

3. *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006.— 600 с.
4. *Наумова Т.Н.* Апоспория // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000.— С. 146–151.
5. *Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г.* Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978.— 224 с.
6. Хромосомные числа цветковых растений. 1969.— 926 с.
7. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Asteraceae — *Menyanthaceae*.— Л., 1990.— 509 с.
8. *Bayer R.J., Stebbins G.L.* Distribution of sexual and apomictic populations of *Antennaria parlinii* // *Evolution*. 1983. Vol. 37. P. 305–319.
9. *Bierzychudek P.* Patterns in plant parthenogenesis // *Experientia*. 1985. Vol. 41. P. 1255–1264.
10. *Carman J.G.* Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyploidy and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter*. 1995. №8.— P. 39–53.
11. *Carman J.G.* Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.*— 1997. Vol. 61. P. 51–94.
12. *Herr J.M.* A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // *Amer. J. Bot.* 1971. Vol. 58. P. 785–790.

### Резюме

Показано, что растения *Antennaria dioica* на юго-восточной границе ареала вида, воспроизводятся семенным путем исключительно через амфимиксис, в то время как севернее, т.е. ближе к центральной части ареала,— через факультативный апомиксис.

It is shown, that *Antennaria dioica* plants from the south-east border of an aerial are reproduce by seeds through amphimixis while to the north, on territory, that lays closer to the central part of an aerial,— through facultative apomixes.

Було встановлено, що рослини *Antennaria dioica* північно-східної мережі видового ареалу розмножуються насінневим шляхом завдяки амфиміксісу, в той час як далі на північ, тобто ближче до центральної частини ареалу,— завдяки факультативному апоміксісу.

### КИРПИЧЁВА И.В.

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

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛИСТЬЕВ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

У растений дикого типа *Arabidopsis thaliana* розеточные и стеблевые листья простые. Имеется ряд генов (*ANGUSTIFOLIA1 (AN1)*, *ANGUSTIFOLIA3 (AN3)*, *ASYMMETRIC LEAVES1 (AS1)*, *ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2)*, *КОМПАКТА3 (CP3)* и др.) [1, 6, 7, 8, 10, 11, 12], изменяющих отношение

длины листовой пластинки к её ширине и поэтому в той или иной степени влияющих на форму листовой пластинки. С целью изучения совместного действия аллелей-уменьшителей и аллелей-увеличителей на форму листьев у арабидопсиса нами созданы двойные рецессивы, носители таких аллелей. Поскольку димутантные линии с новой формой листовых пластинок не укладываются в рамки существующих классификаций, предлагаем нашу классификацию формы простых листьев.

### Материалы и методы

В работе использованы семена гомозиготных мутантных линий *an3-1*, *cp3-1* и *asl-1* полученные из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (NASC) [9]. Линия *an1* была выделена сотрудниками кафедры биологии растений Луганского НАУ из димутантной линии *an1-1*, *dis1-1* (N2, NASC) [3]. При создании димутантов *asl-1*, *cp3-1* и *an1-1*, *an3-1* использовали гибридизацию с последующим отбором интересующих нас рекомбинантов в расщепляющихся поколениях. Растения выращивали по известной методике в лаборатории светокультуры ЛНАУ [3]. Сравнимые линии выращивали одновременно при соблюдении принципа полной рендомизации. Объём выборки по каждой из линий составлял не менее 40 шт.

### Результаты и обсуждение

Учитывая достоинства и недостатки известных классификаций [2, 4, 5], предлагаем нашу классификацию (рис. 1). В случае, когда длина листовой пластинки составляет менее 0,7 её ширины, то есть ширина листа в >1,4 раза превышает длину, лист называется широким.

