

биотических повреждений, так как доступность питательных веществ в разных деревьях становится неравноценной.

2. Большую ценность представляют фенотипы многовековых деревьев, которые сохранились как единичные экземпляры от существовавших несколько веков назад насаждений, выдержали длительное давление отбора и дают представление о биохимических фенотипах, позволяющим деревьям выжить в условиях длительного воздействия биотических стрессов.

### Литература

1. Беликов В.В. Оценка содержания флаванол-производных в плодах *Silybum marianum* (L.) // Раст.рес.- 1985.- В.3.- С.350-358.
2. Бузун Г.А., Джемухадзе К.М., Милешко Л.Ф. Определение белка в растениях с помощью амидо-черного // Физиол.раст.-1982.- Т.29.- С.198-204
3. Ивашов А.В., Бойко Г.Е., Симчук А.П. Модификация и утилизация фенольных соединений листьев дуба пушистого гусеницами зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда // Ж.общей биологии.-1992.-т.53.-№3.-С.384-393.
4. Жесткова И.М., Молотковский Ю.Г. Регулирование фотосинтеза в интактных хлоропластах шпината и клетках эвглены кверцетином и бикарбонатом // Физиол.раст.-1984.-Т.31.-С.266-272.
5. Полякова Л.В. Особливості мікроклонального розмноження сіянців дуба звичайного (*Quercus robur* L.) in vitro залежно від показників вторинного обміну // Лісівництво і агролісомеліорація.-2006.-в.109.-с.236-243.
6. Haukioja E. Plant defences and population fluctuations of forest defoliators: mechanism-based scenarios // Ann.Zool.Fennici..-2005.-v. 42.-P. 313-325.
7. Julkunen-Tiitto R. Phenolic constituents in leaves of northern willows: methods for the analysis of certain phenolics // J.Agric.Food Chem.-1985.-V.33.-P.213-217.
8. MA Auger, Jaj-Allemand C., Bastien C., Geri C. Quantitative variation of taxifolin and its glucoside in *Pinus sylvestris* needles consumed by *Diprion pini* larvae // Ann.Sci.For.-1994.-V.51.-P.135-146.
9. Oszako N., Woodward St. Oak dieback. In: Possible limitation of decline phenomena in broadleaved stands// Warsaw, Poland.-2006.-P.7-20.

### Резюме

Изучали биохимические фенотипы деревьев дуба черешчатого и дуба пушистого в связи с устойчивостью к листогрызущим вредителям и патогенам (мучнистая роса). Фенотипы многовековых деревьев отражают закрепленные отбором варианты соотношения некоторых вторичных метаболитов и белка, обеспечивающих разную степень устойчивости к биотическим повреждениям.

Вивчали біохімічні фенотипи дерев дуба звичайного і дуба пухнастого у зв'язку із стійкістю до листогризів і патогенів (борошниста роса). Фенотипи багатовікових дерев відображають співвідношення деяких вторинних метаболітів і білка, що забезпечує різний ступінь стійкості до біотичних пошкоджень.

The biochemical phenotypes of *Quercus robur* and *Quercus pubescens* trees according their tolerance to insects and pathogens (*Microsphaera alphitoidea*) were studied. Phenotypes of old oak trees provide the different kinds of some second metabolites and protein proportion according their level of defense.

### ПРОКОПИК Д.О., ТЕРНОВСЬКА Т.К.

Національний університет «Києво-Могилянська Академія» МОН України,  
Україна, 04070, Київ, вул. Г. Сковороди, 2, e-mail: tern@ukma.kiev.ua

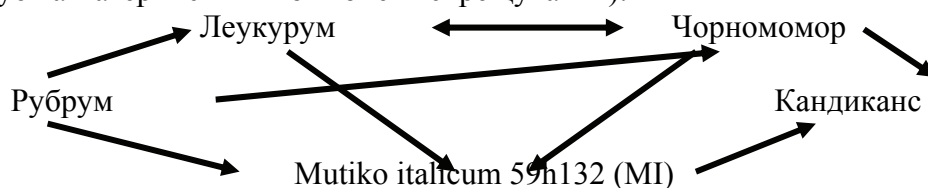
## ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ОСТИСТОСТІ У ТВЕРДІЙ ПШЕНИЦІ (*Triticum durum* Desf.)

