

of rats under the chronic influence of chlorpyrifos. Medical and Clinical Chemistry, 13 (4), 103–106.

12. Lukaszewicz-Hussain, A. (2001). Organophosphate insecticide chlorfenvinphos affects superoxide dismutase, catalase and malondialdehyde in rat liver. Pol. J. of Environm., 10 (4), 279–282.

13. Ivanov, Y. T. (1975). Modification of spectrophotometric method for determining the curves of oxygen-hemoglobin dissociation. Bull. of experiment. Biology and medicine, 79 (11), 122–128.

14. Bilyu, O. I., Dudok, K. P., Lukyanets, V. (1998). Determination of hemoglobin and its ligand forms in whole blood by absorption spectroscopy. Lviv, 12.

15. Vlizlo, V. V., Fedoruk, R. S., Ratycz, I. B. et al. (2012). Laboratory methods of research in biology, stockbreeding and veterinary medicine. Lviv, SPOLOM, 761.

16. Vlizlo, V. V., Fedoruk, R. S., Makar, I. A. et al. (2004). Physiological and biochemical methods of research in biology, stockbreeding and veterinary medicine. Lviv, 399.

17. Lowry, O. H. (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. J. Biol. Chem., 193 (1), 265–275.

18. Salyha, Y. T., Rosalovsky, V. P. (2012). To the study of some parameters of antioxidant defense system and lipid peroxidation in blood of rats under the toxic influence of chlorpyrifos. Ukr morph. alm., 10 (3), 94–95.

19. Salyha, N., Salyha, Yu. (2013). Effect of L-glutamic acid on the activity of glutathione metabolism enzymes and intensity of peroxidation processes in rats. Visn. Lviv Univ. Biol. Ser. 62, 61–67.

20. Salyha, Yu., Rosalovsky, V., Fedyakov, R. (2012). Glutathione system in erythrocytes of rats intoxicated by chlorpyrifos. Visn. Lviv Univ. Biol. Ser., 60, 99–104.

Рекомендовано до публікації д-р біол. наук, професор Малик О. Г.
Дата надходження рукопису 23.04.2015

Росаловський Володимир Петрович, молодший науковий співробітник, Інститут біології тварин НААН, вул. В. Стуса, 38, м. Львів, Україна, 79034
E-mail: ros.volodymyr@gmail.com

УДК 633.111.1 [575.21 + 581.821.1 + 631.523.4]

DOI: 10.15587/2313-8416.2015.42746

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗЛИЧИЙ ПО ДЛИНЕ ЗАМЫКАЮЩИХ КЛЕТОК УСТЬИЦ ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ

© Н. П. Ламари, В. И. Файт

*Изучили варьирование длины замыкающих клеток устьиц у родительских сортов и наследование данного признака у гибридов F_1 и F_2 , полученных от скрещивания различающихся генотипов озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Результаты анализа F_2 популяций свидетельствовали об участии в контроле различий по длине замыкающих клеток трех неаллельных генов*

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., замыкающие клетки, наследование, генотипическая изменчивость, гибридологический анализ

*Variation in stomatal guard cell length of parental cultivars and its inheritance in F_1 and F_2 hybrids have been studied after crossing between contrast genotypes of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). Analysis of F_2 populations has shown the action of three non-allelic genes in control of stomatal guard cell length of parental cultivars*

Keywords: *Triticum aestivum* L., guard cells, inheritance, genotypic variability, hybridological analysis

1. Введение

Недостаточный адаптационный потенциал сортов к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды лимитирует получение высоких урожаев зерна пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в различных регионах Украины, и северного Причерноморья в частности [1]. Взаимосвязь характеристик устьиц с влиянием различных факторов среды: повышенная концентрация CO_2 [2], тепловой и солевой стрессы [3], засуха [4], мороз [5], световой режим [6], грибковые заболевания [7] – свидетельствует о возможности отбора генотипов с более высоким уровнем адаптивности. Настоящее исследование является попыткой проанализировать наследование длины замыкающих клеток устьиц (ЗКУ), так как информация о генетической природе является основополагающей при разработке и обосновании рациональных селекционных программ создания сортов растений с комплексом ценных признаков.

2. Литературный обзор

Устьица пшеницы – сложный высокоспециализированный аппарат, представленный комплексом клеток, состоящий из двух пар замыкающих и околоустьичных клеток, соответственно [8]. В трибе *Triticeae* для диплоидных видов характерна меньшая длина замыкающих клеток по сравнению с тетра- и гексаплоидными видами [9]. Более крупные размеры замыкающих клеток отмечены у яровых сортов пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и связаны с аллелями ярового типа развития (*Vrn-A1a*), а минимальные – у наиболее холодоустойчивых озимых сортов – ассоциированы с аллелями озимого типа развития (*Vrn-A1b*) на хромосоме 5A [10]. Показано влияние хромосом 1A, 3A, 4A, 5A, 1B, 5B, 6D, 7A, 7D у различных сортов пшеницы на линейные размеры устьиц [11, 12]. Дефицит почвенной влаги не влиял на варьирование длины устьиц сорта Саратовская 29, что указывает на значительную генетическую стабильность

данного признака [13]. Можно предположить, что выявленная закономерность будет справедлива и при воздействии низкотемпературного стресса, поскольку дегидратация является компонентом стрессов «неводной» природы и развивается в растениях, когда количество воды в почве чаще всего не ограничено и вместе с тем данная вода недоступна для растения. Указанное предположение подтверждается наличием средней прямой зависимости между длиной замыкающих клеток устьиц листа и уровнем морозостойчивости [5, 14]. Следовательно, изучение наследования длины замыкающих клеток может представлять интерес с точки зрения увеличения стрессоустойчивости растений пшеницы, как одной из составляющих продуктивности, варьирование последней также связано с различиями по изучаемому признаку [15]. Рядом исследователей отмечена ключевая регуляторная роль гена ICE1 (INDUCER of CBF EXPRESSION1), как в процессе адаптации к условиям холодного стресса у *Arabidopsis thaliana* [16], так и в регуляции процессов развития устьиц. Идентичные ICE1 гену *Arabidopsis thaliana* выявлены и у пшеницы [17].

