

Н.А. КОЗУБ^{1,2}, И.А. СОЗИНОВ¹, А.А. СОЗИНОВ^{1,2}

¹ Институт защиты растений УААН,
03022, Киев, ул. Васильковская, 33
E-mail: sia1@i.com.ua

² Институт клеточной биологии и генетической инженерии
НАН Украины, 03143, Киев, ул. Акад. Заболотного, 148

ЗАВИСИМОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПЕРЕКРЕСТНОГО ОПЫЛЕНИЯ ОТ ГЕНОТИПИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ У МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ



С помощью запасных белков как генетических маркеров проанализированы показатели перекрестного опыления (частота перекрестного опыления, частота растений, на которых произошло переопыление, и интенсивность переопыления) у растений F_2 озимой мягкой пшеницы от реципрокного скрещивания Б-16 × Одесская красноколосая. Показатели переопыления существенно зависели от условий выращивания. Частота переопыления в реципрокной популяции составляла 0,35 % (Одесса, 2000 г.) и 5,11 % (Киев, 2004 г.). Наибольшие показатели переопыления наблюдаются у гомозигот по присутствию ржаной 1BL/1RS транслокации. Значение показателей переопыления у гетерозигот по присутствию транслокации является промежуточным. Выявлены различия по показателям переопыления между популяциями растений от прямого и обратного скрещиваний. Отмечена разнонаправленность этих различий по частоте переопыления и доле растений с переопылением, с одной стороны, и интенсивности переопыления, с другой.

© Н.А. КОЗУБ, И.А. СОЗИНОВ, А.А. СОЗИНОВ, 2008

Введение. Создание трансгенных сортов возобновило интерес к проблеме перекрестного опыления мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Это важно для оценки риска переноса генов посредством пыльцы от трансгенных сортов к нетрансгенным, а также к диким сородичам пшеницы, для обеспечения генетической чистоты семенной продукции как коммерческих посевов, так и при репродукции коллекционного материала. Пшеница является самоопылителем, однако у этого вида может происходить перекрестное опыление с низкой частотой [1]. Частота перекрестного опыления составляет от десятых долей процента до 3 %, но в отдельные годы у определенных генотипов она может возрасти до 10 % и выше [2]. В частности, в разных опытах обнаружены следующие частоты переопыления для сортов озимой пшеницы: 0–5,0 % [3], 0,1–5,6 % [4]; для сортов яровой пшеницы: 0–6,1 % [5], 0–3,78 % [6], не более 0,5 % [7], не более 0,44 % [8], 0–10,6 % [9]. При этом были выявлены сорта, имеющие повышенный уровень переопыления. Это сорта озимой мягкой пшеницы мироновской селекции Мироновская 10 (2,6 %), Мироновская низкорослая (3,6 %), Мироновская 26 (5,0 %), Мироновская 60 (4,4 %) [3], канадские яровые сорта Roblin (2,6 %) [6], Oslo (6,1 %) [5], Glinlea (10,6 %), Wildcat (6,3 %) [9]. Уровень переопыления быстро уменьшается с удалением от источника пыльцы [6, 8]. Важной характеристикой с практической точки зрения является максимальное расстояние от опылителя, на котором детектируется переопыление. Так, для сортов Katerwa и Biggar максимальным расстоянием, на котором детектировалось переопыление, было 3 м от опылителя, тогда как для сортов Oslo и Roblin – 27 м [6]. В работе Hanson et al. [8] максимальным расстоянием, на котором был обнаружен поток пыльцы (переопыление), было 42 м. В исследовании Matus-Cadriz et al. [7] случай переопыления был обнаружен на расстоянии 300 м от источника пыльцы.

В большинстве упомянутых исследований для обнаружения случаев переопыления в качестве маркера использовали признак голубой окраски зерна, который кодируется доминантным геном [10]. Форма с голубой окраской зерна выступает опылителем, а материнские растения не несут этого признака. Переопыление детектируется по экспрессии светло-голубого пигмента в триплоидном алейроновом