Если отношение длины листовой пластинки к её ширине варьирует от 0,7 до 1,4 раз, лист называется округлым; если длина листовой пластинки

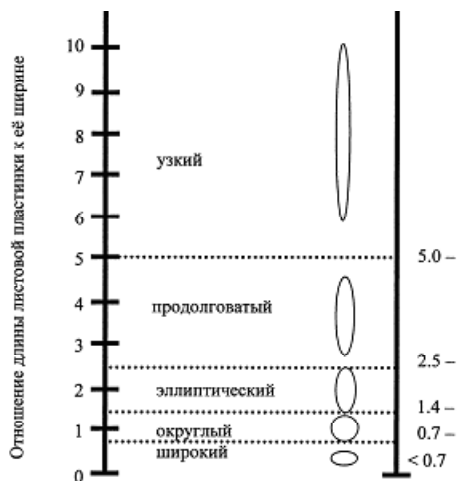


Рис. 1. Классификация формы простых листьев по признаку “отношение длины листовой пластинки к её ширине”

превышает ширину в 1,4–2,5 раза лист называется эллиптическим; если длина листовой пластинки превышает ширину в 2,5–5 раз, лист называется продолговатым; если длина листовой пластинки превышает ширину более чем в 5 раз, лист называется узким. В результате проведенных исследований у растений арабидопсиса обнаружены практически все возможные формы листовых пластинок (кроме узкого листа). В частности, у растений димутантной линии *as1, cp3* ширина листовой пластинки больше длины, лист широкий. Такой лист у арабидопсиса раньше не был известен.

Все листья мутантов *an1* и *an3*, как и димутанта *an3, an1* более узкие, чем у WT. Из всех изученных листьев по соотношению длины листовой пластинки и её ширины самые большие значения получены у мутантной линии *an3, an1*. Все розеточные листья этой линии являются более узкими по сравнению с диким типом и родительскими линиями. У исходной базовой линии *Ler*, а также мутантных линий (кроме линий *as1* и *as1, cp3*) каждый последующий из изученных листьев более вытянутый.

Самый узкий первый, третий и последний розеточный лист у мутантной линии *an3, an1*. Влияние мутации *an3* на третий розеточный лист не наблюдалось. На последний розеточный лист *an3* действует примерно в равной степени с аллелем *an1-1*. В целом, аллели *an1-1* и *an3-1* увеличивают отношение длины листовой пластинки к её ширине. Однако первый, третий и последний листья, как и у дикого типа, всё же относятся к эллиптическим. При совместном действии аллелей *an1-1* и *an3-1* отношение длины листовой пластинки к её ширине оказывается еще больше. В результате наиболее развитый лист у димутанта продолговатой формы (рис. 2).

У линий *as1* и *cp3* первый розеточный лист округлой формы, также как и у дикого типа. Меньше на отношение длины листовой пластинки к её

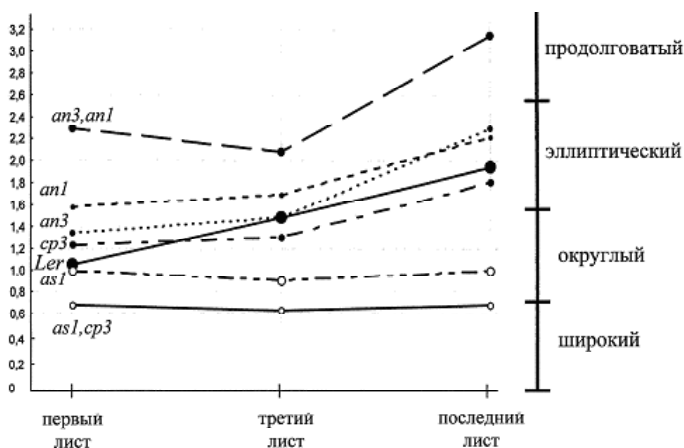


Рис. 2. Отношение длины листовой пластинки к её ширине у розеточных листьев растений разных генотипов

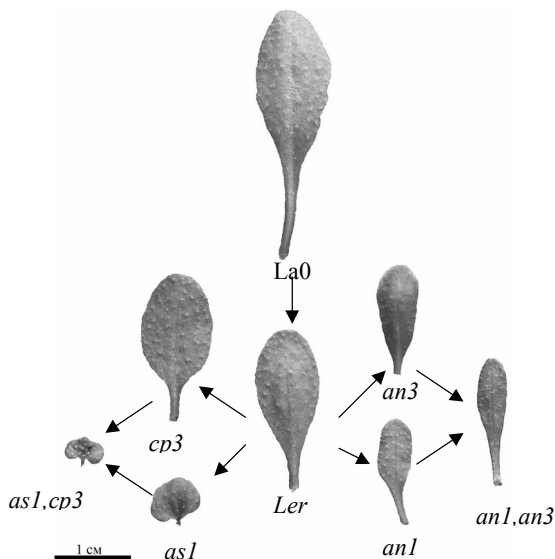


Рис. 3. Изменения наиболее развитых (последних) розеточных листьев под влиянием мутантных аллелей *er*, *an1*, *an3*, *as1* и *cp3*