Большая частота промежуточного типа наследования у озимо-яровых гибридов F₁ мягкой пшеницы [10], а также симметричное распределение частот классов в F₂ относительно модального класса, согласно Limin A.E. и Fowler D.B. [10], свидетельствует о наличии аддитивного взаимодействия и отсутствии доминирования. Также, по мнению авторов [10], очень малое количество потомков F₂, размеры устьиц которых достигали средних значений родительских форм, указывает на вовлечение в детерминацию изучаемого признака нескольких генов. Результаты двух лет исследования позволили нам установить существенную роль генотипа в формировании признака и превалирование положительного доминирования в наследовании длины ЗКУ в условиях меньшей, а промежуточного типа — в условиях большей влагообеспеченности. Уменьшение количества осадков способствовало увеличению доли гибридов с положительным гипотетическим гетерозисом [18]. Следовательно, длина замыкающих клеток устьиц являются количественным признаком, генотипическое варьирование которого обусловлено большим числом генов и в некоторой степени подвержено влиянию внешней среды.

Цель работы — изучение наследования признака «длина замыкающих клеток устьиц листа» у гибридов F₁ и F₂ озимой пшеницы в разные годы.

3. Материалы и методы

В качестве исходного материала использовали сорта Безостая 1, Мироновская 808, Одесская 16, Попада, Ульяновка 76 и Одесская красноколосая, гибриды F₁ и F₂ между ними. Указанные сорта скрещивали (перечень комбинаций приведен в подписи к рисунку и таблицам с экспериментальными данными) в поле для получения трех F₁ прямых (2012 и 2013 годы) и обратных (2012 год) парных скрещиваний родительских сортов, которые достоверно различались по длине ЗКУ в 2011 году. Гибриды F₁ самоопыляли для получения семян F₂.

Семена родительских форм и гибридов первого и второго поколения высевали на однорядковых делянках (длина рядка 100 см) по 20 зерновок на рядок с площадью питания 30×5 см² рендомизированными блоками. Гибриды F₁ в блоке с родительскими сортами высевали в первой декаде октября 2012 и 2013 годов на экспериментальном участке отдела генетики СГИ-НЦСС. Семена расщепляющихся популяций F₂ высевали отдельными блоками с последующей нумерацией индивидуальных растений. Для цитологического исследования использовали окулярный винтовой микрометр М4Б-1-15 при увеличении 15х20 соответственно, согласно общепринятой методике [19]. Измерение длины ЗКУ у исходных сортов и гибридов F₁ проводили в пятикратной повторности (одно растение — отдельная повторность), а в популяции F₂ — в однократной. Для анализа одного растения измеряли 30 клеток на средней части абаксиальной поверхности полностью сформировавшегося третьего листа. Значимость влияния факторов и различий между генотипами определяли, используя двухфакторный дисперсионный анализ и критерий Стьюдента для независимых выборок соответственно [20]. Соотношение фенотипических классов теоретическим для независимого наследования устанавливали по величине χ^2 [20]. Соответствие нормальному распределению значений изученного признака определяли согласно критерия Колмогорова — Смирнова (λ) для данного объема выборки. Генетическую составляющую фенотипической изменчивости рассчитали с использованием коэффициента наследуемости в широком смысле слова [20]. Долю растений F₂ существенно превысивших лучшего родителя по длине замыкающих клеток листа выявляли, применяя формулы Г.С. Воскресенской и В.И. Шпота [21]. Количество классов и типы генетических взаимодействий определили согласно рекомендациям Л.В. Хотылевой [22] с соавт. и Н.А. Соболева [23].

4. Результаты и обсуждение

Распределения значений длины ЗКУ индивидуальных растений выборки генотипов в которую вошли исходные родительские сорта (n=30) и гибриды F₁ от прямых скрещиваний (n=15), полученные за два года проведения исследования ($\lambda=0,10$ и $0,13$ соответственно) достоверно не отличались от нормального ($\lambda_{0,05}=0,34$ и $0,24$ при n=15 и 30 соответственно), что подтвердило правомерность применения метода двухфакторного дисперсионного анализа, по результатам которого «генотип» оказал достоверное влияние на варьирование признака «длина ЗКУ», как родительских сортов ($F_{\text{факт.}}=20,7$; $F_{\text{табл.}}=2,4$; для $df_{\text{генотипа}}=5$ и $df_{\text{остаточной дисперсии}}=48$), так и гибридов первого поколения ($F_{\text{факт.}}=11,6$; $F_{\text{табличное}}=3,4$; для $df_{\text{генотипа}}=2$ и $df_{\text{остаточной дисперсии}}=24$). Установлено также существенное влияние на варьирование изученного признака года вегетации ($F_{\text{факт.}}=10,8$; $F_{\text{табличное}}=4,0$; для $df_{\text{генотипа}}=1$ и $df_{\text{остаточной дисперсии}}=48$) и взаимодействия двух факторов — «год×генотип» ($F_{\text{факт.}}=5,0$; $F_{\text{табличное}}=2,4$; для $df_{\text{генотипа}}=5$ и $df_{\text{остаточной дисперсии}}=48$) в выборке исходных сортов. Парное сравнение значений длины ЗКУ родительских форм в 2012 и

2013 годах выявило достоверные различия лишь у трех сортов: Безостая 1, Одесская 16 и Одесская красноколосая ($t=-2,82, -4,90$ и $-6,19$ соответственно; $t_{0,05}=2,31$). Влияние года вегетации на варьирования длины ЗКУ может быть обусловлено уменьшением среднего количества атмосферных осадков на 37 % (с 176 до 111 мм), а также повышением средней температуры на 2 °С (от 7,5 до 9,5 °С) в осенне-зимний период вегетации 2013 в сравнении с аналогичным периодом 2012 года. Вместе с тем несмотря на влияние внешних условий на варьирование изученного признака, доля генотипа в общей фенотипической изменчивости набора сортов составила 78 % ($H^2=0,78$).

По результатам двух лет минимальной длиной ЗКУ характеризовался сорт Одесская 16 (62,7 и 68,8 мкм – в 2012 и 2013 году соответственно), максимальные значения отметили у сортов: Безостая 1 (75,9 мкм) и Одесская красноколосая (75,7 мкм) – по результатам первого и Порада (75,1 мкм) – второго года проведения исследований ($НСР_{0,05}=2,43$ мкм) (рис. 1). Размах варьирования по длине ЗКУ исходных сортов составил 12,4 и 7,1 мкм – в 2012 и 2013 году соответственно. Среди родительских сортов наибольшая величина коэффициента вариации отмечена у сорта Мироновская 808 (6,0 %) и Ульяновка 76 (4,6 %) в 2012 и 2013 году соответственно. Минимальные значения по данному показателю отмечены у сорта Одесская красноколосая (1,4 и 1,8 % соответственно) в оба года проведения исследований.

