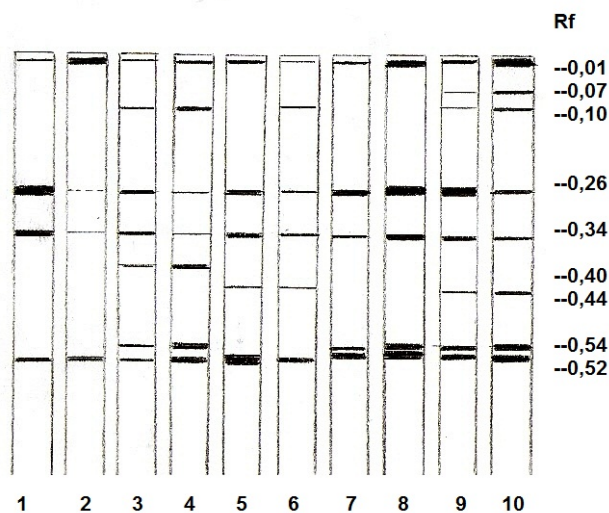


Рис. 2. Спектр естерази гібридів м'якої пшениці з неповними амфідиплоїдами: позначки ті ж, що і для рис. 1.

У гібрида Жатва Алтая х НАД (*T. aestivum* х *Th. intermedium*) навпаки, суттєво збільшилася експресія усіх фракцій естерази за дії хлориду натрію.

У гібрида НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) х Фантазія одеська за дії сольового стресу підсилилася експресія найменш рухливих – Rf 0,01, Rf 0,07 і Rf 0,10, а також найбільш рухливих – Rf 0,44, Rf 0,54 і Rf 0,59 фракцій естерази. Прояв фракцій з проміжною рухливістю – Rf 0,26 і Rf 0,34 – послабшав.

Отже, у найбільш солестійких гібридів – Фантазія одеська х НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) і НАД (*T. aestivum* х *Th. ponticum*) х Фантазія одеська спостерігалася схожа закономірність у зміні спектру естераз за дії хлориду натрію: посилювалася експресія мало рухливих і найбільш швидких фракцій ферменту при одночасному ослабленні експресії фракцій з проміжною рухливістю. У чутливих до сольового

стресу гібридів таких закономірностей не спостерігалось.

Висновки. В гетерогенній популяції гібридів F₂ між чутливими сортами м'якої пшениці та неповними пшенично-пирійними амфідиплоїдами виділені гібриди, які характеризуються середньою стійкістю до сольового стресу.

Виділені гібриди відрізняються від чутливих форм за характером зміни спектру пероксидази і естерази в умовах сольового стресу. Це спонукає до більш докладного дослідження ген-ензимних систем пероксидази та естерази для з'ясування механізмів адаптивної реакції рослин пшениці у відповідь на сольовий стрес.