ширине первого листа влияет мутация *as1*. Мутации *as1-1* и *cp3-1* уменьшают отношение длины листовой пластинки к её ширине третьего и последнего листа. В результате розеточные листья (за исключением наиболее развитых последних листьев у линии *cp3-1*) округлые. При взаимодействии этих мутаций соотношение длины и ширины уменьшается и приводит к формированию широких по форме листьев, как первого, так и третьего и последнего наиболее развитого розеточного листа (рис. 3). На рис. 3. представлены фото листьев, размеры которых близки к средним соответствующих линий.

Хорошо видно, как изменяются линейные размеры, площадь листовых пластинок и отношения длины листовой пластинки к её ширине. У исходного экотипа *La0* и *Ler* листья эллиптические. Совместное действие двух аллелей уменьшителей *as1-1* и *cp3-1* сильнее уменьшает отношение длины листовой пластинки к её ширине, чем каждый из этих аллелей порознь, в результате у двойного мутанта *as1, cp3* наиболее развитый розеточный лист широкий (рис. 3). Два плюс-аллеля *an1-1* и *an3-1* сильнее, каждая одиночная мутация, увеличивают отношение длины листовой пластинки к её ширине, в результате у двойного мутанта *an1-1, an3-1* листья продолговатые.

### Выводы

1. В онтогенезе у всех исследованных линий, за исключением *as1-1* и *as1-1, cp3-1*, форма каждого последующего настоящего листа обычно более вытянутая.

2. Аллели *an1-1* и *an3-1* увеличивают отношение длины листовой пластинки к её ширине. Однако первый, третий и последний листья, как и у дикого типа, всё же относятся к эллиптическим.

3. При совместном действии аллелей *an1-1* и *an3-1* отношение длины листовой пластинки к её ширине оказывается еще больше. В результате наиболее развитый лист у димутанта продолговатой формы.

4. Рецессивные мутации *as1-1* и *cp3-1* уменьшают отношение длины листовой пластинки к её ширине. В результате розеточные листья (за исключением наиболее развитых последних листьев у линии *cp3-1*) округлые.

5. При совместном действии аллелей *as1-1* и *cp3-1* отношение длины листовой пластинки к её ширине оказывается менее 1, так что лист можно считать не округлым, а широким.

### Литература

1. Ву Х.Ч., Ондар У.Н., Солдатова О.П. Особенности проявления новых аллелей генов *AS1* и *AS2* контролирующих морфогенез листа *Arabidopsis thaliana* // Онтогенез.— 2008.— Т. 39, №1.— С. 8–14.

2. Практикум по анатомии и морфологии растений: Учеб. пособие / Бавтуто Г.А., Ерей Л.М.— Минск.: Новое знание, 2002.— 464 с.

3. Соколов И.Д., Сигидиненко Л.И., Соколова Е.И. и др. Lugansk Arabidopsis seed stock center. Каталог генетической коллекции.— Элтон-2.— 2009.— С. 60.

4. Жуковский П. М. Ботаника.— М.: Колос, 1982.— 623 с.

5. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1956.— 302 с.

6. Byrne M., Barley R., Curtis M. et al. *Asymmetric leaves1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis* // Nature.— 2000.— V. 408.— P. 967–971.

7. Iwakawa H., Ueno Y., Semiarti E. et al. The *ASYMMETRIC LEAVES2* gene of *Arabidopsis thaliana*, required for formation of a symmetric flat leaf lamina, encodes a member of a novel family of proteins characterized by cysteine repeats and a leucine zipper // Plant Cell Physiol.— 2002.— V. 43.— P. 467–478.

8. Mary E., Byrne, Joseph Simorowski and Robert A. Martienssen *ASYMMETRIC LEAVES1* reveals *knox* gene redundancy in *Arabidopsis thaliana* // Development.— 2002.— V. 129.— P. 1957–1965.