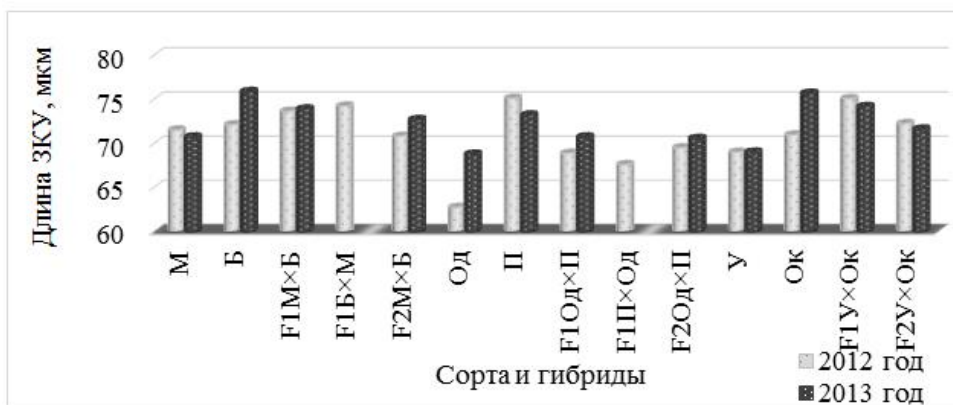


Рис. 1. Длина замыкающих клеток устьиц третьего листа растений родительских сортов, гибридов F1 и F2 в 2012 и 2013 гг. Примечание: Б – Безостая 1; М – Мироновская 808; Од – Одесская 16; Ок – Одесская красноколосая; П – Прима одесская; У – Ульяновка 76

Диапазон варьирования средних значений гибридов F₁, который в 2012, как и в выборке родительских форм, был более широким в сравнении с таковым в 2013 году, составил 10,1 и 1,8 мкм, соответственно. Минимальные и максимальные значения вариабельности по изученному признаку отмеченные у гибридов F₁: Мироновская 808×Безостая 1 (1,5 %) и Одесская 16×Порада (6,9 %) по результатам 2012 года сменились на обратные во второй год проведения исследований и составили у первого и второго гибрида соответственно – 2,6 и 1,9 %. Недостоверность различий между гибридами от прямых и обратных скрещиваний – Мироновская 808×Безостая 1 и Одес-

кая 16×Порада ($t=-0,66; 0,50$ соответственно, $t_{0,05}=2,31, df=8$), указало на преобладание в детерминации изученного признака хромосомных факторов наследственности. Отсутствие доминирования и промежуточное наследование отметили у гибридов F₁ двух комбинаций скрещиваний: Мироновская 808 × Безостая 1 – в оба года и Одесская 16×Порада – в 2012 году. Наряду с этим выявили сверхдоминирование большего (Ульяновка 76×Одесская красноколосая; 2012 г.), а также полное доминирование, как меньшего (Одесская 16×Порада; 2013 г.), так и большего (Ульяновка 76×Одесская красноколосая; 2013 г.) значения признака (табл.1).

Существенные различия по признаку «длина ЗКУ» между значениями родительских форм отмечены в комбинациях: Мироновская 808 × Безостая 1, Ульяновка 76 × Одесская красноколосая – в 2013 году, и Одесская 16 × Порада – в оба года проведения исследований ($t=3,10; -4,32; -11,81; -3,80$ соответственно, $t_{0,05}=2,31, df=8$).

Результаты анализа компонент средней арифметической (табл. 1) растений четырех генераций (P₁, P₂, F₁ и F₂) показали, что в контроле изученного признака в популяциях Мироновская 808 × Безостая 1 и Ульяновка 76 × Одесская красноколосая – в 2013 году и Одесская 16 × Порада – в оба года преобладало (в 4, 5, 10 и 6 раз соответственно) аддитивное взаимодействие между генами, различными для обеих родительских форм (а) относительно базовой (б). Об участии в

формировании длины ЗКУ аддитивных генов одинаковых для обеих родительских форм свидетельствовали значения базовых компонент (б), превысившие (в 2 и 3 раза соответственно) таковые аддитивных (а) в популяциях F₂ Ульяновка 76 × Одесская красноколосая и Мироновская 808 × Безостая 1 – в 2012 году.

Одновременно с изменением базовой и аддитивной компонент средней ариф-

метической происходят значительные колебания величин доминантной (d₂) и эпистатической (f₂) составляющих, которые характеризуют такие важные характеристики, как величину и направление доминантности и эпистации, соответственно. Абсолютные значения их по сравнению с таковыми базовой и аддитивной компонент существенно меньше во всех комбинациях скрещиваний в 2013, а также в комбинации Одесская 16 × Порада по результатам 2012 года. Наряду с уменьшением суммарных эффектов аллельных (d₂) и неаллельных генов (f₂) в 2013 году у большей части гибридных скрещиваний, у комбинации Ульяновка 76 × Одесская красноколосая отмети-

ли их увеличение в сравнении с предыдущим годом. В связи с разнонаправленным действием d_2 и f_2 , и как следствие компенсации их эффектов, в некоторых комбинациях скрещиваний наблюдали доминирование как большей (Одесская 16 × Порада, Ульяновка 76 × Одесская красноколосая – в 2012 году), так и меньшей (Одесская 16 × Порада, Ульяновка 76 × Одесская красноколосая, Мироновская 808 × Безостая 1 – в 2013 году и оба года, соответственно) длины ЗКУ, а также отсутствие доминирования в F_2 . Наличие эпистатической компоненты (f_2 больше 0) у большего количества изученных популяций F_2 может свидетельствовать о том, что различия между родительскими формами определяются не одним геном, а блоком генов, ибо межаллельные взаимодействия во-

зможны в тех случаях, когда различия обусловлены не менее чем парой генов. Тем самым подтвердилось предположение о полигенном контроле различий по данному признаку. Наследование длины ЗКУ гибридами первого поколения в 2013 году было обусловлено разнонаправленностью аллельного (положительное доминирование, $D>0$) и неаллельного (отрицательный эпистаз, $\Xi<0$) взаимодействием генов. Видимый эффект доминирования в поколении F_1 , рассчитанный как алгебраическая сумма показателей D и Ξ , проявился в виде фенотипического доминирования меньшей величины признака в гибридной комбинации Мироновская 808 × Безостая 1 в 2012 году и Ульяновка 76 × Одесская красноколосая а оба года исследований.