Відомо, що безостість у м'якій пшениці контролюється трьома генами: *Hd* (hooded, закритий капюшоном), *B1* та *B2* (tipped 1 й tipped 2, з наконечником), – розташованими на 4А, 5А і 6В хромосомах відповідно [1]. Ці гени є доміантними інгібіторами остистості, тобто повністю остиста рослина мусить бути рецесивною гомозиготою. Можливі також проміжні варіанти остистості. Зокрема, в рослини із геном *hd* ості будуть значно коротші та нахилені при основі; апікальні ості можуть бути загнуті чи закручені, а луска сплющена. В гомозигот за геном *b1* (tipped 1) ості в основі та посередині колосу є дуже короткими, проте на верхівці колосу вони сягають 1 см, розташовані прямо й не закручуються. В особин із фенотипом tipped 2 (*b2*) ості не перевищують 6 мм, можуть загинатися та більше сконцентровані посередині колосу. Присутність принаймні двох доміантних генів повністю пригнічує утворення остей. Ця інформація стосується виключно м'якої пшениці, на якій були проведені роботи із генетичного аналізу даної ознаки та фізичного картування генів за допомогою делеційних мутантів. Всі можливі варіанти остистості зустрічаються і серед твердих пшениць, хоча безостість для них, зазвичай, не характерна. Наразі невідомо, чи ті ж інгібітори втягнуті в контроль остистості в твердій пшениці, що і в м'якій [2]. Про промотори остистості відомо мало, і відомості суперечливі. Однак є декілька вказівок на те, що у диплоїдних та тетраплоїдних пшениць доміантною може бути ознака остистий колос [3]. Ще раніше Goud запропонував наявність множинних алелів, розташованих на різних хромосомах, для гену-промотору *a* у м'якій пшениці [4]. Позаяк, на сьогоднішній день, промоторні гени не входять до каталогу генів та генних символів пшениці McIntosh, і посилання на згадані роботи майже не зустрічаються в сучасних статтях [1], хоча дослідження генетичного контролю остистості вказують на складні механізми пригнічення утворення остей та взаємодію генів *Hd*, *B1* та *B2* [2]. З огляду на цитогенетичні дослідження, зараз припускають, що напівостистий стан зумовлений епістатичною взаємодією генів *B1* та *B2* та промоторних генів [5]. Крім того, гени *B1* та *B2* мають плейотропний вплив на форму луски. Загострена луска пов'язана із повною остистістю та з'являється лише в особин із генотипом *b1b1b2b2*. *B2* зменшує довжину краю луски (дзьобу) з утворенням гострого краю, *B1* – з утворенням тупого краю. При цьому *B1* епістатичний стосовно до *B2* [2].

Таким чином, питання про контроль ознаки остистості не є однозначним та вирішеним. Плейотропні ефекти генів-інгібіторів остистості можуть опосередкованим чином вказувати на регуляторну природу генів, які контролюють розвиток остей.

