

ХАРАКТЕРИСТИКА КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ ІНТРОГРЕСИВНИХ ЛІНІЙ ПШЕНИЦІ З ГЕНЕТИЧНИМ МАТЕРІАЛОМ ВІД *AMBLYOPYRUM MUTICUM*

Подано результати оцінки інтрогресивних ліній *Triticum aestivum*/*Amblyopyrum muticum*, їхніх батьківських форм, сорту м'якої пшениці Аврора та геномно-заміщеного амфідиплоїда Авротіка, за кількістю коренів, максимальною довжиною кореня, об'ємом кореневої системи, що визначався за об'ємом витісненої рідини, виживаністю після зимування в польових умовах порівняно з результатами попереднього SSR-аналізу. Показано, що співвідношення об'єму витісненої коренями рідини до продуктивної куцистості Авротіки вдвічі більше, ніж у Аврори; інтрогресивні лінії, які за зимостійкістю наближаються до Авротіки, характеризуються наявністю алелів, властивих геному *T. aestivum*, за мікросателітними локусами, специфічними до хромосоми 5A пшениці.

Ключові слова: інтрогресивні лінії пшениці, коренева система, зимостійкість, *Amblyopyrum muticum*, мікросателітні локуси.

Вступ

Коренева система виконує такі основні функції, як закріплення рослини в ґрунті та забезпечення надходження компонентів мінерального живлення з ґрунту до рослини. Особливості будови кореневої системи та її зміни у відповідь на зміну умов зростання є важливими для пристосування рослини до специфічних умов довкілля, до оптимального використання наявних у ґрунті води і мінеральних речовин [1]. Створення сортів рослин, зокрема пшениці, з оптимальними характеристиками кореневої системи сприятиме отриманню кращих врожаїв навіть за умов абіотичних стресів (посуха, низькі температури в зимовий період) та, можливо, з використанням меншої кількості добрив [2; 3]. Отже, дослідження характеристик кореневої системи і генів, що контролюють її розвиток, є важливим і може мати практичну цінність. Тим не менше, корінь є «захованою половиною» ("hidden half") рослини, що ускладнює роботу, і загалом процеси розвитку кореня та їхній зв'язок з пристосуванням рослини до абіотичних стресів є менше дослідженими порівняно з пагоном [4].

Дикорослі родичі пшениці, що використовуються як джерела генів стійкості до різних хвороб пшениці, також можуть бути використані для збагачення генофонду пшениці генами, які беруть участь у контролі розвитку кореня і можуть забезпечити утворення такої кореневої системи, що зумовить кращу пристосованість

рослин пшениці до певних абіотичних стресів. *Amblyopyrum muticum* (*Aegilops mutica*) є диплоїдним дикорослим родичем пшениці, що в природних умовах зростає в Центральній Туреччині та Вірменії [5]. Цей вид має геном Т, який характеризується значним рівнем гомології з D геномом пшениці, і хромосоми цих геномів можуть кон'югувати [6; 7]. Порівняно з іншими дикорослими родичами пшениці, *Amblyopyrum muticum* до інтрогресивної гібридизації практично не залучений.

Геномно-заміщений амфідиплоїд Авротіка (AABBTT), створений Е. Г. Жировим та Т. К. Терновською, об'єднує [8] у своєму геномі тетраплоїдний компонент сорту м'якої пшениці Аврора (AABB) і Т геном виду *Amblyopyrum muticum*. Авротіка характеризується кращою зимостійкістю, порівняно з сортом Аврора, та її коренева система, як показано в нашому дослідженні, відрізняється від такої Аврори за певними кількісними характеристиками. Ми припускаємо, що краща зимостійкість Авротіки може бути зумовленою особливостями розвитку її кореневої системи, які контролюються генами Т геному *Amblyopyrum muticum*.

Інтрогресивні лінії – похідні Авротіки є результатом початкового схрещування Аврора × Авротіка і подальшого самозапилення [9]. Лінії були оцінені за кількістю коренів, максимальною довжиною кореня, об'ємом рідини, що витісняється кореневою системою при зануренні до неї. Зимостійкість інтрогресивних ліній оцінено

за кількістю рослин, що перезимували в полі. Оскільки відомо, що основний локус, який контролює морозостійкість пшениці, локалізований на 5A хромосомі [10], результати оцінки ліній було порівняно з результатами виконаного раніше мікросателітного аналізу з праймерами до локусів мікросателітних послідовностей, специфічних до хромосом пшениці гомологічної групи 5 [11; 12].