Таблица 1

Результаты гибридологического анализа по длине замыкающих клеток в 2012 и 2013 гг.

| $P_1 \times P_2$ | Год | Разница между \bar{X} , мкм | | | | Компоненты \bar{X} F_2 , мкм | | | | | |
|------------------|------|-------------------------------|-------------|-------------|-------------|----------------------------------|------|-------|-------|------|-------|
| | | $P_1 - P_2$ | $F_1 - P_1$ | $F_1 - P_2$ | $F_1 - F_2$ | a | b | d_2 | f_2 | D | Ξ |
| М×Б ¹ | 2012 | -0,6 | 2,1 | 1,5 | -2,8** | 0,3 | -1,0 | -2,9 | 1,9 | 19,6 | -25,7 |
| | 2013 | -5,2* | -2,0 | 3,2 | -1,2 | 2,6 | -0,6 | -1,5 | 0,9 | 1,2 | -1,4 |
| Од×П | 2012 | -12,4** | 6,2* | -6,2* | 0,6 | 6,2 | 0,6 | 1,2 | 0,6 | -0,4 | 0,4 |
| | 2013 | -4,4** | 1,9 | -2,5* | -0,2 | 2,2 | -0,4 | -0,7 | 0,3 | 0,7 | -0,5 |
| У×Ок | 2012 | -1,9 | 6,1** | 4,1** | -2,8** | 1,0 | 2,3 | 2,0 | 0,3 | -4,1 | -1,1 |
| | 2013 | -6,7** | 5,2* | -1,5 | -2,5** | 3,3 | -0,7 | -2,3 | 1,6 | 1,4 | -2,0 |

Примечание: ¹ – названия сортов – см. рис. 1; *, ** – достоверность различий при $P<0,05$ и $P<0,01$; P_1, P_2, F_1, F_2 – средние значения четырех генераций; a – величина аддитивной компоненты средней арифметической, обусловленная действием генов, по которому различаются родительские сорта; b – базовая компонента средней арифметической F_2 , обусловленная аддитивным действием генов, одинаковых для обеих родительских форм; d_2 – компонента доминирования в F_2 , обусловленная взаимодействием аллельных генов; f_2 – компонента эпистаза в F_2 , обусловленная межаллельным взаимодействием генов; D – мера доминантности; Ξ – мера эпистаза.

О преобладании аддитивных эффектов в генетическом контроле длины ЗКУ в двух популяциях F_2 (Мироновская 808 × Безостая 1 – в 2013 году и Одесская 16×Порада – в оба года) свидетельствовали, как близкие средние значения F_1 и F_2 (табл. 1), так и соответствие нормальному частотного распределения генотипов гибридов F_2 (табл. 2). Размах изменчивости гибридов F_2 (lim) был значительно шире (рис. 2), чем у их родительских форм, у которых отсутствовали растения, как с наиболее мелкими, так и – крупными клетками, что может свидетельствовать о вовлечении в детерминацию признака «длина ЗКУ» небольшого числа генов [24].

Тот факт, что длина ЗКУ некоторых растений F_2 существенно не отличалась от родительской, при относительно небольшом объеме выборки второго поколения, может указывать на участие небольшого числа полимерных генов в детерминации изученного признака у скрещиваемых растений. Такое предположение вытекает из известной формулы $(1/2)^{2n}$, для определения ожидаемой доли растений F_2 , попадающих в каждый родительский класс, в зависимости от

числа пар генов (n), по которым различались исходные формы [24]. Появление в F_2 популяциях растений, сходных с родительскими формами, при объемах выборки от 101 до 144 растений, указывает на то, что количество независимо наследующихся генов, определяющих длину ЗКУ, не должно превышать трех ($4^3=64$). Доля генотипа (растения) в общей фенотипической изменчивости F_2 превысила 50 % в популяциях Одесская 16 × Порада (74 % в 2013 году) и Ульяновка 76 × Одесская красноколосая (89 и 72 % в оба года, соответственно).

Таблица 2

Характеристика популяций F_2 по длине замыкающих клеток устьиц в 2012–2013 гг.

| $P_1 \times P_2$ | Год | f^2 | F | χ^2* | λ | $\lambda_{0,05}$ | T-, % | T+, % |
|------------------|------|---------|--------|-----------|-----------|------------------|-------|-------|
| М×Б ¹ | 2012 | 2:142 | 1:63 | 0,03 | 0,09 | 0,11 | 13,9 | 6,3 |
| | 2013 | 2:139:3 | 1:62:1 | 0,28 | 0,07 | 0,12 | 6,9 | 0 |
| Од×П | 2012 | 3:129 | 1:63 | 0,43 | 0,08 | 0,12 | 4,6 | 0 |
| | 2013 | 2:126 | 1:63 | 0 | 0,08 | 0,12 | 6,3 | 0 |
| У×Ок | 2012 | 1:129 | 1:63 | 0,53 | 0,05 | 0,12 | 1,6 | 32,0 |
| | 2013 | 2:99 | 1:63 | 0,11 | 0,11 | 0,14 | 8,9 | 1,0 |
| | | 2:98:1 | 1:62:1 | 0,33 | | | | |

Примечание: ¹ – названия сортов – рис. 1; ² – f и F – фактически наблюдаемое количество растений и теоретически ожидаемые частоты соответственно; * – $\chi^2_{0,05} = 3,84$ и $5,99$ ($df=1$ и 2 соответственно)