### Матеріал та методика

Генетичним матеріалом дослідження слугували такі форми та сорти із геномною формулою AABB,  $2n=28$ : сорт озимої твердої пшениці Чорномор (автор – О. І. Паламарчук, м. Одеса), лінії твердої озимої пшениці Леукурум, Рубрум, Кандиканс, надані Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юрьєва, м. Харків, лінія твердої озимої пшениці Mutiko italicum 59h132, створена та люб'язно надана д.б.н. Т. К. Терновській селекціонером В. В. Костіним в КДІСГ, м. Краснодар. Серед вивчених зразків твердої пшениці, які було використано як компоненти схрещування, Mutiko italicum 59h132 (MI) був повністю безостий (БО), Кандиканс та Рубрум характеризуються остевидними відростками різного ступеня розвитку (ОВ), а сорти Леукурум та Чорномор мають добре розвинуті, типові для *T. durum*, ості (О). Зазначені зразки було використано у якості батьківських форм у циклічному схрещуванні за схемою (стрілка вказує на материнський компонент схрещування):



Насіння  $F_1$  було висіяно у полі, рослини оцінено за остистістю та отримано покоління  $F_2$  через самозапилення. Рослини  $F_2$  було вирощено та оцінено за польових умов (табл. 1).

### Результати та обговорення

Фенотип гібридів  $F_1$  (табл. 1) показує, що в жодному випадку не було повного домінування ознаки, яка притаманна одному з компонентів схрещування. В усіх випадках спостерігається проміжне успадкування з ухилом в бік батька, який характеризується менш розвиненими остями. Оскільки ступінь розвитку остеподібних відростків не піддається об'єктивній оцінці, рослини  $F_2$  у всіх комбінаціях схрещування класифікували на три фенотипні класи у відповідності до фенотипів батьківських форм та гібридів  $F_1$ : остисті, безості з остеподібними відростками.

Таблиця 1.

Характеристика рослин  $F_1$  та  $F_2$  за ознакою остистіть

Комбінація схрещування	Фенотип рослин $F_1$	Фенотип та кількість рослин у $F_2$			Обсяг виборки
		Безості (БО)	З остевидними відростками (ОВ)	Остисті (О)	
МІ х Рубрум	БО зі слабкими ОВ	75	38		113
Кандиканс х МІ	БО зі слабкими ОВ	59	18		77
МІ х Чорномор	ОВ	23	56	23	102
МІ х Леукурум	ОВ	30	109	42	181
Леукурум х Рубрум	Розвинуті ОВ		71	38	109
Чорномор х Рубрум	Розвинуті ОВ		98	41	139
Кандиканс х Чорномор	Розвинуті ОВ		133	57	190
Леукурум х Чорномор	Остисті			177	177
Чорномор х Леукурум	Остисті			45	45

Відсутність розщеплення за остистістю у  $F_2$  для схрещування Леукурум х Чорномор у реципроках, а також відсутність фенотипної різниці між компонентами схрещування та гібридами  $F_1$  для цієї комбінації є основою для твердження, що ці генотипи мають однакову генетичну основу для ознаки остистий колос. Для комбінацій схрещування,  $F_2$  яких мали по два фенотипних класи, перевірили гіпотезу про моногенний контроль ознаки (табл. 2), яка виявилась вірною для трьох комбінацій схрещувань з п'яти. Для двох інших визначитися щодо прийняття або спростовування гіпотези про моногенний контроль не вдалося.

Сорти Чорномор та Леукурум є твердою пшеницею і немає відомостей, що в їх родоводах брала участь м'яка пшениця, *T. aestivum*. Навпаки, про генотипи МІ, Рубрум та Кандиканс достеменно відомо, що вони пішли від схрещування *T. aestivum* х *T. durum* з наступним неконтрольованим самозапиленням пентаплоїдного гібрида AABBD,  $2n = 35$ , та добором тетраплоїдних форм просто за типовим для твердої пшениці фенотипом (персональне повідомлення авторів цих форм, В.В. Костіна, Краснодарський НДІСГ, та В.Н. Чередниченко, Харківський ІР). За свідоцтвом В.В. Костіна, генотип *Mutiko italicum* 59h132 має у своєму родоводі сорт м'якої пшениці Аврора. Сорт Аврора має ген *B1* на хромосомі 5AL [1], який обумовлює розвиток безостого фенотипу.

Таблиця 2.

