

Key words: economically important plants, theory of eco-genetic organization of plants quantitative traits, transgenesis, management by genotype-environment interaction.

КОЗУБ Н.О.^{1,2}, СОЗІНОВ І.О.¹, БІДНИК Г.Я.^{1,2}, ДЕМ'ЯНОВА Н.О.^{1,2}, КАРЕЛОВ А.В.^{1,2},
БЛЮМ Я.Б.² СОЗІНОВ О.О.^{1,2}

¹Інститут захисту рослин НААН,

Україна, 03022, Київ, вул. Васильківська, 33, e-mail: sia1@i.com.ua

²ДУ "Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН України",

Україна, 04123, Київ, вул. Осиповського, 2а

ВПЛИВ ГАММА-ОПРОМІНЕННЯ СУХИХ ЗЕРЕН НА ПРОДУКТИВНІСТЬ РОСЛИН М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ, ЩО ВІДРІЗНЯЮТЬСЯ ЗА ПРИСУТНІСТЮ ЖИТНЬОЇ 1BL/1RS ТРАНСЛОКАЦІЇ

Серед радіобіологічних ефектів, що проявляються на організменному рівні у рослин, найбільш помітними є зміни у виживанні та величині ознак продуктивності порівняно з контролем [1]. Крім того, продуктивність рослини може розглядатись як інтегральний показник адаптивності і є результатом взаємодії генотип-наколишне середовище, яке включає як абіотичні, так і біотичні фактори.

Гамма-опромінення сухого зерна дозою 200 Гр, що є оптимальною дозою для обробки сухого насіння озимої м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. за максимальною загальною частотою видимих мутацій в поколіннях M1–M3 [2], приводить до рівнів виживання рослин від 8 до 56% від значення в контролі, залежно від сорту [2-4]. Очевидно, рівень виживання рослин M1 (вирощених з опроміненних зерен) пшениці залежить від ґрунтово-кліматичних умов, погодних умов і природи досліджуваного матеріалу. Так, опромінення зерна в дозі 200 Гр призводило до виживання 86% рослин від рівня у контролі у трьох пакистанських сортів м'якої пшениці [5],

тоді як рівень виживання гібрида F₁ пшениці на основі сорту Безоста 1 при дозі 200 Гр не відрізнявся від цього показника в контролі [6]. У багатьох дослідженнях виявлено, що опромінення дозами вище 150 Гр викликає істотне зниження продуктивності рослин та її елементів (продуктивне кущення, маса зерна з колоса) – 50-80% від значення у контролі [2]. В переважній більшості випадків при дослідженні наслідків гамма-опромінення сухого зерна пшениці матеріалом слугували сорти.

Задачею нашого дослідження було вивчення впливу гамма-опромінення сухих зерен на ознаки продуктивності рослин пшениці м'якої озимої в залежності від присутності в геномі житньої 1BL/1RS транслокації в гомозиготному або гетерозиготному стані. Житня 1BL/1RS транслокація є найпоширенішою чужинною транслокацією серед комерційних сортів м'якої пшениці [7]. Зокрема серед українських сортів зони Лісостепу частка сортів з цією інтрогресією, створених в останні 15 років, складає більше 40% [8].

Матеріали і методи

Матеріалом дослідження слугувала популяція рослин F₂ від схрещення майже ізогенних ліній (МІЛ) озимої м'якої пшениці *T. aestivum* за гліадиновими локусами GLI-D1-4 × GLI-B1-3 на основі сорту Безоста 1. Лінії створено д.б.н. М.М. Копусем на основі сорту Безоста 1 [10]. Вихідні лінії відрізняються лише за присутністю пшенично-житньої транслокації 1BL/1RS (її маркером є гліадиновий алель Gli-B1l [10]) та за гліадиновим локусом Gli-D1 і мають наступні генотипи за маркерними локусами (позначення алелів за каталогом [10]): лінія GLI-B1-3: Gli-B1l Gli-D1b; лінія GLI-D1-4: Gli-B1b Gli-D1j. Сухі зерна F₂ були опромінені гамма-радіацією в до-