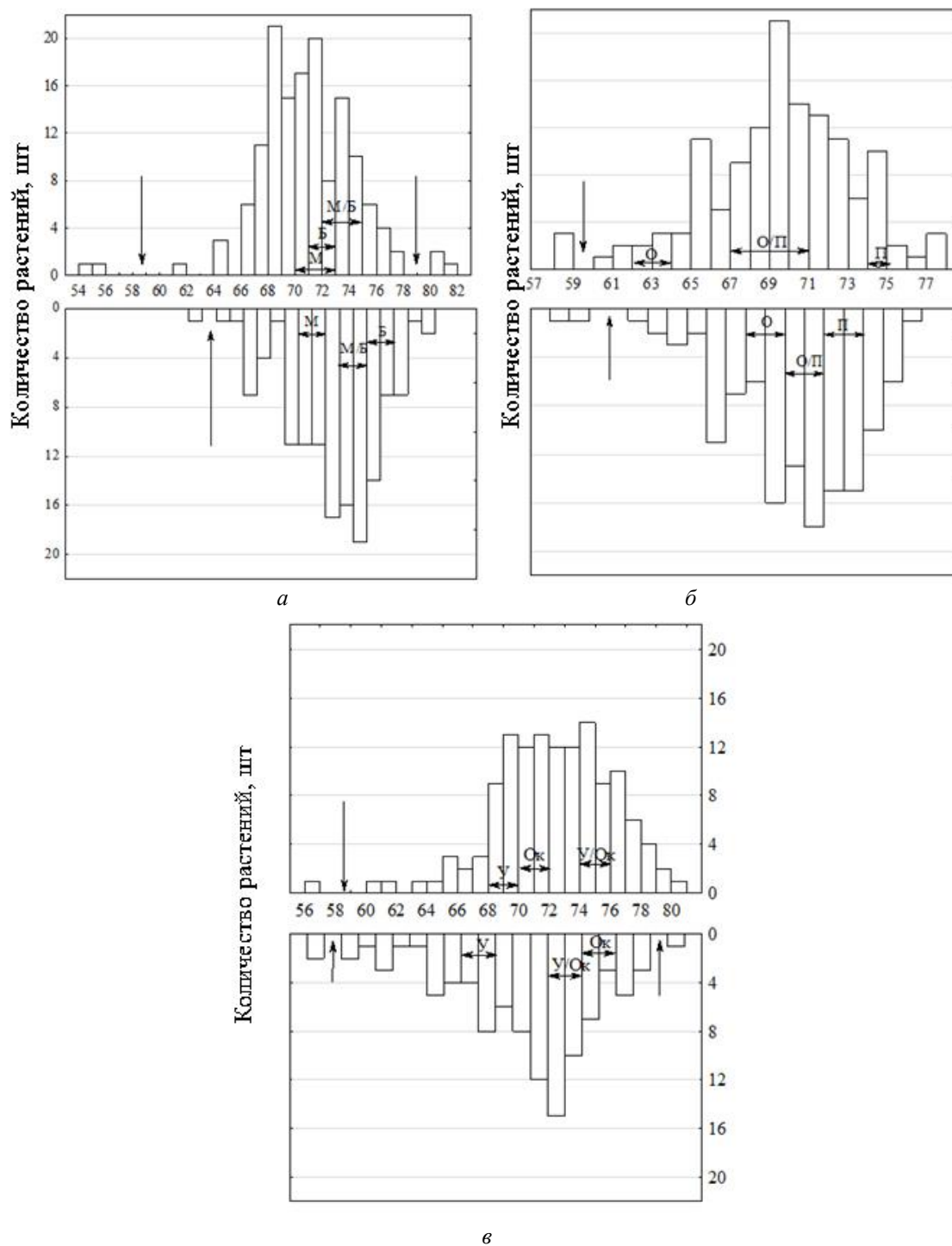


Рис.2. Гистограммы распределения частот генотипов F_2 популяций по длине замыкающих клеток устьиц листа с указанием значений родительских форм и гибридов F_1 ($\bar{x} \pm S_x$) пшеницы в 2012 и 2013 годах (вверху и внизу соответственно): а – Мироновская 808 × Безостая 1; б – Одесская 16 × Порада; в – Ульяновка 76 × Одесская красноколосая

Во втором поколении имел также место широкий процесс формообразования. Наблюдалась как положительная, так и отрицательная трансгрессия, в направлении, и увеличения, и уменьшения длины ЗКУ (табл. 2). Существенное (>5 %) превышение лучшего родителя по данному признаку (положительная трансгрессия), отмечено в двух популяциях: Мироновская 808 × Безостая 1 в 2012 году и Ульяновка 76 × Одесская красноколосая в оба года прове-

дения исследований (6, 32 и 1 % растений соответственно). Доля растений с существенно уменьшенной по сравнению с меньшей родительской формой длиной ЗКУ (отрицательная трансгрессия) варьировала от 13,9 (Мироновская 808 × Безостая 1 в 2012 году) до 1,6 % (Ульяновка 76 × Одесская красноколосая в 2012 году) проанализированных растений. В условиях вегетации с относительно меньшим количеством осадков наряду с уменьшением (Мироновская 808 ×

Безостая1 и Ульяновка 76 × Одесская красноколосая) процента растений с положительной трансгрессией, отметили, как уменьшение (Мироновская 808 × Безостая 1), так и увеличение (Одесская 16 × Порада и Ульяновка 76 × Одесская красноколосая) доли растений с отрицательной трансгрессией изученного признака.

Растения трех популяций F₂ в зависимости от длины замыкающих клеток были сгруппированы в фенотипические классы, верхние границы которых отмечены на оси X гистограмм распределения (рис. 2). Сегрегация растений с минимальными значениями длины ЗКУ очевидна во всех изученных популяциях F₂. Наличие класса растений с большим значением признака отметили лишь в популяциях F₂ Мироновская 808 × Безостая 1 и Ульяновка 76 × Одесская красноколосая – в первый и второй год, соответственно, доля которых не превысила 1/64 (табл. 2). Полученные частоты крайних фенотипических классов, а также достоверные эмпирические значения χ^2 и высокая точность опыта позволили утверждать, что различия между родителями по длине замыкающих клеток устьиц исследованных популяций обусловлены тремя неаллельными генами.

