

межгеномных рекомбинаций на уровне целых хромосом могут определяться (наряду с прочими факторами) типом деления унивалентов в анафазе I мейоза.

It was experimentally proved that crossover exchanges between homeologues are a major mechanism of forming intergenomic recombinations at the chromosome segment level during formation of recombinant genome in tetraploid triticale. The pairing frequency of homeologous chromosomes was shown to depend directly on their structural similarity. It was revealed that the transmission frequency via gametes of univalent wheat chromosomes and, accordingly, types of intergenomic recombinations at the level of entire chromosomes can be determined (along with other factors) by the type of univalent division during anaphase I of meiosis.

КИРПИЧЁВА И.В.

Луганский национальный аграрный университет,
Украина, 91008, г. Луганск, ЛНАУ, кафедра биологии растений,
e-mail: kirinopsis@rambler.ru

ВЛИЯНИЕ МУТАЦИИ *angustifolia (an3-1)* НА СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

В современных генетических исследованиях *A. thaliana* является самым популярным и удобным растительным объектом. Однако несмотря на огромное собрание морфологических мутантов, только некоторые из них использованы для генетических исследований развития листа.

Листья – это ключевые органы для понимания морфогенеза у растений [6]. Изучение листьев *A. thaliana* позволяет понять фундаментальные механизмы контроля развития листа, а также изучить эволюцию развития листа [9]. Лист обладает особенно высокой пластичностью. Изменчивость листьев наблюдается не только у разных видов, но и у одного и того же растения. Она обусловлена совокупностью внешних и внутренних факторов, определяющих его развитие [5].

Гены *ANGUSTIFOLIA (AN)* считаются ключевыми в регулировании полярности клеток и ширины листовой пластинки. Сейчас известны различные гены *AN*, определяющие формирование узких листьев, но за счет разных механизмов [8]. Настоящая работа посвящена морфологической характеристике строения листьев у мутанта *an3-1* в сравнении с диким типом.

Материалы и методы

Семена экотипа Landsberg (La0) и мутантной линии *an3-1* (N241) получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (NASC) [7]. В соответствии с едиными правилами генетической номенклатуры в тексте использовано следующее сокращение названия мутации: *an* – *angustifolia* (в пер. с лат. узкие листья) [1]. Растения выращивали в почвенной культуре в лаборатории светокультуры на кафедре биологии растений Луганского НАУ по известной методике [4]. Все наблюдения и измерения проводили в период начала цветения. Для измерений с каждого растения брали самый крупный розеточный лист и самый крупный стеблевой лист.

Результаты и обсуждение

В большинстве случаев по форме листьев между растениями разных экотипов принципиального различия нет. Среди множества образцов *A. thaliana* экотип Landsberg широко известен и часто используется в различных генетических исследованиях. В настоящей работе экотип Landsberg использован в качестве дикого (нормального) типа (WT), стандарта, с которым сравнивалась мутантная линия *an3-1*.

Для растений дикого типа свойственна гетерофиллия (изменение формы листьев в пределах одного и того же растения). Длинночерешковые округлые листья

постепенно сменяются овальными короткочерешковыми. Верхушки розеточных листьев тупые. Верхушки первых по счету стеблевых листьев тупые, а последующих обычно острые. Основания первых розеточных листьев могут быть округлыми или клиновидными, у последующих – клиновидными. Форма основания стеблевых листьев близка к клиновидной. В ходе онтогенеза происходит вначале увеличение каждого последующего листа, а затем их уменьшение (каждый последующий стеблевой лист меньше предыдущего) (рис. 1 а).

Листовая пластинка (далее л. пластинка) является наиболее характерной частью листа. По классификации Жуковского П.М. [2] форма л. пластинки определяется с учетом отношения длины листовой пластики к её наибольшей ширине, а также того, в какой части л. пластинки (верхней, средней или нижней) ширина наибольшая.