зах 150, 200 і 300 Гр. Контрольні та опромінені зерна F₂ (по 940 зерен кожного варіанту) були посіяні широкорядним посівом на дослідній ділянці (м. Київ) у 2005 р. в оптимальні строки з чергуванням рядів «контроль», «варіант з гамма-опроміненням зерен дозою 150 Гр», «варіант з гамма-опроміненням зерен дозою 200 Гр», «варіант з гамма-опроміненням зерен дозою 300 Гр». Довжина ряду – 1,35 м, відстань між рядами – 30 см, відстань між рослинами в ряду – 7 см. Всього вирощено 709 рослин F₁ контрольного варіанту, 710 рослин варіанту з гамма-опроміненням зерен дозою 150 Гр, 671 рослину варіанту з гамма-опроміненням зерен дозою

200 Гр, 362 рослини варіанту з гамма-опроміненням зерен дозою 300 Гр. Кожну рослину F₂ охарактеризовано за ознаками «кількість продуктивних стебел», «маса зерна з рослини» та «маса зерна з колоса».

Для визначення генотипу за локусами гліадинів з кожної рослини F₂ проаналізовано суміш 7 зернівок F₂ (1-3 повторності) електрофорезом гліадинів за методикою [8]. Вживання рослин визначали як відношення кількості рослин F₂ до кількості висіяних зерен F₂. Для аналізу розщеплень використовували критерій χ^2 . Відно-

Результати і обговорення

Вживання рослин F₂ досліджуваної популяції становило $0,754 \pm 0,014$ у контролі, практично не відрізнялось від цієї величини після опромінення сухих зерен дозою гамма-опромінення 150 Гр (0,755). Після опромінення сухих зерен дозою гамма-опромінення 200 Гр вживання рослин було дещо нижчим (0,714) – 95% від значення у контролі. Опромінення дозою 300 Гр знижувало вживання рослин в два рази, порівняно з контролем (0,385) – 51% від значення у контролі.

Гамма-опромінення призводило до суттєвого зниження ознак продуктивності популяції рослин F₂ порівняно з контролем, за винятком маси зерна з колоса у варіанті з опроміненням

сне зниження ознаки порівняно з контролем визначали як відношення різниці між значенням у контролі (К) та у варіанті з опроміненням (О) до значення ознаки у контролі * 100%: $(K-O) * 100/K$. Достовірність різниці за кількісними ознаками оцінювали за критерієм Стьюдента. Для аналізу адитивних, домінантних і епістатичних ефектів маркерних локусів на прояв кількісної ознаки використовували модель Кокерхема з двохлокусною взаємодією [11]. Параметри позначали, як описано Мазером і Джинксом [12].

150 Гр (табл. 1). Найістотніше зменшення ознаки при опроміненні спостерігалось для маси зерна з рослини. Так, при опроміненні дозою 300 Гр маса зерна з рослини зменшується на 63%, число продуктивних стебел – на 50%, тоді як маса зерна з колоса – на 27%. Маса зерна з рослини є складною ознакою, яка визначається наступними компонентами: числом продуктивних стебел, числом зерен в колосі та масою зернівки, в свою чергу маса зерна з колоса визначається числом зерен в колосі та масою зернівки. Зниження урожайності рослин в більшій мірі визначається закладкою меншого числа стебел при осінньому куцненні у варіантах з опроміненням.

Таблиця 1. Середні значення ознак продуктивності \pm стандартна похибка у популяції рослин F₂ в контролі та після гамма-опромінення зерен різними дозами, в дужках - відносне зниження ознак продуктивності у популяції рослин F₂ в після гамма-опромінення зерен різними дозами (порівняно з контролем), %

	Число продуктивних стебел	Маса зерна з рослини, г	Маса зерна з колоса, г
Контроль	8,216 \pm 0,152	12,261 \pm 0,306	1,457 \pm 0,02
150 Гр	7,11 \pm 0,141* (13,5)	10,269 \pm 0,256* (16,2)	1,411 \pm 0,018 (3,2)
200 Гр	6,627 \pm 0,139* (19,3)	9,363 \pm 0,242* (23,6)	1,357 \pm 0,017* (6,9)
300 Гр	4,083 \pm 0,188* (50,3)	4,489 \pm 0,233* (63,4)	1,064 \pm 0,025* (27)

* відрізняється від контролю при P < 0,001

Було досліджено значення ознак продуктивності рослин F₂ при опроміненні сухих зерен в залежності від генотипу за маркерними локусами. Середні значення ознак продуктивності у рослин F₂ з певним генотипом за Gli-B1 в контролі і при опроміненні сухих зерен наведено в табл. 2-4. Наведені групи рослин відрізняються за коротким плечем хромосоми 1B. Gli-B11.1 – гомозиготи за присутністю житньої 1BL/1RS транслокації – генотип Gli-B1b.1 – гетерозиготи, рослини з генотипом Gli-B1b.b – мають пшеничне плече 1BS.