Преобладание в контроле длины ЗКУ аддитивных эффектов, а также наличие минимальных

эффектов доминирования и эпистаза в популяции F₂ Одесская 16 × Порада по результатам 2012 года послужило основанием для использования данной комбинации скрещивания для оценки эффектов доминантных и рецессивных аллелей по изученному признаку. С этой целью вариационный ряд выше указанной популяции дополнительно разделили на семь фенотипических классов (табл. 3). Для интерпретации влияния эффектов трех неаллельных генов на варьирование длины ЗКУ использовали следующую модель. Так, если допустить, что разница между родительскими формами, равная 20,2 мкм, определяется тремя парами аллелей при отсутствии доминирования, то длина ЗКУ растений F₁ должна составлять в среднем 68,9 мкм (соответствует полученной в данном исследовании, рис. 1), а F₂ популяцию можно разложить на семь фенотипических классов, имеющих от 0 до 6 активных аллелей трех разных генов (А, В и С) (табл. 3).

Следует отметить, что фенотип каждого из обозначенных классов по размеру длины ЗКУ не всегда зависел от количества активных аллелей генов у генотипов, так как аллель А увеличивал длину в среднем на 2 мкм, а каждая из плюс аллелей В и С – на 1 мкм.

Таблица 3

Характеристика фенотипических классов расщепления популяции F₂ Одесская 16 × Порада по длине замыкающих клеток устьиц листа, 2012 г.

| Классы | f ¹ | F | ПРУ, мкм | | Предполагаемый генотип |
|--------|----------------|------|-----------|-------------------------------|--|
| | | | \bar{X} | $S_{\bar{X}} \times t_{0,05}$ | |
| 1 | 4 | 6,2 | 58,8 | 1,6 | aabbcc |
| 2 | 6 | 10,3 | 62,6 | 0,6 | aaBbcc, aabbCc |
| 3 | 18 | 16,5 | 65,4 | 0,4 | Aabbcc, aaBbCc, aaBBcc, aabbCC, |
| 4 | 31 | 20,6 | 68,4 | 0,3 | AaBbcc, AabbCc, aaBBcc, aaBbCC |
| 5 | 45 | 45,4 | 70,8 | 0,3 | AAbbcc, AABbcc, AAbbCc, AaBBcc, AAbbCC, AaBbCc, AaBBCC, AaBbCC, aaBBCC |
| 6 | 22 | 26,8 | 73,6 | 0,4 | AABBcc, AAbbCC, AABbCc, AaBBCC |
| 7 | 6 | 6,2 | 76,9 | 0,2 | AABBCC, AABbCC, AABVCC |

Примечание: ¹ – f и F – фактически наблюдаемое количество растений и теоретически ожидаемые частоты соответственно

Из этого также не следует, что раз растения с генотипом aаввсс имеют длину ЗКУ в среднем 58,8 мкм, то каждая минус аллель ответственна за 9,7 мкм, так как данный размер длины ЗКУ детерминирован данными аллелями в совокупности со всем остальным генотипом. В данной модели аллели А, В и С являются активными, относительно активности – а, в и с аллелей можно лишь утверждать, что последние не содействуют измеримому увеличению длины ЗКУ в расщепляющейся популяции. Расщепление с тремя парами аллелей разложили по формуле бинома (a+b)ⁿ, где n – число расщепляющихся аллелей. В трехгенной модели n=6, и отсюда следует: (a+b)⁶=a⁶ + 6a⁵b + 15a⁴b² + 20a³b³ + 15a²b⁴ + 6ab⁵ + b⁶. Допуская, что a представляет собой «неактивные» аллели – а, в и с, а b – «активные» аллели – А, В и С, эта формула изображает расщепление в F₂ с математически известным отношением: $\frac{1}{64} : \frac{6}{64} : \frac{15}{64} : \frac{20}{64} : \frac{15}{64} : \frac{6}{64} : \frac{1}{64}$. В

данной популяции F₂ выделена одна семья с шестью неактивными аллелями в генотипе – aabbcc, а также шесть гетерозиготных фенотипических класса. Последовательно к каждому классу были отнесены 4, 6, 18, 31, 45, 22 и 6 растения, соответственно, что составило 1/132, 4/132, 8/132, 12/132, 26/132, 8/132 и 5/132 совокупности соответственно ($\chi^2 = 8,8$; $\chi^2_{0,05} = 12,6$). Следовательно, при накоплении доминантных генов их эффекты суммируются, что может свидетельствовать о кумулятивном типе взаимодействия.

5. Выводы

В условиях степи Северного Причерноморья доля генотипической изменчивости в общем фенотипическом варьировании признака "длина замыкающих клеток устьиц" составила 78% (H²=0,78) в наборе родительских форм.

В контроле изученного признака показана превалирующая роль аддитивного взаимодействия между различными для обеих родительских форм генами в контроле изученного признака, так и снижение суммарных эффектов аллельных и неаллельных генов в 2013 году у большей части комбинаций скрещиваний. Отметим доминирование большего и меньшего размера длины ЗКУ, а также отсутствие такового в изученных популяциях F₂ наряду с отсутствием доминирования у большей части гибридов F₁.

Различия по признаку "длина замыкающих клеток устьиц" изученных сортов обусловлены тремя парами неаллельных генов с кумулятивным типом взаимодействия.