Рис. 1. Листья растений двух разных линий *A. thaliana*

а – листья растения экотипа Landsberg (1-7 розеточные листья, 8-10 стеблевые листья); б – листья мутанта *an3-1* (1-14 розеточные листья, 15-18 стеблевые листья). Пояснение: деления на шкале через 0.5 мм.

На основе результатов измерений, необходимых для установления формы листа, вычисляли элементарные статистики. Отношение длины л. пластинки к её ширине у розеточных листьев экотипа La0 составляет в среднем 2.18, у стеблевых 2.19, а наибольшая ширина л. пластинки находится в средней её части. Форму таких листьев мы относим к овальной, так как полученные значения ближе к тем, при которых лист может считаться овальным.

Самым изменчивым признаком у розеточных листьев является "длина черешка" ($25\% < cv$); у остальных признаков изменчивость средняя ($10\% < cv < 25\%$). Изменчивость по большинству количественных признаков стеблевых листьев средняя, по признаку "ширина л. пластинки" сильная [3].

Молекулярно-генетические исследования зарубежных ученых показали, что поляризация листа может контролироваться двумя способами: размерами клеток (например, у мутанта *an1-1*) и числом клеток (например, у мутантов *an3*; *cro4-1*). У мутанта *an3* узкие листовые пластинки нормальной длины. Клетки этого мутанта

нормального размера, но число их в л. пластинке уменьшено вдоль центральной оси (жилки) [6].

Форма л. пластинок мутантной линии *an3-1* иная, чем у дикого типа (рис. 1 б). У многих листьев самая широкая часть л. пластинки находится ближе к верхушке. Как именно будет называться форма таких листьев (обратноширокояйцевидная, обратнояйцевидная или обратноланцетная) зависит от отношения длины л. пластинки к её ширине.

Длина черешка у первых розеточных листьев мутантной линии *an3-1* примерно равна длине л. пластинки. У последующих листьев длина черешка постепенно уменьшается. В результате последний розеточный лист часто безчерешковый. Иногда на растении безчерешковыми являются несколько последних листьев (не более 3). Стеблевые листья всегда безчерешковые.

Отношение длины к ширине у розеточных листьев составляет 3.31. У примерно 77% взятых для измерений листьев (30 шт. из 39) форма л. пластинок является обратноланцетной (наибольшая ширина л. пластинок ближе к верхушке). У остальных розеточных листьев самой широкой была средняя часть, поэтому форма л. пластинок считается продолговатой. У стеблевых листьев форма продолговатая (отношение длины к ширине 3.51; наибольшая ширина в средней части).

Изменчивость у розеточных листьев по признаку "длина черешка" сильная, по остальным признакам средняя. У стеблевых листьев по всем признакам изменчивость средняя.

Мутантный аллель *an3-1* максимально значимо влияет почти на все количественные признаки розеточных и стеблевых листьев (табл. 1).

Таблица 1

Сравнение количественных признаков мутантной линии *an3-1* и дикого типа (Landsberg) по t-критерию Стьюдента

Показатели	Признаки				
	длина листа	длина л. пластинки	ширина л. пластинки	отношение длины л. пластинки к её ширине	длина черешка
Р о з е т о ч н ы е л и с т ь я					
Среднее значение <i>an3-1</i>	2.35±0.04	1.98±0.05	0.60±0.01	3.31±0.07	0.37±0.02
Среднее значение Landsberg	2.77±0.06	2.35±0.05	1.08±0.02	2.18±0.04	0.49±0.04
Разность	-0.41±0.07	-0.37±0.07	-0.48±0.02	1.13±0.08	-0.12±0.04
Разность, %	-15.1	-15.8	-44.5	51.6	-24.9
t-критерий Стьюдента	5.71***	5.20***	23.34***	13.75***	2.86**
С т е б л е в ы е л и с т ь я					
Среднее значение <i>an3-1</i>	-	1.31±0.04	0.38±0.01	3.51±0.09	-
Среднее значение Landsberg	-	1.36±0.04	0.64±0.03	2.19±0.05	-
Разность	-	-0.05±0.06	-0.26±0.03	1.32±0.1	-
Разность, %	-	-3.8	-40.8	60.1	-
t-критерий Стьюдента	-	0.89	8.48***	12.65***	-