Список використаної літератури

1. Білявський Г. О. Основи екології / Г. О. Білявський, Р. С. Фурдуй, І. Ю. Костіков. – К.: Либідь, 2005. – 408 с.
2. Основні напрямки державної політики України в області охорони навколишнього середовища, використання природних ресурсів і забезпечення екологічної безпеки (Затверджені Постановою Верховної Ради України від 5 березня 1998 року N 188/98-ВР).
3. Feldman M. The wild gene resources of wheat. / M. Feldman, R.G. Sears // J. Sci. Amer. – 1981. – V. 244, № 1. – P. 98-107.
4. Kimber G. Evolutionary relationships and their influence on plant breeding. / G. Kimber // Gene manipulation in plant improvement. 16th Stadler Genetics Symp. – 1984. – P. 281-293.
5. Вавилов Н. И. Теоретические основы селекции растений. / Н. И. Вавилов. – М.: 1935. – Т. 1. – С. 893-990.
6. Fedak G. Alien species as a sources of physiological trait for wheat improvement. / G. Fedak // Euphytica. – 1985. – V. 34, № 3. – P. 673-680.
7. Скурыгина Н. А. Интрогрессия генов устойчивости к болезням *Triticum timopheevii* Zhuk. в геном мягкой пшеницы при беккроссах. / Н. А. Скурыгина // Бюл. ВИР. 1979. – Вып. 89. – С. 5-10.
8. Zeller F. J. Broadening the genetic variability of cultivated wheat by utilizing rye chromatin / F. J. Zeller, S. L. Hsam // Proc. 6th Int. Wheat. Genet. Sump. / S. Sacamoto (Ed). – Kyoto, Japan. – 1983. – P. 161-173.
9. Knott D. R. Transferring alien genes to wheat. / D. R. Knott // Wheat and wheat improvement. – 1987. – P. 462 - 471.
10. Jiang J. Recent advances in alien gene transfer in wheat. / J. Jiang, B. Friebe, B. S. Gill // Euphytica. 1993. – 73, №3. – P.199-212.
11. Leonova I. N. Microsatellite Mapping of a Leaf Rust Resistance Gene Transferred to Common Wheat from *Triticum timopheevii* / I. N. Leonova, E. B. Budashkina, K. Flath, A. Weidner, A. Börner, M. S. Röder // Cereal Res. Com. – 2010. – V. 38, №2. – P. 211-219.
12. McIntosh R. A. Catalogue of gene symbols for wheat: 1998 Supplement. / R. A. McIntosh, G. E. Hart, K. M. Devos, J. Rogers, M. D. Gale // Wheat Inform. Serv. – 1998 – № 86. – P. 54-91.
13. McIntosh R. A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2002 Supplement / R. A. McIntosh, K. M. Devos, J. Dubcovsky, W. J. Rogers // Wheat Inform. Serv. – 2002. – № 93. – P. 50-80.
14. Li H. Molecular characterization of a wheat-*Thinopyrum ponticum* partial amphiploid and its derivatives for resistance to leaf rust / H. Li, Q. Chen, R. L. Conner, B. Guo, Y. Zhang, R. J. Graf, A. Laroche, X. Jia, G. Liu, C. Chu // Genome. – 2003. – 46, № 5. – P. 906-911.
15. Han F.P. Characterization of six wheat x *Thinopyrum intermedium* derivatives by GISH, RFLP, and multicolor GISH / F. P. Han, G. Fedak, A. Benabdelmouna, K. Armstrong, T. Ouellet // Genome. – 2003. – V. 46, № 3. – P. 490-495.
16. Sharma H. Resistance to barley yellow dwarf virus, powdery mildew and leaf rust in wheat *Thinopyrum* backcrosses / H. Sharma, H. Ohm, G. Shaner // Phytoprotection. – 2004. – V. 85, № 1. – P. 27-32.
17. Zhuang L. Development and identification of *Triticum aestivum* L. - *Thinopyrum bessarabicum* Love chromosome translocations / L. Zhuang, Z. Qi, P. Chen, Y. Feng, D. Liu // Agr. Sci. China. – 2004. – V. 3, № 9. – P. 649-655.
18. Xie H. Identification of Wheat Line YW243 on Comprehensive Resistance to Several Diseases by Pathogens and Molecular Markers / H. Xie, Z.S. Lin, Z.Y. Zhang, L.P. Du, Z.Y. Xin, Y.Z. Ma, X.G. Ye, X. Chen // Cereal Research Communications. – 2008. V. 36, №4. - P. 543–552.
19. Uhrin A. Comparison of PCR-based DNA Markers for Using Different *Lr19* and *Lr24* Leaf Rust Resistance Wheat Sources / A. Uhrin, L. Láng, Z. Bedő // Cereal Research Communications. – 2008. – V. 36, № 4. – P. 533-541.
20. Kong L. Segregation distortion in common wheat of a segment of *Thinopyrum intermedium* chromosome 7E carrying *Bdv3* and development of a *Bdv3* marker / L. Kong, J. M. Anderson, H. W. Ohm // Plant Breeding. – 2009. – V. 128, №6. – P. 591-597.
21. Tyankova N. Investigation on drought tolerance in intergeneric wheat amphidiploids cultivated *in vitro* / N. Tyankova, N. Zagorska, B. Dimitrov // Genet. and Breed. – 2003. – V. 32, N 1-2. P. 25-29.
22. Gulick P. J. Coordinate Gene Response to Salt Stress in *Lophopyrum elongatum* / P. J. Gulick, and Jan Dvorák // Plant Physiology. – 1992. – V. 100 №3. – P. 1384-1388.