Литература

1. Производство зерна в Украине, сопутствующая инфраструктура экспорта зерна: среднесрочная перспектива развития [Электронный ресурс] / Международная выставка "Агрологистика". — Режим доступа: <http://cfts.org.ua/analitics>
2. Nilson, S. E. The control of transpiration. Insights from Arabidopsis [Text] / S. E. Nilson, S. M. Assmann // *Plant Physiology*. — 2007. — Vol. 143, Issue 1 — P. 19–27. doi: 10.1104/pp.106.093161
3. Zhao, S. Influence of different salt level on stomatal character in rice leaves [Text] / S. Zhao, W. Chen, D. Ma, F. Zhao // *Reclaiming and Rice Cultivation*. — 2006. — Vol. 6. — P. 26–29.
4. Galmés, J. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recover [Text] / J. Galmés., J. Flexas, R. Savé, H. Medrano // *Plant and Soil*. — 2007. — Vol. 290, Issue 1–2 — P. 139–155. doi: 10.1007/s11104-006-9148-6
5. Limin, A. E. Morphological and cytological characters associated with low-temperature tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) [Text] / A. E. Limin, D.B. Fowler // *Canadian Journal of Plant Science*. — 2000. — Vol. 80, Issue 4. — P. 687–692. doi: 10.4141/P99-178
6. Харченко, Н. А. Характеристика устьичного аппарата листьев сеянцев *Quercus robur* L. в связи с различными условиями затенения [Текст] / Н. А. Харченко, О. М. Корчагин, В. Ю. Заплетин // *Лесной журнал*. — 2008. — № 6. — С. 85–89.
7. Чернецкая, А. Г. Ранняя диагностика сортов черной смородины (*Ribes Nigrum* L.) на устойчивость к мучнистой росе (*Sphaerotheca mors-uae* (Schw) Berk. et Gurt) [Текст] / А. Г. Чернецкая, В. В. Валетов // *Весті Нацыянальнай Акадэміі навук Беларусі*. — 2007. — № 1. — С. 66–70.
8. Teare, I. D. Size and frequency of leaf stomata in cultivars of *Triticum aestivum* and other *Triticum* species [Text] / I. D Teare, C. J. Peterson, A. G. Law // *Crop Science*. — 1971. — Vol. 11, Issue 4. — P. 496–498. doi: 10.2135/cropsci1971.0011183X001100040010x
9. Mohammady, S. The study of stomatal characteristics in Iranian wheat wild accessions and landraces [Text] / S. Mohammady, H. Khazaei, F. Reisi // *Wheat Information Service*. — 2007. — Vol. 103. — P. 5–12.
10. Limin, A. E. Inheritance of cell size in wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relationship to the vernalization loci [Text] / A. E. Limin, D. B. Fowler // *Theoretical and Applied Genetics*. — 2001. — Vol. 103, Issue 2. — P. 277–281. doi: 10.1007/s00122-001-0550-4
11. Давыдов, В. А. Характеристика устьичного аппарата у моносомных линий пшеницы Chinese Spring [Текст] / В. А. Давыдов // *Генетика*. — 1999. — № 4. — С. 546–550.
12. Генетические основы селекции растений [Текст]: в 4 т. Т 2: Частная генетика растений / под ред.

А.В. Кильчевский, Л.В. Хотылева. — Минск: Беларуская навука, 2010. — 579 с.

13. Давыдов, В. А. Количественные характеристики устьичного аппарата растений яровой пшеницы сорта Саратовская 29 при остром дефиците воды [Текст] / В. А. Давыдов // *Сельскохозяйственная биология*. — 2007. — № 5. — С. 90–93.

14. Ламари, Н. П. Взаимосвязь стоматографических характеристик листа с морозостойкостью генотипов пшеницы мягкой [Текст] / Н. П. Ламари, В. И. Файт, О. И. Нагуляк // *Збірник наукових праць СГІ-НЦНС*. — 2014. — № 24 (64). — С. 6–17.

15. Захаров, В. Г. Длина устьиц в связи с селекцией яровой мягкой пшеницы на урожайность [Текст]: дис. ... канд. сельскохозяйств. наук / В. Г. Захаров. — Саратов, 1998. — 155 с.

16. Kanaoka, M. M. SCREAM/ICE1 and SCREAM2 specify three cell-state transitional steps leading to Arabidopsis stomatal differentiation [Text] / M. M. Kanaoka, L. J. Pillitteri, H. Fujii, Y. Yoshida, N. L. Bogenschutz, J. Takabayashi, J. K. Zhu, K. U. Torii // *The plant cell online*. — 2008. — Vol. 20, Issue 7 — P. 1775–1785. doi: 10.1105/tpc.108.060848

17. Badawi, M. Structure and functional analysis of wheat ICE (Inducer of CBF Expression) genes [Text] / M. Badawi, Y. V. Reddy, Z. Agharbaoui, Y. Tominaga, J. Danyluk, F. Sarhan, M. Houde // *Plant and Cell Physiology*. — 2008. — Vol. 49, Issue 8 — P. 1237–1249. doi: 10.1093/pcp/pcn100

18. Ламари, Н. П. Оценка гетерозиса и степени доминирования длины замыкающих клеток устьиц гибридов F₁ *Triticum aestivum* L. в полевых условиях [Текст]: междунауч.-практ. конф. / Н.П. Ламари, В.И. Файт // *Энерго- и ресурсоэффективные технологии производства и хранение сельскохозяйственной продукции*. — Харьков, 2014. — С. 106–108.

19. Абрамова, Л. И. Цитологическая и цитозембриологическая техника (для исследования культурных растений) [Текст] / Л. И. Абрамова, И. Н. Орлова, М. А. Вишнякова, Л. Н. Константинова, Л. И. Орел, В. Ф. Огородникова. — Л.: ВИР, 1982. — 119 с.

20. Лакин, Г. Ф. Биометрия [Текст] / Г. Ф. Лакин. — М.: Высшая школа, 1973. — 343 с.

21. Воскресенская, Г. С. Трансгрессия признаков у гибридов *Brassica* и методика количественного учета этого явления [Текст] / Г. С. Воскресенская, В. И. Шпота // *Селекция и семеноводство*. — 1967. — № 6. — С. 18–20.

22. Теория отбора в популяциях растений [Текст]: учеб. / под ред. Л. В. Хотылевой, З. С. Никоро, В. А. Драгавцева. — Н.: Наука, 1976. — 264 с.

23. Соболев, Н. А. Гибридологический анализ по полигенным признакам [Текст] / Н. А. Соболев // *Цитология и генетика*. — 1976. — № 10 (5). — С. 424–436.

24. Powers, L. Gene analysis by the partitioning method when interactions of genes are involved [Text] / L. Powers // *The Botanical Gazette*. — 1951. — Vol. 113, Issue 1. — P. 1–23. doi: 10.1086/335691

References

1. Grain Production In Ukraine, Infrastructure Concomitant To Export Of Grain. Available at: <http://en.cfts.org.ua/analitics>
2. Nilson, S. E., Assmann S. M. (2007). The control of transpiration. Insights from Arabidopsis. *Plant Physiology*, 143 (1), 19–27. doi: 10.1104/pp.106.093161
3. Zhao, S., Chen, W., Ma, D., Zhao, F. (2006). Influence of different salt level on stomatal character in rice leaves. *Reclaiming and Rice Cultivation*, 6, 26–29.
4. Galmés, J., Flexas, J., Savé, R., Medrano, H. (2007). Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recover. *Plant and Soil*, 290 (1-2), 139-155. doi: 10.1007/s11104-006-9148-6