Сильнее всего у мутантной линии уменьшается ширина л. пластинки розеточных листьев (на 44.5%). Однако мутация *an3-1* уменьшает значения и ряда других признаков. Примерно одинаково уменьшаются длина розеточного листа и длина л. пластинки (на ~ 15%). Значительно уменьшается длина черешка (на 25%) (табл. 1). На ширину стеблевых листьев мутантный аллель *an3-1* влияет так же сильно (уменьшает на 40.8%), как и на розеточные. На длину стеблевых листьев *an3-1* почти не влияет (уменьшает незначимо на 3.8%). В результате сильного уменьшения ширины розеточных и стеблевых листьев изменяется отношение длины л. пластинки к её ширине. В данном случае это значение больше, чем у дикого типа; как у розеточных, так и стеблевых листьев оно превышает таковое у дикого типа более чем на 50%.

Выводы

1. Мутация *an3-1* сильнее всего влияет на ширину розеточных и стеблевых листьев. Примерно в равной степени уменьшается ширина как розеточных листьев (на 44.5%), так и стеблевых (на 40.8%).

2. Под влиянием мутации *an3-1* длина листа и длина л. пластинки розеточных листьев уменьшаются на ~ 15%.

3. Листовые пластинки розеточных листьев обратноланцетной (77% изученных листьев) и продолговатой (23%) формы, тогда как у дикого типа листья овальной формы.

4. Под влиянием мутантного аллеля *an3-1* длина черешка розеточных листьев значительно уменьшается (в среднем на ~ 25%).

5. Листовые пластинки стеблевых листьев растений линии *an3-1* продолговатой формы, в отличие от овальной формы у дикого типа. Такая форма стеблевых листьев обусловлена уменьшением ширины л. пластинок, в то время как длина л. пластинок почти не уменьшается (на 3.8%) по сравнению с диким типом.

Литература

1. *Ежова Г.А., Лебедева О.В., Огаркова О.А.* и др. *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений. – М.: МАКС Пресс, 2003. – 220 с.
2. *Жуковский П. М.* Ботаника. – М.: Колос, 1982. – 623 с.
3. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
4. *Соколов І.Д., Шеліхов П.В., Соколова Т.І.* та інші. Генетика. Практикум. – Київ: Арістей, 2003. – 176 с.
5. *Федоров Ал. А., Курпичников М.Э., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 302 с.
6. *Kim G., Shoda K., Tsuge T., Cho K., Uchimiya H., Yokoyama R., Nishitani K., Tsukaya H.* The *ANGUSTIFOLIA* gene of *Arabidopsis*, a plant CtBP gene, regulates leaf-cell expansion, the arrangement of cortical microtubules in leaf cells and expression of a gene involved in cell-wall formation // *The EMBO journal*. – 2002. – P. 1267-1279.
7. *Seed List.* The Nottingham Arabidopsis Stock Centre. – Nottingham: The University of Nottingham, 1994. – 147 p.
8. *Tsuge T., Tsukaya H., Uchimiya H.* Two independent and polarized processes of cell elongation regulate leaf blade expansion in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // *Development*. – 1996. – Vol. 122. – P. 1589-1600.
9. *Tsukaya H.* Leaf Development // *Doi*. – 2002. – 10.1199/0072.

Резюме

Установлено, что листовые пластинки розеточных листьев у мутанта *an3-1* обычно обратноланцетной, реже продолговатой формы, тогда как у дикого типа листья овальной формы. Форма стеблевых листьев растений линии *an3-1* продолговатой формы, в отличие от овальной формы у дикого типа.