Матеріали та методи

Рослинний матеріал: сорт м'якої озимої пшениці Аврора (AABBDD), геномно-заміщений амфідиплоїд Авротіка (AABBTT), інтрогресивні лінії, що походять від схрещування Аврора × Авротіка з наступним самозапиленням до F₅.

Методи. Вимірювання характеристик кореневої системи проводили двічі: для рослин, вирощених у картонних коробках у світловій кімнаті, та для рослин, вирощених у полі.

Для вимірювання коренів рослин, які росли в картонних коробках, зерно пророщували у чашках Петрі на вологому фільтрувальному папері, потім паростки висаджували в коробки висотою 21 см та шириною 7 см по 3 рослини в одну коробку. Рослини висадили в коробки з землею 3 вересня 2014 р. та перенесли на вулицю до 2 грудня 2014 р. для перебування під впливом низьких температур протягом 60 днів. Після загартування рослини розмістили у світловій кімнаті за температури +20°C на два тижні. Для проведення вимірювань рослини обережно виймали з коробок, обтрушували землю і відмивали коріння від землі, після чого промивали коріння рослин також дистильованою водою. Підраховували загальну кількість коренів та вимірювали максимальну довжину кореня (в см). Вимірювання об'єму кореневої системи здійснювали за модифікованим нами методом, описаним у [13]. Об'єм кореневої системи визначали за об'ємом рідини (40 % розчин етилового спирту), який витісняли корені з мірної пробірки.

Рослини, вирощені у полі, викопали 3 травня і далі працювали з ними так само, як з рослинами, вирощеними у пакетах. Зимостійкість рослин визначали як кількість рослин у рядку, які збереглися до початку вегетаційного періоду з тих 20, які були у кожному з рядків у листопаді.

Результати та обговорення

Оцінювання кореневої системи рослин, вирощених у пакетах з ґрунтовою сумішшю. Перевірка розподілу варіантів кожної з вивчених ознак на відповідність нормальному [14] показала наявність відповідності для кожної з трьох вивчених

ознак. Тому статистичну обробку результатів виконали з застосуванням параметричних критеріїв перевірки статистичних гіпотез.

З трьох оцінених показників розвитку кореневої системи (табл. 1) немає різниці між середніми значеннями за довжиною коренів (критерій Стюдента $t = 0,97$, $p > 0,05$), кількості коренів ($t = 0,17$, $p > 0,05$). Для ознаки об'єм витісненої рідини різниця між середніми арифметичними була значущою ($t = 5,05$, $k = 18$, $p < 0,01$). З цього виникло припущення, що генотипи Аврора та Авротіка відрізняються за архітектурою формування кореневої системи. Можливо, що Авротіка утворює більшу кількість бокових розгалужень ембріональних / постембріональних коренів, або бічні корені відходять від основного кореня під іншим кутом, від чого змінюється об'єм, який займають корені при зануренні їх у рідину.

Таблиця 1. Показники розвитку кореневої системи рослин, вирощених у пакетах у світловій кімнаті

Генотип	Арифметичне середнє (x) та стандартне відхилення (sx) за ознаками кореневої системи		
	Максимальна довжина кореня	Кількість коренів	Обсяг витісненої рідини
Аврора	21,4±5,79	5,09±1,22	0,16±0,022
Авротіка	25,0±10,27	5,0±1,12	0,35±0,117
1	23,8±7,11	5,67±2,21	0,37±0,125
2	25,7±5,91	6,78±2,69	0,31±0,089
3	21,7±3,15	6,4±1,19	0,26±0,069
4	23,4±5,31	6,44±1,59	0,32±0,050
5	26,3±5,02	4,22±1,39	0,19±0,108
6	22,6±9,67	5,33±0,87	0,24±0,110
7	18,9±4,77	5,8±1,58	0,19±0,042
8	18,7±4,10	6,2±1,64	0,23±0,050
9	27,0±6,47	5,4±1,33	0,28±0,120
10	27,5±8,60	7,0±1,50	0,50±0,056
11	21,4±6,95	7,0±1,87	0,31±0,149
12	22,3±5,28	6,2±2,05	0,20±0,075
13	23,8±5,27	6,4±1,13	0,36±0,171
14	26,5±4,94	7,3±0,71	0,43±0,087
15	27,0±7,32	6,22±1,72	0,38±0,071
16	30,3±3,61	6,78±1,39	0,43±0,093
17	31,7±5,76	6,6±1,33	0,38±0,106
18	28,6±9,79	7,0±1,15	0,46±0,146
19	29,5±5,11	6,6±0,88	0,52±0,115
20	33,2±11,05	6,9±1,36	0,49±0,055
21	31,7±7,70	7,4±1,06	0,37±0,089
22	28,4±4,10	6,1±1,45	0,30±0,083
23	21,6±5,57	5,9±1,46	0,33±0,119
24	28,0±9,56	6,6±1,61	0,37±0,170
25	29,4±6,25	6,1±1,27	0,41±0,118
26	24,7±4,38	5,1±1,27	0,29±0,117
27	30,6±5,94	6,1±1,83	0,33±0,087
28	26,0±5,69	6,6±1,30	0,37±0,110
29	26,0±6,89	6,3±1,38	0,34±0,069
30	19,5±8,07	6,2±1,64	0,29±0,117
31	24,8±6,42	5,6±1,77	0,31±0,092
32	24,4±5,08	4,8±1,09	0,25±0,043