23. Marais G. F. Identification of *Trinopyrum distichum* chromosomes responsible for its salt tolerance / G. F. Marais, A. S. Marais // S. Afr. J. Plant and Soil. – 2003. – V. 20, № 3. – P. 103-110.
24. Удовенко Г. В. Оценка солеустойчивости растений / Г. В. Удовенко // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (методич. рук.) – Л.: ВИР, 1988. – С. 85-97.
25. Удовенко Г. В. Методы исследования, применяемые во Всесоюзном институте растениеводства при изучении солеустойчивости растений / Г. В. Удовенко // Вопросы обмена веществ культурных растений. – Алма-Ата: Наука КазССР, 1972. – С. 131-138.
26. Шихмурадов А. З. Устойчивость образцов твердой пшеницы *Triticum durum* L. к засолению почвы хлоридом натрия / А. З. Шихмурадов // Сельскохозяйственная биология. – 2009. – № 1. – С. 34-37.
27. Davis B. I. Disk-electrophoresis. 2. Method and application to human serum protein / B. I. Davis // Ann. N.-J. Acad. Sci. – 1964. – V. 121. – P. 404-427.
28. Сафонов В. И. Исследование белков и ферментов растений методом электрофореза в полиакриламидном геле / В. И. Сафонов, М. Р. Сафонова // Биохимические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1971. – 113 с.
29. Левитес Е. В. Генетика изоферментов растений / Е. В. Левитес. – Новосибирск: Наука, 1986. – 144 с.
30. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйшая школа, 1973. – 320 с.
31. Moud A.M. Salt Stress Effects on Respiration and Growth of Germinated Seeds of Different Wheat (*Triticum aestivum* L.) Cultivars / A. M. Moud, K. Maghsoudi // World Journal of Agricultural Sciences. – 2008. – V. 4, №3. – P. 351-358.
32. Січняк О. Л. Стійкість м'якої пшениці до сольового стресу / О. Л. Січняк // Аграрний вісник Причорномор'я. Зб. наук. пр. Біол. та с.-г. науки. Вип. 35. – Одеса: ОДАУ, 2007. – С.7-10.
33. Сечняк А. Л. Солеустойчивость неполного амфидиплоида НАД (*Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum*) / А. Л. Сечняк, А. А. Полиненко, В. Ю. Давиденко // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти: Матер. II міжнар. наук. конф. Харків, 11-13 жовтня 2011 р. – Харків, 2011. – С. 120-121.
34. Bazzigalupi O. Salinity tolerance during seed germination from naturalized populations of tall wheatgrass (*Thinopyrum ponticum*) / O. Bazzigalupi, S. M. Pistorale, A. N. Andrés // Cien. Inv. Agr. – 2008. – V. 35, № 3. – P. 231-238.
35. Tal M. Genetics of salt tolerance in higher plants: theoretical and practical consideration / M. Tal // Plant and soil. – 1985. – V.89, №1. – P.199-226.
36. Савич И. М. Peroксидазы стрессовые белки растений / И. М. Савич // Успехи совр. биологии. – 1989. – Т. 107, № 3. – С.406-417.
37. Граскова И.А. Роль слабосвязанных с клеточной стенкой пероксидаз в устойчивости растений / И. А. Граскова, И. В. Антипина, О. Ю. Потапенко, В. К. Войников // Тезисы докладов Второго Международного симпозиума «Сигнальные системы клеток растений роль в адаптации и иммунитете, Казань, 27-30 июня 2006 г. – Казань, 2006. – С.30-31.