слое F₁ семян. Однако светло-голубые семена в некоторых случаях можно спутать с обесцвеченными семенами, получающимися из-за болезней или погодных условий, поэтому для подтверждения гибридности семена с голубой окраской необходимо высевать для анализа расщепления по этому признаку у семян на растении F₁ [7]. Такой выбор маркера ограничивает спектр форм-опылителей, и методика детекции переопыления занимает длительное время в связи с необходимостью подтверждения гибридности. Другим удобным видом маркеров для выявления переопыления у пшеницы могут быть локусы запасных белков [3]. Запасные белки эндосперма пшеницы являются мультилокусной полиморфной кодоминантной системой [11]. Благодаря триплоидной природе эндосперма [12], открытой С.Г. Навашиным в 1898 г., и кодоминантной экспрессии генов запасных белков, методом электрофореза можно идентифицировать генотип по локусам запасных белков у яйцеклетки и пыльцевого зерна, образовавших данную зерновку. Целью наших исследований являлась оценка показателей перекрестного опыления у растений F₂ мягкой пшеницы от реципрокного скрещивания с помощью локусов запасных белков как генетических маркеров.

Материалы и методы. Материалом исследования служили популяции растений F₂ озимой мягкой пшеницы от реципрокного скрещивания Б-16 × Одесская красноколосая (ОКК) (зерна F₃ с отдельных растений). Популяции были выращены на опытных делянках широкорядным посевом в 1999–2000 гг. (Одесса) (изучено 1329 растений) и 2003–2004 гг. (Киев) (756 растений) по соседству с другим материалом пшеницы (сорта, линии, гибридные популяции). Растения F₂ урожая 2004 г. были выращены чередующимися блоками по три ряда длиной 1,1 м каждого направления скрещивания (10 повторностей). С каждого растения методами электрофореза в полиакриламидном геле анализировали 5–30 отдельных зерновок F₃. Электрофорез глиадинов проводили в кислой среде в полиакриламидном геле [13], электрофорез высокомолекулярных (НМВ) субъединиц глютеинов – по методике Laemmli в 10%-ном разделяющем геле [14]. Аллели НМВ субъединиц глютеинов идентифици-

ровали по каталогу Payne and Lawrence [15], аллели глиадинов – по каталогу Метаковского [16]. Определяли генотипы зерновок по маркерным локусам – глиадиновым локусам *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A3* и локусам НМВ субъединиц глютеинов *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*. Б-16 несет ржаную 1BL/1RS транслокацию, маркером которой является аллель *Gli-B1l* (*Gli-B1-3*) [11]. Благодаря триплоидной природе эндосперма, по локусам запасных белков можно идентифицировать два типа гетерозигот, различающихся по дозе гена [17]. Следовательно, для каждой зерновки можно определить генотип по локусам запасных белков яйцеклетки и пыльцевого зерна, которые ее образовали. Перекрестное опыление детектируется по присутствию зерновок с нетипичным генотипом по их пыльцевому компоненту у растения F₂, тогда как среди генотипов по яйцеклеткам, которые образовали зерновки F₃, нетипичные варианты не должны выявляться. Нетипичным считается появление аллеля по указанному локусу (локусам) у пыльцевого зерна, отсутствующего у обеих родительских форм (вследствие переопыления пылью от других гибридов, сортов, а также линий, которые росли рядом на опытной делянке), или появление среди основной массы гомозигот с определенным аллелем по маркерному локусу единичных гетерозигот с альтернативным аллелем, характерным для родительских форм, с определенной дозой гена (альтернативный аллель, привнесенный пылью).

Для характеристики уровня переопыления определяли следующие показатели: частота растений, на которых произошло переопыление (ОСplant, %), частота переопыления (ОС, %), интенсивность переопыления (ОСИ, %).

Частота растений, на которых произошло переопыление: $ОС_{plant} = (\text{число растений, на которых обнаружено переопыление} / \text{общее число проанализированных растений}) \times 100$.

Частота переопыления: $ОС = (\text{суммарное число зерновок, завязавшихся в результате переопыления, обнаруженное среди первых пяти проанализированных зерновок с растения} / \text{общее число проанализированных растений}) \times 5 \times 100$.

Интенсивность переопыления: $ОСИ = (\text{суммарное число зерновок с переопылением} / \text{об-$

щее число зерновок, проанализированных с растений с перопылением) × 100.

Стандартную ошибку показателей (SE, %) определяли по формуле

$$SE = \sqrt{p(1-p)/n \cdot 100},$$

где p – соответствующая частота, n – численность выборки [18].