Перевірка гіпотез про генетичний контроль ознаки остистіть колоса

Комбінація схрещування	Теоретичне співвідношення класів	Емпіричні обсяги класів у $F_2$	Значення $\chi^2$

МІ х Рубрум	3:1	75 Б + 38 ОО	4,49*
Кандиканс х МІ	3:1	59 Б + 18 ОО	0,11
МІ х Чорномор	3:10:3	23 Б + 56 ОО + 23 О	2,51
МІ х Леукурум	3:10:3	30 Б + 109 ОО + 42 О	2,52
Леукурум х Рубрум	3:1	71 ОО + 38 О	5,65*
Чорномор х Рубрум	3:1	98 ОО + 41 О	1,50
Кандиканс х Чорномор	3:1	133 ОО + 57 О	2,53

$$* \chi^2_{st0,01} > \chi^2 > \chi^2_{st0,05}$$

Цілком можливо, що безостій фенотип лінії МІ пояснюється наявністю у її геномі саме гена *В1*. При схрещуванні лінії МІ із сортами твердої пшениці, які не мали у родоводі м'якої пшениці, у  $F_2$  спостерігається три фенотипні класи, співвідношення між якими свідчить про участь у контролі ознаки двох генів. Для вихідних форм можна запропонувати такі генотипи та дії алелів генів: МІ  $aaBB$ , *В* - ген безостості з неповним домінуванням; Чорномор та Леукурум  $AAbb$ , *А* - ген-промотор остистості з неповним домінуванням. Взаємодія між генами *А* та *В* може бути охарактеризована як звичайна адитивна полімерія. Тобто у присутності одного гена *А* ген *В* поводить себе як напівдомінантний. Звідси маємо таку відповідність між генотипами та фенотипами від розщеплення дигетерозиготи:

Генотип	9A–B–	3A–bb	3aaB–	1aabb
Фенотип	Остеподібні відростки як у $F_1$	Остисті як сорт Чорномор та Леукурум	Безості як лінія МІ	Остеподібні відростки через відсутність домінантних промоторів певних станів

За результатами наших досліджень, пов'язаних з одночасною оцінкою рослин  $F_2$  за ознакою остистості та за електрофоретичним спектром альфа-амілази, промотор остистості може бути локалізований у хромосомі 6В [6]. Якщо остеподібні відростки розвиваються у присутності гомозиготних рецесивних алелів обох генів, сортам Рубрум та Кандиканс можна приписати саме такий генотип. Проте, остеподібні відростки у цих форм різні, більш розвинені у Кандиканса, ніж у Рубрума. Звичайно, можна збільшувати кількість генів, та залучати до розщеплення гіпотетичні гени-модифікатори. Але не можна виключити можливість існування різних алелів одного й того самого гена *В*, які сприяють розвитку остеподібних відростків різного ступеню, від таких, що наближаються до безостих колосів, до таких, які нагадують напівостисті і можуть бути описані як остисті колосся.

Тоді від схрещування з генотипом МІ очікуємо співвідношення 3 безостих та 1 остеподібні відростки. Дійсно, у комбінації Кандиканс х МІ спостерігається саме таке розщеплення (табл. 2), а в комбінації МІ х Рубрум має місце деяка нестача безостих рослин. На наш погляд, це пов'язано із дуже низькою зимостійкістю лінії МІ. При зимованні популяції  $F_2$  могла мати місце вибіркова загибель рослин з генотипом, близьким до цієї лінії.

Від схрещування тих самих генотипів з сортами твердої пшениці, для яких ми запропонували формулу генотипу  $bbAA$ , слід очікувати один клас повністю остистих рослин з генотипом  $bbAA$ , всі інші генотипи сприятимуть розвитку остеподібних відростків різного ступеня. Нестача рослин у фенотипному класі ОО та надлишок остистих рослин слід розглядати як підтвердження нашого припущення про різний ступень розвитку остей у залежності від алельного складу генотипу, що ускладнює класифікацію рослин за фенотипом.