В межах варіантів достовірні відмінності за кількісними ознаками виявлено у класів, згрупованих за локусом Gli-B1. Істотних відмінностей між середніми значеннями генотипів за локусом Gli-D1 не спостерігалось, проте деякі класи, згруповані на основі генотипу за двома маркерними локусами суттєво відрізнялись за показниками продуктивності. В контролі гомозигота без житньої транслокації істотно переважала гомозиготу за транслокацією за числом продуктивних стебел та масою зерна з рослини та гетерозиготу за числом продуктивних стебел (табл. 2,

3). При опроміненні сухих зерен дозою 150 Гр спостерігався гетерозис за ознаками маса зерна з рослини та з колоса – гетерозигота за *Gli-B1* істотно переважала обидва класи гомозигот (табл. 3, 4). За продуктивним кущенням гомозигота за житньою транслокацією мала нижче значення

ознаки ніж два інші генотипи за цим локусом (табл. 2). При збільшенні дози опромінення істотні відмінності в кількісних ознаках у різних генотипів за локусом *Gli-B1* спостерігались лише на певних генетичних фонах за локусом *Gli-D1*.

Таблиця 2. Середні значення числа продуктивних стебел у рослин F_2 з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен, в дужках - відносне зниження даної ознаки (порівняно з контролем), %

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Контроль	8,83 ± 0,27	8,11 ± 0,22	7,42 ± 0,34
150 Гр	7,07 ± 0,25*** (19,92)	7,47 ± 0,21* (7,84)	6,22 ± 0,27** (16,27)
200 Гр	6,78 ± 0,24*** (23,22)	6,57 ± 0,20*** (19,04)	6,48 ± 0,32* (12,69)
300 Гр	4,26 ± 0,34*** (51,74)	4,07 ± 0,28*** (49,85)	3,80 ± 0,32*** (48,81)

Відрізняється від контролю при * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Таблиця 3. Середні значення маси зерна з рослини у рослин F_2 з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен, в дужках - відносне зниження даної ознаки (порівняно з контролем), %

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Контроль	13,28 ± 0,55	12,14 ± 0,44	10,82 ± 0,64
150 Гр	9,81 ± 0,41*** (26,11)	11,23 ± 0,40 (7,47)	8,63 ± 0,49** (20,19)
200 Гр	9,66 ± 0,40*** (27,27)	9,20 ± 0,36*** (24,17)	9,20 ± 0,55 (14,90)
300 Гр	5,23 ± 0,51*** (60,62)	4,1 ± 0,28*** (66,24)	4,21 ± 0,45*** (61,11)

Відрізняється від контролю при ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Таблиця 4. Середні значення маси зерна з колоса у рослин F_2 з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен, в дужках - відносне зниження даної ознаки (порівняно з контролем), %

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Контроль	1,453 ± 0,033	1,455 ± 0,029	1,467 ± 0,05
150 Гр	1,365 ± 0,031* (6,06)	1,469 ± 0,026 (-0,96)	1,35 ± 0,043 (7,98)
200 Гр	1,376 ± 0,027 (5,30)	1,333 ± 0,026** (8,38)	1,385 ± 0,044 (5,59)
300 Гр	1,117 ± 0,047*** (23,13)	1,028 ± 0,034*** (9,34)	1,067 ± 0,050*** (27,27)

Відрізняється від контролю при * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Розрахунки за допомогою F_2 моделі Коке-рхема [11] дозволили виявити достовірний адитивний ефект локусу *Gli-B1* на прояв ознак продуктивне кущення та маса зерна з рослини в контролі (де алелем, що збільшує ознаку, є *Gli-B1b*, тобто наявність плеча 1BS). Цей же ефект зберігався й у варіанті з дозою 150 Гр для продуктивного кущення (табл. 5).

Особливістю варіанту з гамма-опроміненням зерен в дозі 150 Гр є істотний домінуючий ефект локусу *Gli-B1* на прояв всіх трьох ознак продуктивності. При опроміненні зерна вищими дозами (200 і 300 Гр) адитивний і домінуючий ефекти локусу *Gli-B1* не проявлялись, проте достовірними були деякі ефекти міжлокусної взаємодії *Gli-B1* і *Gli-D1* (табл. 5).