Результаты исследований и их обсуждение. Анализ индивидуальных растений F_2 , выращенных в широкорядном посеве, позволил охарактеризовать уровень перекрестного опыления у мягкой пшеницы с помощью трех показателей – частоты перекрестного опыления ОС, частоты растений, на которых произошло переопыление ОСplant, и интенсивности переопыления ОСI (частота переопыленных зерновок на растениях с переопылением). Показатель ОС (out-crossing rate) вычисляется аналогично показателям, использованным в других работах по изучению перекрестного опыления у пшеницы [6]. Его также называют

процент потока генов (gene flow, pollen-mediated gene flow) [7], доля гибридных зерновок [3]. Хотя для определения генотипа по маркерным локусам и подтверждения случая переопыления нами анализировалось от 5 до 30 зерновок с растения, с целью рендомизации для определения частоты перекрестного опыления (ОС) учитывали количество переопыленных зерновок только среди первых пяти проанализированных зерновок с каждого растения. Другие два показателя, обозначенные нами ОСplant и ОСI, ранее не использовались. Они характеризуют перекрестное опыление на уровне индивидуальных растений.

Показатели перекрестного опыления в популяциях растений F_2 от реципрокного скрещивания Б-16 × Одесская красноколосая, выращенных в разные годы в разных местностях, существенно различались ($P < 0,001$) (табл. 1). В условиях г. Одессы (2000 г.) частота перекрестного опыления составляла 0,33 %, доля растений, на которых наблюдалось переопы-

Таблица 1

Показатели переопыления у растений F_2 озимой мягкой пшеницы от реципрокного скрещивания Б-16 × Одесская красноколосая, выращенных на разных делянках

Место и год выращивания	Число растений		Общее число зерновок			ОС ± SE	ОСplant ± SE	ОСI ± SE
	общее	с переопылением	с переопылением среди первых 5 проанализированных	с переопылением	проанализированных среди растений с переопылением			
Киев, 2004	756	123	193	353	1355	5,11 ± 0,36	16,27 ± 1,34	26,05 ± 1,19
Одесса, 2000	1329	29	22	32	337	0,33 ± 0,07	2,18 ± 0,40	9,50 ± 1,60

Таблица 2

Показатели переопыления у растений F_2 комбинации скрещивания Б-16 × Одесская красноколосая, различающихся по направлению скрещивания

Место и год выращивания	Направленные скрещивания	Число растений		Общее число зерновок			ОС ± SE	ОСplant ± SE	ОСI ± SE
		общее	с переопылением	с переопылением среди первых 5 проанализированных	с переопылением	проанализированных среди растений с переопылением			
Киев, 2004	Б16 × ОКК	363	44	73	138	445	4,02 ± 0,46	12,12 ± 1,71	31,01 ± 2,19
Киев, 2004	ОКК × Б16	393	79	120	215	910	6,11 ± 0,54	20,10 ± 2,02	23,63 ± 1,41
Одесса, 2000	Б16 × ОКК	687	12	9	13	127	0,26 ± 0,09	1,75 ± 0,50	10,24 ± 2,69
Одесса, 2000	ОКК × Б16	642	17	13	19	210	0,40 ± 0,11	2,65 ± 0,63	9,05 ± 1,98

ление, составляла 2,18 %, а интенсивность переопыления — 9,5 %. У растений F₂, выращенных в 2004 г. в районе г. Киева, показатели переопыления оказались гораздо выше. Частота переопыления составляла 5,11 %, переопыление детектировалось у 16,27 % растений F₂, а интенсивность переопыления — 26 % (более четверти проанализированных семян с этих растений оказались гибридными).

Показатели перекрестного опыления значительно различались в зависимости от направления скрещивания для растений F₂, выращенных в 2004 г. (Киев), в отличие от популяции 2000 г. (Одесса) (табл. 2). Частота переопыления и доля растений, на которых произошло переопыление, оказались существенно выше у растений от направления скрещивания ОКК × Б16 (P < 0,01). В то же время растения от обратного скрещивания (с цитоплазмой от Б-16) характеризовались достоверно большим показателем интенсивности переопыления ОЦИ (P < 0,01).