Результат дослідження дає змогу висловити декілька припущень про генетичний контроль ознаки остистості у представників твердої пшениці. Як і у м'якої пшениці, ці

представники мають домінуючі гени-інгібітори остистості. В нашому випадку, можливо, це ген *В1* генотипу МІ. У генофонді твердої пшениці є гени-промотори остистості. Вони діють як гени з адитивною міжалельною взаємодією та взаємодіють з генами —інгібіторами остистості також адитивно. Не можна також виключити, що гени, які контролюють остистість у пшениці, характеризуються множинним алелізмом.

#### Література

1. *McIntosh R.A. et al.* Catalogue of gene symbols for wheat. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>
2. Sourgille P., Cadalen T., Gay G. et al. Molecular and physical mapping of genes affecting awing on wheat // *Plant Breeding*. – 2002. – Vol. 121., P. 320–324.
3. Goncharov N. P. Comparative-genetic analysis – a base for wheat taxonomy revision. *Czech J. Genet and Plant Breed.* – 2005 – Vol. 41. Special issue. – P. 52–54.
4. Goud J. V., Sadananda A. R. Two new awn promoter genes in bread wheat // *Genetics*. – 1978. – Vol. 43. – P. 12–16.
5. Ma W., Zhang W., Gale K. R. Multiplex-PCR typing of high molecular weight glutenin alleles in wheat // *Euphytica*. – 2003. – Vol. 134. – P. 51–60.
6. Prokopyk D. O., Antonyuk M. Z., Ternovskaya T. K. The genetic control of the  $\alpha$ -amylase isozymes of the durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Cytology and Genetics*. – 2009. – 43. – N 3. – P. 3–9.

#### Резюме

Генетический анализ пяти генотипов твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) разного происхождения по признаку остистость колоса выполнен с использованием  $F_1$   $F_2$  от циклических скрещиваний. Показано участие в контроле признака двух генов, одного промотора остистости и одного ингибитора остистости. Межалельное и межгенное взаимодействия аддитивны.

Генетичний аналіз п'яти генотипів твердої пшениці (*Triticum durum* Desf.) різного походження за ознакою остистість колосу виконано з застосуванням  $F_1$  та  $F_2$  від циклічних скрещувань. Показано участь у контролі ознаки двох генів, одного промотора остистості та одного інгібітора остистості. Міжалельна та міжгенна взаємодії адитивні.

Genetic analysis of five *durum* wheat genotypes (*Triticum durum* Desf.) for a character awned spike using  $F_1$  and  $F_2$  from cyclic crosses was performed. The character was shown to be controlled by two genes, an awn promoter and an awn inhibitor with additive interaction between alleles and genes.

**РАДИОНОВ Д. Б.<sup>1</sup>, АНДРИЕВСКИЙ А. М.<sup>1</sup>, ТОЦКИЙ В. Н.<sup>1</sup>,  
КОЗЕРЕЦКАЯ И. А.<sup>2</sup>**

*1 – Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина, e-mail: [pankova@yandex.ru](mailto:pankova@yandex.ru)*

*2 – Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 64, Киев, 01033, Украина, e-mail: [kozeri@gmail.com](mailto:kozeri@gmail.com)*

#### **ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ГЕНОТИПОВ И АЛЛЕЛЕЙ ПО ЛОКУСУ $\beta$ -СПЕЦИФИЧНОЙ КАРБОКСИЭСТЕРАЗЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER* УКРАИНЫ**

Генетическая изменчивость популяций, как движущий фактор эволюции, складывается из двух компонент: 1) накопленная и поддерживаемая в популяции унаследованная генетическая изменчивость (генетический полиморфизм); 2) *de novo* возникающие мутации в репродуктивном поколении, или собственномутационный процесс. Совместно, эти два фактора составляют генетический полиморфизм [1]. Спектр и частоты