Вплив мутації *angustifolia (an3-1)* на будову листя у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Встановлено, що листові пластинки розеткового листя у мутанта *an3-1*

звичайно обернено-ланцетної, рідше довгастої форми, тоді як у дикого типа листя овальної форми. Форма стеблового листя рослин лінії *an3-1* довгастої форми, на відміну від овальної форми у дикого типа.

Influence of mutation *angustifolia (an3-1)* on the structure of leaves *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. It was stated, that sheet plates rosette leaves of a mutant *an3-1* back-lanceolate, rarer oblong form, while a wild type leaves of oval form. Form of stem leaves of plants line *an3-1* oblong form, unlike an oval form a wild type.

КОЗАЧЕНКО М.Р.

Інститут рослинництва ім. В.Я.Юр'єва УААН

Україна, 61060, Харків, проспект Московський, 142, E-mail: ppi@kharkov.ukrtel.net

Експериментальне вдосконалення форм ярого ячменю з новими та рідкісними ознаками

Вирощувані зараз культурні рослини пройшли процеси природних і штучних перетворень внаслідок мутацій, гібридизації, добору, зокрема селекції [1].

Різні систематичні групи рослин виникли в результаті різних мутацій, що закріплювались через добір. Дослідженнями багатьох авторів [2-4] і нашими [5] показано можливість індукування відомих і втрачених в природі нових ознак в межах виду, роду, родини.

З використанням методів радіаційного і хімічного мутагенезу нами одержано різноманітні мутації різних частин рослин ярого ячменю: соломини, колоса, квітки, квіткової луски, колоскової луски, остюка, зерна. Деякі з морфологічних мутацій мають інші ознаки, ніж у вихідних різновидностей, а окремі – навіть у виді культурного ячменю чи в роді ячмінь [5], що узгоджується із законом паралельної мінливості і гомологічної мінливості близьких видів і родів М.І.Вавилова [6] і вказує на спорідненість їх в минулих етапах еволюції.

У зв'язку з загальною проблемою розширення генетичного різноманіття вихідного матеріалу для створення нового покоління сортів рослин, важливо дослідити можливість залучення системних мутацій і рідкісних різновидностей в селекційний процес, який, за висловом М.І.Вавилова, є еволюцією, що направляється людьми [1].

Цікавими в цьому відношенні є мутації з волосоподібними, дуже короткими остюками, індуковані нами [7], і рідкісні безості форми ярого ячменю.

Важливо дослідити можливість експериментального вдосконалення в господарському відношенні форм з такими ознаками.

Матеріали і методи

Вихідний матеріал: двохранні мутанти з волосоподібними і ніжними та короткими остюками 83-47-6, 92-18-3 і 87-30-7; двохранні безості сортозразки Гранал, Гранал 447 і Sicagri 7 з можливими рудиментами щетиноподібних і грубих остюків; багаторядний зразок з короткими та грубими остюками; двохранні довгоості сорти Бадьорий, Галактик, Гама, Danuta, Джерело, Jersey, Екзотик, Ефект, Звершення, Зоряний, Nevada, Одеський 115, Стрункий, Терен, Фенікс, Харківський 84, Харківський 91, Цезар, Celinka; багаторядні довгоості сорти Вакула, Залік, Палідум 107; "трюхостий" мутант (з розвитком остюка у двох колоскових лусок); короткоостий багаторядний зразок IR 35664.

Діалельні і прості схрещування проводили в 1999-2006 рр., F₁ одержали в 2000-2007 рр. і F₂ – в 2001-2007 рр., добори біотипів F₃ провели в 2003-2007 рр., оцінку ліній – на всіх етапах генетико-селекційного процесу в 2004-2007 рр.

Статистичний аналіз розщеплення F₂, генотипових особливостей і успадкування робили за Б.А.Доспеховим [8] і М.А.Фединым и др. [9].