Для популяции растений F₂, выращенной в 2004 г. (Киев), были проанализированы показатели перекрестного опыления на растениях с разными генотипами по маркерным локусам *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Glu-D1* (табл. 3). Оказалось, что частота перекрестного опыления зависит от генотипа по локусу *Gli-B1*. Наиболее высокая частота перекрестного опыления наблюдается на растениях с генотипом *Gli-B11.1* (гомозиготы по присутствию ржаной 1BL/1RS транслокации). Частота переопыления у них достигала 10,88 %, доля растений с этим генотипом, на которых происходило переопыление, была равна 29,41 %, а интенсивность переопыления — 31,21 %. Наиболее низкие показатели перекрестного опыления наблюдались на растениях с генотипом *Gli-B1c.c.* Доля растений с переопылением в этой группе была в три раза ниже (8,94 %), чем в группе гомозигот по присутствию ржаной транслокации, тогда как частота переопыления отличалась в 5 раз (2,21 %). Различия по этим показателям переопыления между упомянутыми генотипами высокодостоверны (P < 0,001). Эти генотипы также значительно различались и по интенсивности переопыления (P < 0,01). Уровень перекрестного опыления гетерозигот *Gli-B11.c.* (гетерозигот по присутствию ржаной транслокации) занимает промежуточное положение между значениями у

гомозигот: наблюдалось 16,19 % растений с переопылением, частота переопыления составляла 4,86 %, а интенсивность переопыления — 24,23 %. Различия по показателям перекрестного опыления между классами гомозигот и гетерозигот по *Gli-B1* также достоверны (по частоте растений с перекрестным опылением — между генотипами *Gli-B1c.c.* и *Gli-B11.c.* при P < 0,01, между генотипами *Gli-B11.1* и *Gli-B11.c.* при P < 0,001; по частоте перекрестного опыления — при P < 0,001; по интенсивности переопыления между генотипами *Gli-B11.1* и *Gli-B11.c.* при P < 0,05). Достоверных различий по показателям перекрестного опыления между классами растений с разными генотипами по локусам *Gli-D1* и *Glu-D1* не наблюдалось (табл. 3).

Статистически достоверные реципрокные различия по трем показателям переопыления выявлены только для гетерозигот по локусу *Gli-B1* (по присутствию ржаной транслокации) (табл. 4). Частота переопыления и доля растений с переопылением были достоверно выше у растений с *Gli-B11.c.* от направления скрещивания ОКК × Б16 (P < 0,05), а интенсивность переопыления — у растений соответствующего генотипа от обратного скрещивания — Б16 × ОКК (P < 0,05).

Повышенная склонность растений с аллелем *Gli-B11* (*Gli-B1-3*) к переопылению была впервые обнаружена Колочим и др. [3] при анализе сортов мироновской селекции, среди которых растения сортов с хромосомой 1R или транслокацией имели в среднем 3,9 % гибридных зерновок, а растения остальных сортов — 0,4 %. В нашем исследовании, кроме этой закономерности, выявлена зависимость уровня перекрестного опыления от дозы ржаного плеча 1RS в геноме мягкой пшеницы. Таким образом, показатели переопыления у мягкой пшеницы зависят от присутствия ржаного материала (1BL/1RS транслокации) в ее геноме. Следует отметить, что ржаная 1BL/1RS транслокация является наиболее распространенной чужеродной транслокацией у коммерческих сортов мягкой пшеницы [19]. Кроме этого, нами обнаружены реципрокные различия по показателям переопыления и выявлены их следующие особенности: 1) разнонаправленность реципрокных различий по частоте

Таблица 3

Показатели переопыления у растений F₂ от реципрокного скрещивания Б-16 × Одесская красноколосая (2004 г., Киев) с разными генотипами по локусам *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Glu-D1*

Генотип	Число растений		Общее число зерновок			OC ± SE	OCplant ± SE	OCI ± SE
	общее	с переопылением	с переопылением среди первых 5 проанализированных	с переопылением	проанализированных среди растений с переопылением			
<i>Gli-B1l.l.</i>	136	40	74	142	455	10,88 ± 1,19	29,41 ± 3,91	31,21 ± 2,17
<i>Gli-B1l.c.</i>	383	62	93	166	685	4,86 ± 0,49	16,19 ± 1,88	24,23 ± 1,64
<i>Gli-B1c.c.</i>	237	21	26	45	215	2,19 ± 0,43	8,86 ± 1,85	20,93 ± 2,77
<i>Gli-D1f.f.</i>	188	28	43	79	335	4,57 ± 0,68	14,89 ± 2,60	23,58 ± 2,32
<i>Gli-D1f.j.</i>	368	61	89	165	635	4,84 ± 0,50	16,58 ± 1,94	25,98 ± 1,74
<i>Gli-D1j.j.</i>	194	33	57	103	370	5,88 ± 0,76	17,01 ± 2,70	27,84 ± 2,33
<i>Glu-D1a.a.</i>	188	30	48	91	365	5,52 ± 0,77	17,24 ± 2,86	24,93 ± 2,26
<i>Glu-D1a.d.</i>	368	55	84	165	615	4,35 ± 0,46	14,25 ± 1,78	26,83 ± 1,79
<i>Glu-D1d.d.</i>	194	33	54	86	335	6,17 ± 0,81	18,86 ± 2,96	25,67 ± 2,39