Таблиця 5. Достовірні ефекти маркерних локусів *Gli-B1* (а) і *Gli-D1* (б) на прояв ознак продуктивності у класів рослин F₂ від схрещення майже ізогенних ліній пшениці GLI-D1-4 × GLI-B1-3 у контролі та при гамма-опроміненні

Варіант	Число продуктивних стебел	Маса зерна з рослини, г	Маса зерна з колоса, г
Контроль	<i>da</i> ***	<i>da</i> ***	
150 Гр	<i>da</i> *, <i>ha</i> **	<i>ha</i> ***	<i>ha</i> ***, <i>-jab</i> *, <i>-lab</i> **
200 Гр	<i>-jab</i> *	<i>-jab</i> *	<i>-iab</i> *
300 Гр	<i>jab</i> *		

* P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001.

Отже, гамма-опромінення, яке призводить до зниження показників продуктивності, викликає зміну ефектів маркерних локусів, а саме локусу *Gli-B1*, на прояв цих ознак. Якщо на фоні зниження середньопопуляційної маси зерна з рослини на 16% при дозі опромінення 150 Гр спостерігається гетерозис за ознаками продуктивності у гетерозигот за присутністю житньої транслокації, то подальше зниження продуктивності популяції при підвищенні дози опромінення нівелює різниці в продуктивності між генотипами за цим локусом.

Порівняння значень ознак продуктивності у певних генотипів за локусом *Gli-B1* при різних рівнях опромінення сухих зерен показало істотне зниження ознак продуктивності порівняно з контролем, крім ряду випадків (табл. 2-4). Виявлено,

що при дозі опромінення 150 Гр найменше знижує ознаки продуктивності гетерозигота за житньою транслокацією, порівняно з двома іншими класами гомозигот – % зниження продуктивного кушення у генотипів *Gli-B1b.1* в два рази нижчий, ніж у гомозигот, а за масою зерна з рослини – в три рази. Отже у варіанті з гамма-опроміненням зерен дозою 150 Гр найбільш стабільно тримає рівень продуктивності генотип *Gli-B1b.1*. При підвищенні дози опромінення до 200 Гр дещо нижчий рівень пригнічення продуктивності має генотип, гомозиготний за житньою транслокацією – *Gli-B1l.1*. Подальше збільшення дози гамма опромінення (300 Гр) в однаковій мірі пригнічує прояв ознак продуктивності у всіх трьох генотипів за цим локусом (табл. 2-4).

Висновки

Гамма-опромінення призводить до зниження показників продуктивності та викликає зміну ефектів маркерних локусів, а саме локусу *Gli-B1*, на прояв цих ознак. Виявлено відмінності в реакції на гамма-опромінення генотипів озимої м'якої пшениці, що відрізняються за присутністю житньої 1BL/1RS транслокації та її дозою: диференціальний рівень пригнічення ознак

продуктивності при певних дозах гамма-опромінення сухих зерен. У сприятливих умовах вирощування при дозі опромінення 150 Гр найбільш адаптивним є генотип-гетерозигота за присутністю житньої транслокації; при дозі опромінення 200 Гр найменше реагує на цей фактор генотип –гомозигота за присутністю житньої транслокації.

Література

1. Гродзинский Д.М. Радиобиология растений. – Киев: Наук. Думка. – 1989. – 384 с.
2. Моргун В.В., Логвиненко В.Ф. Мутационная селекция пшеницы. – Киев: Наук. думка. – 1995. – 626 с.
3. Оксьом В.П. Вплив мутагенних чинників на рослини M₁ озимої пшениці та його зв'язок із частотою змінених форм у другому поколінні // Физиол. и биохим. культ. раст. – 2010. – Т. 42, № 5. – С. 153–162.
4. Назаренко М.М. Вживаність і структура врожайності як показники мутагенної депресії у першому поколінні мутантів сортів озимої м'якої пшениці // Физиол. и биохим. культ. раст. – 2007. – Т. 39, № 5. – С. 438–446.
5. Irfaq M., Nawab K. Effect of gamma irradiation on some morphological characteristics of three wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars // OnLine J. Biol. Sci. – 2001. – Vol. 1 (10). – P. 935–937.
6. Козуб Н.О., Созінов І.О., Блюм Я.Б., Созінов О.О. Дослідження ефектів гамма-опромінення зерен F₁ м'якої пшениці з використанням гліадинів як генетичних маркерів // Цитология и генетика. – 2013. – Т. 47, № 1. – С. 17–25.
7. Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. // Euphytica. – 1998. – Vol. 100. – P. 323–340.
8. Kozub N.A., Sozinov I.A., Sobko T.A., et al. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine // Цитология и генетика. – 2009. – Т. 43, № 1. – С. 69–77.