5. Limin, A. E., Fowler, D. B. (2000). Morphological and cytological characters associated with low-temperature tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). *Canadian Journal of Plant Science*, 80 (4), 687–692. doi: 10.4141/P99-178
6. Kharchenko, N. A., Korzhagin, O. M., Zapletin, V. U. (2008). Characteristics of leaves seedling stomatal apparatus *Quercus robur* L. in relation to different shading conditions. *Forest journal*, 6, 85–89.
7. Chernetskaya, A. G., Valetov, V. V. (2007). Early diagnosis black currant cultivars (*Ribes Nigrum* L.) that are resistance to powdery mildew. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus*, 1, 66–70.
8. Teare, I. D., Peterson, C. J., Law, A. G. (1971). Size and frequency of leaf stomata in cultivars of *Triticum aestivum* and other *Triticum* species. *Crop Science*, 11 (4), 496–498. doi: 10.2135/cropsci1971.0011183X001100040010x
9. Mohammady, S., Khazaee, H., Reisi, F. (2007). The study of stomatal characteristics in Iranian wheat wild accessions and landraces. *Wheat Information Service*, 103, 5–12.
10. Limin, A. E., Fowler, D. B. (2001). Inheritance of cell size in wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relationship to the vernalization loci. *Theoretical and Applied Genetics*, 103 (2), 277–281. doi: 10.1007/s00122-001-0550-4
11. Davyidov, V. A. (1999). Characteristics of stomatal apparatus of wheat Chinese Spring in monosomic lines. *Russian Journal of Genetics*, 4, 546–550.
12. Kilchevskiy, A. V., Hotyileva, L. V. (Eds.) (2010). Genetic basis of plant breeding. Minsk: Belarusian science, 579.
13. Davyidov, V. A. (2007). Quantitative characteristics of stomatal apparatus in spring wheat plants of the Saratovskaya 29 variety during sharp deficit of water]. *Agricultural biology*, 5, 90–93.
14. Lamari, N. P., Fayt, V. I., Naguliak, O. I. (2014). Relationship between stomatal leaf characteristics and frost resistance of bread wheat. *Collected scientific articles of PBGI–NCSCI*, 24 (64), 6–17.
15. Zakharov, V. G. (1998). The stomata length of spring wheat in connection with the selection on productivity. *Saratov*, 155.
16. Kanaoka, M. M., Pillitteri, L. J., Fujii, H., Yoshida, Y., Bogenschutz, N. L., Takabayashi, J., Zhu, J. K., Torii, K. U. (2008). SCREAM/ICE1 and SCREAM2 specify three cell-state transitional steps leading to Arabidopsis stomatal differentiation. *The plant cell online*, 20 (7), 1775–1785. doi: 10.1105/tpc.108.060848
17. Badawi, M., Reddy, Y. V., Agharbaoui, Z., Tom-inaga, Y., Danyluk, J., Sarhan, F., Houde, M. (2008). Structure and functional analysis of wheat ICE (Inducer of CBF Expression) genes. *Plant and Cell Physiology*, 49 (8), 1237–1249. doi: 10.1093/pcp/pcn100
18. Lamari, N. P., Fayt, V. I. (2014). Estimation of heterosis and the potence ratio of the guard cells length in hybrids F₁ *Triticum aestivum* L. International scientific and practical Conference. Energy and resource efficient technologies of production and storage of agricultural products. Kharkov (Ukraine), 106–108.
19. Abramova, L. I., Orlov, I. N., Vishnjakova, M. A., Konstantinova, L. N., Orel, L. I., Ogo, V. F. (1982). Cytological and cytoembryological equipment (for the study of cultivated plants). Leningrad, Russia: VIR, 119.
20. Lakin, G. F. (1973). *Biometrics*. Vysshaya shkola, 343.
21. Voskresenskaya, G. S., Shpota, V. I. (1967). Transgression traits in hybrids Brassica and quantification methods of this phenomenon. *Breeding and Seed Production*, 6, 18–20.
22. Hotyileva, L. V., Nikoro, Z. S., Dragavtsev, V. A. (1976). *Theory of selection in plant populations*. Novosibirsk: Nauka, 264.
23. Sobolev, N. A. (1976). *Cytology and Genetics*, 10 (5), 424–436.
24. Powers, L. (1951). Gene analysis by the partitioning method when interactions of genes are involved. *The Botanical Gazette*, 113 (1), 1–23. doi: 10.1086/335691

Дата надходження рукопису 21.04.2015

Файт Виктор Иванович, доктор биологических наук, заместитель директора по научной работе, отдел общей и молекулярной генетики, Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения, Овидиопольская дорога, 3, г. Одесса, Украина, 65036

Ламари Наталия Петровна, научный сотрудник, отдел общей и молекулярной генетики, Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения, Овидиопольская дорога, 3, г. Одесса, Украина, 65036

УДК 577(076.6)

DOI: 10.15587/2313-8416.2015.42749

АКТИВНІСТЬ АМІНОТРАНСФЕРАЗ В ОРГАНАХ ЩУРІВ ПРИ ГІПОКСІЇ ЗАМКНЕНОГО ПРОСТОРУ ЗА ДІЄЮ ТІАМІНБРОМІДУ

© С. С. Чернадчук, С. А. Петров, О. К. Будняк, А. В. Сорокін, В. Є. Якименко, І. О. Кравчук

Вивчали активність амінотрансфераз, при введенні тіамінброміду, в тканинах щурів в нормі та при гіпоксії замкненого простору. Після введення ін'єкції тіамінброміду нами було встановлено зниження як активності АсАТ так і активності АлАТ, по відношенню до контролю, винятком були тканини мозку, де спостерігалось підвищення досліджуваних показників. У тварин, яким перед гіпоксією вводили ін'єкцію тіамінброміду спостерігалось зниження активності досліджуваних ферментів
Ключові слова: амінотрансферази, тіамінбромід, гіпоксія замкненого простору

It is studied an aminotransferase activity during injection of thiamine bromide in rat tissues in normal and hypoxic enclosed space. After injection of thiamine bromide we have set reduction of AST and ALT activity, relative to control, except by the brain tissue, where there was an increase of investigated indicators. The decrease of activity of the investigated elements is occurred in animals which before hypoxia were injection of thiamine bromide
Keywords: aminotransferases, thiamine bromide, hypoxia enclosed space