Таблица 4

Показатели переопыления у растений F₂ комбинации Б-16 × Одесская красноколосая, различающихся по направлению скрещивания, с разными генотипами по локусу *Gli-B1* (2004 г., Киев)

Направление скрещивания	Генотип по локусу <i>Gli-B1</i>	Число растений		Общее число зерновок			OC ± SE	OCplant ± SE	OCI ± SE
		общее	с переопылением	с переопылением среди первых 5 проанализированных	с переопылением	проанализированных среди растений с переопылением			
Б16 × ОКК	<i>l.l.</i>	63	14	29	59	160	9,21 ± 1,63	22,22 ± 5,24	36,88 ± 3,81
Б16 × ОКК	<i>l.c.</i>	180	21	34	62	210	3,78 ± 0,64	11,67 ± 2,39	29,52 ± 3,15
Б16 × ОКК	<i>c.c.</i>	120	9	10	17	75	1,67 ± 0,52	7,50 ± 2,40	22,67 ± 4,83
ОКК × Б16	<i>l.l.</i>	73	26	45	83	295	12,33 ± 1,72	35,62 ± 5,60	28,14 ± 2,62
ОКК × Б16	<i>l.c.</i>	203	41	59	104	475	5,81 ± 0,73	20,20 ± 2,82	21,89 ± 1,90
ОКК × Б16	<i>c.c.</i>	117	12	16	28	140	2,74 ± 0,67	10,26 ± 2,80	20,00 ± 3,38

переопыления и доле растений с переопылением, с одной стороны, и интенсивности переопыления, с другой; 2) реципрокные различия по показателям переопыления выражены у гетерозигот по присутствию ржаной транслокации.

Настоящее исследование показало различные уровни перекрестного опыления в зависимости от условий внешней среды — от 0,35 % в 2000 г. (Одесса) до 10 % у генотипов с *Gli-B1l.l.* в 2004 г. (Киев). Степень переопыления (потока генов посредством пыльцы) у пшеницы зависит от таких факторов окружающей среды, как тем-

пература воздуха, влажность, осадки, интенсивность света. Эти факторы влияют на степень открытия цветков, продолжительность восприимчивости рыльцем пыльцы, количество выброшенных пыльников и высвобожденной пыльцы, время жизнеспособности пыльцы [2, 20]. Так, высокая влажность утяжеляет пыльцу, а высокие температуры снижают жизнеспособность пыльцы. В условиях засухи неоплодотворенные цветки в пшеничном колосе остаются открытыми, обнажая рыльце на протяжении 2—3 дней и высыпая пыльцу в воздух. В стрессовых условиях 30—80 % пыльцы высыпается вне

цветка пшеницы. Жара уменьшает длительность высыпания пыльцы и восприимчивость пыльцы рыльцем. На основании данных о суммарном влиянии факторов окружающей среды Gustafson et al. [20] высказали предположение, что наибольший уровень потока генов посредством пыльцы будет наблюдаться тогда, когда за жарким сухим периодом следует период умеренных температур с высокой влажностью и ветром. Эти условия обеспечивают максимальные уровни жизнеспособности пыльцы, открытия цветков и готовности рыльца к восприятию пыльцы, а также распространения пыльцы. Поскольку погодные условия варьируют из года в год, они являются случайными факторами, не поддающимися регулировке. Очевидно, что в отдельные годы могут сложиться условия, благоприятствующие максимальному уровню переопыления. Поэтому, по нашему мнению, при оценке риска вертикального переноса и разработке защитных мероприятий необходимо исходить не из среднего, а из максимально возможного уровня переопыления.