9. Копусь М.М. О естественной геногеографии глиадиновых аллелей у озимой мягкой пшеницы // Селекция и семеноводство. – 1994. – № 5. – С. 9–14.
10. Metakovsky E.V. Gliadin allele identification in common wheat. II Catalogue of gliadin alleles in common wheat// J. Genet. Breed.– 1991.– Vol. 45.– P. 325–344.
11. Kao C.-H. Zeng Z.-B. Modeling epistasis of quantitative trait loci using Cockerham's model // Genetics. – 2002. – Vol. 160. – P. 1243–1261.
12. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика.– М.: Мир, 1985. – 463 с.

KOZUB N.A.^{1,2}, SOZINOV I.A.¹, BIDNYK H.Ya.^{1,2}, DEMIANOVA N.A.^{1,2}, KARELOV A.V.^{1,2}, BLUME Ya.B.², SOZINOV A.A.^{1,2}

¹*Institute of Plant Protection, NAAS,*

Ukraine, 03022, Kyiv, Vasylykivska Str., 33, e-mail: sia1@i.com.ua

²*State Institution "Institute of Food Biotechnology and Genomics, NAS of Ukraine", Ukraine, 04123, Kyiv, Osypovskogo Str., 2a*

THE EFFECT OF GAMMA-IRRADIATION OF DRY SEEDS ON PRODUCTIVITY OF COMMON WHEAT PLANTS DIFFERING IN THE PRESENCE OF RYE 1BL/1RS TRANSLOCATION

Aims. The effect of gamma-irradiation of dry seeds on productivity traits of common wheat plants depending on the presence of the rye 1BL/1RS translocation in the homozygous or heterozygous state was studied.

Methods. Dry F₂ seeds from the cross of Bezostaya 1 lines were treated with gamma-radiation at doses of 150, 200, and 300 Gy. Each grown F₂ plant was characterized with respect to yield traits. The presence of the rye translocation was analyzed by electrophoresis of their seeds. **Results.** At 150 Gy, the heterozygote for the translocation showed the lowest decrease in productivity traits in comparison with the control. At 200 Gy the lowest relative decline in productivity was observed in the homozygote for the translocation. **Conclusions.** Genotypes differing in the presence of the 1BL/1RS translocation show the different levels of reduction in productivity traits at certain doses of gamma-irradiation of dry seeds.

Key words: *Triticum aestivum* L., 1BL/1RS translocation, gamma-irradiation, productivity.

КОРНИЕНКО А.В.¹, БУТОРИНА А.К.¹, МОРГУН А.В.², ТРУШ С.Г.², МАНЬКО А.А.²

¹*Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свеклы и сахара имени А.Л. Мазлумова РАСХН*

Россия, 396030, Воронежская область, Рамонский район, п. ОПХ ВНИИСС, д. 84,

e-mail: kornienko@mlkbsl.vsi.ru

²*Институт корнеплодных культур НААН Украины*

Украина, 20300, Черкасская обл., г. Умань, ул. Интернациональная, 4

НОВАЯ ПАРАДИГМА ЯВЛЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ И НАСЛЕДСТВЕННОСТИ ЖИВЫХ СИСТЕМ ОРГАНИЗМОВ

Рост, развитие, жизнедеятельность живых систем, созревание и старение подчинены законам изменчивости и наследственности, процессам, происходящим в организме в самой глубокой клетке. Они являются результатом подчинения живой системы организма, поступающим из её недр и внешней среды «процессов» генетически запрограммированных, которые могут ускоряться или замедляться за счет действия внешних (био- абιοфакторов и биоинформации) и внутренних факторов.

Изменчивость и наследственность как составные части адаптивности живых систем – общие категории, присущие разуму и биоин-

формации, всему живому. Адаптивная стратегия в комплексе обладает собственной логикой развития, имеет свои концептуальные, методические, аналитические принципы, которые базируются на законах природы [1, 2, 7].

Изменчивость, как форма преодоления живой системой экстремальных условий имеет общебиологический смысл. Так клетка, ее изменчивость (современное представление о ее организации) способна под влиянием внутренних и внешних факторов (их взаимодействия) кооперативно переходить из одного состояния в другое, т. е. работать как биологический триггер.

Однако, до настоящего времени нет теоре-