38. Граскова И А. Изменение активности внеклеточной пероксидазы суспензионных клеток картофеля при стрессе / И. А. Граскова, И. В. Антипина, О. Ю. Потапенко, А. В. Колесниченко, В. К. Войников // Стрессовые белки растений. Материалы Всероссийской научной конференции, Иркутск, 6-10 сентября 2004. – Иркутск, 2004. – С 39-43.
39. Jaaska V. Electrophoretic survey of seedling esterases in wheats in relation to their phylogeny / V. Jaaska // Theor Appl Genet. – 1980. V. 56, № 6. – P. 273-284.
40. Тучин С.В. Полиморфная система фермента эстеразы как генетический маркер пшеницы на засухоустойчивость / С. В. Тучин, Ю. В. Итальянская, В. В. Киреева // Матер. науч. генетич. конф. ... 100-летию со дня рожд. А. Р. Жебрака и 70-летию обр. каф. генет. в Московской с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, Москва, 26-27 февр., 2002. – М., 2002. – С. 324-326.
41. Bounj-Jun O. Plant esterases for protecting plants and uses thereof / O. Bounj-Jun, K. Young Soon, K. Moon Kyung, L. Hyun Hwa, S. Chae Eun, L. Yong Hwan, B. Cheol-Yong // Заявка 1212944 ЕПВ, МПК⁷ A01N 65/00, A01N 63/02. Korea Kumho Petrochemical Co. Ltd. N 00310871.9; Заявл. 07.12. 00; Оpubл. 12.06.02, Бюл. N 02/24. EP.
42. Дьяченко Л. Ф. Динаміка експресивності пероксидази і супероксиддисмутази в процесі яровізації рослин майже ізогенних ліній пшениці сорту Миронівська 808 / Л. Ф. Дьяченко, В. М. Тоцький, В. І. Файт, В. А. Топтіков // Вісник ОНУ. Біологія. – 2009. – Т. 14, вип. 8. – С. 38-42.
43. Землянухина О. А. Адаптация сахарной свеклы *in vitro* к условиям засоления // О. А. Землянухина, Н. Н. Черкасова, Т. П. Жужалова // Тез. докл. IX Междунар. конф. «Биология клеток растений *in vitro* и биотехнология», Звенигород, 8-12 сент. 2008 г. – М.: ИД ФБК-ПРЕСС, 2008. – С. 132.

*В гетерогенной популяции гибридов F₂ между чувствительными к хлориду натрия сортами мягкой пшеницы и неполными пшенично-пырейными амфидиплоидами НАД 1 (*Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum*) и НАД 2 (*T. aestivum* × *Th. intermedium*) выделены гибриды, которые характеризуются средней устойчивостью к солевому стрессу. Выделенные гибриды отличаются*

от чувствительных форм по характеру изменения спектра пероксидазы и эстеразы в условиях солевого стресса.

Ключевые слова: пшеница, *Thinopyrum*, амфидиплоиды, солевой стресс, пероксидаза, эстераза

*In a heterogeneous population of F₂ hybrids between sensitive to sodium chloride varieties of bread wheat and wheat-wheatgrass partial amphidiploids PAD 1 (*Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum*) and PAD 2 (*T. aestivum* × *Th. intermedium*) hybrids are selected, which are characterized by average resistance to salt stress. Selected hybrids differ from the sensitivity forms by the character of change in the spectrum of peroxidase and esterase in the conditions of salt stress.*

Key words: wheat, *Thinopyrum*, amphidiploids, salt stress, peroxidase, esterase

Дата надходження в редакцію 26.03.2012 р.

Рецензент В.А. Власенко