На основании имеющихся данных о частоте перекрестного опыления у пшеницы в зависимости от расстояния от источника пыльцы Gustafson et al. [20] разработали эмпирическую модель потока генов посредством пыльцы (ПГПП) у пшеницы. Расчеты с помощью этой модели показали, что ПГПП между соседними полями коммерческого размера (> 10 га) в общем урожае зерна меньше 0,1 %. Однако этой величиной не следует пренебрегать, если привносимый ген имеет приспособительную ценность для популяции реципиента. Одним из таких генов с высоким селективным преимуществом может быть ген устойчивости к гербициду у трансгенной пшеницы. Прогнозные модели [21] показывают, что даже при очень низких уровнях начального потока генов частые применения высокоэффективных гербицидов быстро повысят частоту признака устойчивости к гербициду в нетрансгенных самосейных популяциях пшеницы. Это указывает на необходимость дальнейших исследований всех аспектов перекрестного опыления у мягкой пшеницы.

Выводы. В дополнение к частоте переопыления (ОС) предложены новые показатели пере-

крестного опыления у пшеницы: частота растений, на которых произошло переопыление (ОСplant), и интенсивность переопыления (ОСИ). Уровень перекрестного опыления, определенный с помощью анализа запасных белков как генетических маркеров, для популяции растений F₂ озимой мягкой пшеницы от рецiproкного скрещивания Б-16 × Одесская красноколосая варьирует в разные годы от 0,35 % (Одесса, 2000 г.) до 5,11 % (Киев, 2004 г.).

Варьируют, соответственно, и другие показатели переопыления. При наличии условий окружающей среды, благоприятствующих переопылению, уровень переопыления зависит от генотипа растений, в частности от присутствия ржаной транслокации в гомозиготном или гетерозиготном состоянии. Наибольшая частота переопыления наблюдается у гомозигот по присутствию ржаной 1BL/1RS транслокации, значение показателей переопыления у гетерозигот по присутствию транслокации является промежуточным.

Выявлены различия по показателям переопыления между популяциями растений от прямого и обратного скрещивания. Отмечена разнонаправленность этих различий по частоте переопыления и доле растений с переопылением, с одной стороны, и интенсивности переопыления, с другой.

N.A. Kozub, I.A. Sozinov, A.A. Sozinov

DEPENDENCE OF CROSS-POLLINATION INDICES ON GENOTYPE CHARACTERISTICS OF WINTER COMMON WHEAT

Out-crossing indices (the out-crossing rate, the frequency of plants with cross-pollination and outcrossing intensity) in F₂ plants of winter common wheat from the reciprocal cross B-16 × Odesskaya Krasnokolosaya were analysed using storage proteins as genetic markers. Out-crossing indices greatly differed depending on growth conditions. The out-crossing rate was 0,35 % (Odessa, 2000) and 5,11 % (Kyiv, 2004). The highest out-crossing indices were detected in homozygotes for the presence of the rye 1BL/1RS translocation. The out-crossing indices in heterozygotes for the presence of the 1BL/1RS translocation were intermediate. Differences in the out-crossing indices were detected between populations of F₂ plants derived from direct and reciprocal crossing. Different directions of these differences were noted for the out-crossing rate and the frequency of plants with cross-pollination, on the one hand, and out-crossing intensity, on the other hand.

Н.О. Козуб, І.О. Созінов, О.О. Созінов

ЗАЛЕЖНІСТЬ ПОКАЗНИКІВ ПЕРЕХРЕСНОГО
ЗАПИЛЕННЯ ВІД ГЕНОТИПІЧНИХ
ОСОБЛИВОСТЕЙ У М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ

За допомогою запасних білків як генетичних маркерів проаналізовано показники перехресного запилення (частота перехресного запилення, частка рослин, на яких відбулось перезапилення, інтенсивність перезапилення) у рослин F₂ озимої м'якої пшениці від реципрокного схрещування Б-16 × Одеська червоноколоса. Показники перезапилення істотно залежали від умов вирощування. Частота перезапилення в реципрокній популяції складала 0,35 % (Одеса, 2000 р.) і 5,11 % (Київ, 2004 р.). Найбільші показники перезапилення виявлено у гомозигот за присутністю житньої 1BL/1RS транслокації. Значення показників перезапилення у гетерозигот за присутністю транслокації були проміжними. Виявлено відмінності за показниками перезапилення між популяціями рослин від прямого і зворотного схрещування. Зазначено різноспрямованість цих відмінностей за частотою перезапилення і часткою рослин з перезапиленням, з одного боку, та інтенсивністю перезапилення, з іншого.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Носатовский А.И.* Пшеница. — М.: Колос, 1965. — 568 с.
2. *Waines J.G., Hegde S.G.* Intraspecific gene flow in bread wheat as affected by reproductive biology and pollination ecology of wheat flowers // *Crop Sci.* — 2003. — **43**. — Р. 451–463.
3. *Колочий В.Т., Животков Л.А., Созінов А.А.* Полиморфизм глиадина и различная способность к спонтанному переопылению у сортов пшеницы мионовской селекции // *Докл. ВАСХНИЛ.* — 1987. — № 4. — С. 5–7.
4. *Martin T.J.* Outcrossing in twelve hard red winter wheat cultivars // *Crop Sci.* — 1990. — **30**. — Р. 59–62.
5. *Hucl P.* Out-crossing rates for 10 Canadian spring wheat cultivars // *Can. J. Plant Sci.* — 1996. — **76**. — Р. 423–427.
6. *Hucl P., Matus-Cadriž M.* Isolation distances for minimizing out-crossing in spring wheat // *Crop Sci.* — 2001. — **41**. — Р. 1348–1351.
7. *Matus-Cadriž M.A., Hucl P., Horak M.J., Blomquist L.K.* Gene flow in wheat at the field scale // *Crop Sci.* — 2004. — **44**. — Р. 718–727.
8. *Hanson B.D., Mallory-Smith C.A., Shafii B., Thill D.C., Zemetra R.S.* Pollen-mediated gene flow from blue

aleurone wheat to other wheat cultivars // *Crop. Sci.* — 2005. — **45**. — Р. 1610–1617.

9. *Lawrie R.G., Matus-Cadriž M.A., Hucl P.* Estimating out-crossing rates in spring wheat cultivars using the contact method // *Crop Sci.* — 2006. — **46**. — Р. 247–249.
10. *Keppenne V.D., Baenziger P.S.* Inheritance of the blue aleurone trait in diverse wheat crosses // *Genome.* — 1990. — **33**. — Р. 525–529.
11. *Созінов А.А.* Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. — М.: Наука, 1985. — 272 с.
12. *Nawaschin S.G.* Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella* // *Bull. Acad. Imp. Sci. St. Peterburg.* — 1898. — **9**. — Р. 377–382.
13. *Козуб Н.А., Созінов И.А.* Особенность расщепления по аллелям глиадинкодирующего локуса *Gli-B1* у гибридов озимой мягкой пшеницы // *Цитология и генетика.* — 2000. — **34**, № 2. — С. 69–76.
14. *Laemmli U.K.* Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // *Nature.* — 1970. — **227**, № 5259. — Р. 680–685.
15. *Payne P., Lawrence G.* Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat // *Cereal Res. Commun.* — 1983. — **11**, № 1. — Р. 29–34.
16. *Metakovsky E.V.* Gliadin allele identification in common wheat. II Catalogue of gliadin alleles in common wheat // *J. Genet. Breed.* — 1991. — **45**. — Р. 325–344.
17. *Созінов А.А., Попереля Ф.А., Стаканова А.И.* Гибридологический анализ как метод изучения генетических закономерностей биосинтеза глиадина // *Науч.-техн. бюл. ВСГИ.* — 1975. — Вып. 24. — С. 10–14.
18. *Рокицкий П.Ф.* Биологическая статистика. — Минск: Вышэйш. шк., 1973. — 320 с.
19. *Rabinovich S.V.* Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. // *Euphytica.* — 1998. — **100**. — Р. 323–340.
20. *Gustafson D.I., Horak M.J., Rempel C.B., Metz S.G., Gigax D.R., Hucl P.* An empirical model for pollen-mediated gene flow in wheat // *Crop. Sci.* — 2005. — **45**. — Р. 1286–1294.
21. *Brule-Babel A.L., Willenborg C.J., Friesen L.F., van Acker R.C.* Modelling the influence of gene flow and selection pressure on the frequency of a GE herbicide-tolerant trait in non-GE wheat and wheat volunteers // *Crop. Sci.* — 2006. — **46**. — Р. 1704–1710.

Поступила 06.11.07