9. *Seed List*. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre.— Nottingham: The University of Nottingham, 1994.— 147 p.

10. Semiarti E., Ueno Y., Tsukaya H. et al. The *ASYMMETRIC LEAVES2* gene of *Arabidopsis thaliana* regulates formation of a symmetric lamina, establishment of venation and repression of meristem-related homeobox genes in leaves // Development.— 2001.— V. 128.— P. 1771–1783.

11. Tsuge T., Tsukaya H. and 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.

12. Xu L., Xu Y., Dong A. et al. Novel *as1* and *as2* defects in leaf adaxial — abaxial polarity reveal the requirement for *ASYMMETRIC LEAVES1* and 2 and *ERECTA* functions in specifying leaf adaxial identity // Development.— 2003.— V. 130.— P. 4097–4107.

### Резюме

При сумісній дії в димутанта *an1,an3* формується розеткове листя довгастої форми. Рецесивні мутації *as1-1* і *cp3-1* зменшують відношення довжини листової

пластинки до її ширини. При їх спільній дії відношення довжини листової пластинки до її ширини виявляється менше 1, так що лист можна вважати не округлим, а широким.

При совместном действии у димутанта *an1,an3* формуються розеточні листя продолговатої форми. Рецесивні мутації *as1-1* і *cp3-1* зменшують відношення довжини листової пластинки до її ширини. При їх совместном действии відношення довжини листової пластинки до її ширини зменшується менше 1, так що лист можна вважати не округлим, а широким.

It was stated that mutant alleles of *an1-1* and *an3-1* is increased by attitude of length of sheet plate toward its width. Interaction of genes *AN1* and *AN3* results in forming of rosette-like leaves of oblong form *an1,an3*. The recession mutations of *as1-1* and *cp3-1* diminish attitude of length of sheet plate toward its width. At united their action attitude of length of sheet plate toward its width appears less than 1, so that a sheet can be considered not rounded, but wide.

**КОЗУБ Н.А.<sup>1</sup>, СОЗИНОВ И.А.<sup>1</sup>, СОЗИНОВ А.А.<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>Институт защиты растений УААН, Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 33, e-mail: sia1@abc.com.ua

<sup>2</sup>ГУ “Институт пищевой биотехнологии и геномики НАНУ”, Украина, 04123, г. Киев, Осиповского 2а

## **ВЛИЯНИЕ ПРИСУТСТВИЯ РЖАНОЙ 1BL/1RS ТРАНСЛОКАЦИИ НА ПРИЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТИ У РАСТЕНИЙ F<sub>2</sub> МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ОТ СКРЕЩИВАНИЯ ПОЧТИ ИЗОГЕННЫХ ЛИНИЙ ПО ГЛИАДИНОВЫМ ЛОКУСАМ**

Ржаная 1BL/1RS транслокация (транслокация короткого плеча хромосомы 1R ржи на длинное плечо хромосомы 1B пшеницы) является наиболее распространенной интрогрессией среди коммерческих сортов мягкой пшеницы [1]. Источником 1BL/1RS транслокации у подавляющего большинства современных сортов мягкой пшеницы является линия Riebesel 47–51, созданная Г. Рибезелем (Riebesel), с транслокацией от ржи Petkus (2x) [1]. Среди сортов украинской селекции зоны Лесостепи, созданных в последние 15 лет, ее частота достигла 40% [2]. В то же время, известно, что присутствие в геноме мягкой пшеницы 1BL/1RS транслокации оказывает отрицательный эффект на хлебопекарные качества [3]. На 1BL/1RS транслокации находится ряд генов устойчивости к болезням и вредителям: *Pm8* — ген устойчивости к мучнистой росе (возбудитель — *Erysiphe graminis*), *Sr31* — ген устойчивости к стеблевой ржавчине (возбудитель — *Puccinia graminis*), *Lr26* — ген устойчивости к бурой ржавчине (возбудитель — *Puccinia recondita*) и *Yr9* — ген устойчивости к желтой ржавчине (возбудитель — *Puccinia striiformis*) [4]. Во многих работах показано, что присутствие 1BL/1RS транслокации в геноме пшеницы повышает урожайность и экологическую ста-