Результати дисперсійного аналізу (табл. 2) підтвердили наявність неоднорідності між лініями за ознакою об'єму рідини, що витісняється. Для пошуку ліній, які за вивченою ознакою відрізняються від Аврори та не відрізняються від Авротіки, використали критерій Даннета для порівняння середніх значень груп дисперсійного комплексу з контрольною групою (Аврора чи Авротіка) [14].

Таблиця 2. Результати дисперсійного аналізу мінливості інтрогресивних ліній, вирощених у пакетах, за ознакою об'єму рідини, що витісняється

Джерело мінливості	Сума квадратів	Кількість ступенів свободи	Дисперсія	Значення F	
				фактичне	табличне
Загальна	4,99	295	0,0169		$F_{0,05}=1,46$ $F_{0,01}=1,7$
Факторіальна	2,32	33	0,0704	6,92	
Залишкова	2,66	262	0,0102		

Від Аврори в бік більшого розвитку ознаки відрізнялися лінії, середнє значення яких було $\geq 0,32$: 1, 4, 13–21, 23–25, 27–29. Ті самі лінії не відрізнялися від Авротіки або відрізнялися від неї в більший бік за об'ємом рідини, що витісняється.

При плануванні експерименту для вивчення розвитку кореневої системи серед інтрогресивних ліній Аврора / Авротіка було обрано лише ті лінії, які було вивчено за структурою генома щодо хромосом 5-ї гомеологічної групи [11]. Це пов'язано з тим, що для пшениці вже було показано участь хромосом цієї гомеологічної групи у формуванні ознаки зимо-морозостійкості [10; 15]. Як уже було згадано, розвиток кореневої системи має безпосередній стосунок до здатності рослин переносити зимові стреси. На модельних рослинах (арабідопсис для дводольних, рис, кукурудза та *Brachypodium* для однодольних) уже ідентифіковано низку генів, які беруть участь у формуванні кореневої системи рослини [16–18]. На нашому рослинному матеріалі можна було перевірити, чи є зв'язок між розвитком кореневої системи, який оцінюється об'ємом витісненої рідини, та структурою хромосом 5-ї гомологічної групи, встановленої раніше за даними вивчення специфічних для Авротіки та Аврори алелів мікросателітних локусів (SSR-локусів), локалізованих на хромосомах цієї гомеологічної групи хромосом [11].

Було припущено, що формування у інтрогресивних ліній кореневої системи типу Авротіки зі збільшеним об'ємом рідини, що витісняється, може бути пов'язано з включенням чужинного

генетичного матеріалу (геном Т Авротіки) до однієї з хромосом 5-ї гомеологічної групи. Для перевірки цього припущення порівнювали кількості ліній з високим чи низьким об'ємом рідини, що витісняється кореневою системою, які мають або не мають специфічних (маркерних) для хромосоми 5Т алелів мікросателітних локусів замість маркерів, специфічних для субгеномів А, В та D пшениці (табл. 3).

Таблиця 3. Перевірка однорідності розподілів ліній за групами за ознакою обсяг витісненої рідини та наявності маркерів хромосоми 5Т для мікросателітних локусів, специфічних до хромосом трьох субгеномів пшениці

SSR-локуси, які перевіряли	Фактори, що враховують при групуванні ліній	Високий рівень витіснення рідини	Низький рівень витіснення рідини	Значення точного критерію Фішера
специфічні до субгеному А	Маркери хромосоми 5Т у наявності	12	6	P = 0,03
	Маркери хромосоми 5Т відсутні	4	10	
специфічні до субгеному В	Маркери хромосоми 5Т у наявності	4	2	P = 0,30
	Маркери хромосоми 5Т відсутні	12	13	
специфічні до субгеному D	Маркери хромосоми 5Т у наявності	3	1	P = 0,25
	Маркери хромосоми 5Т відсутні	13	15	

Отримані результати свідчать, що збільшений обсяг витісненої рідини статистично значуще пов'язаний з наявністю маркерів (алелів SSR-локусів) хромосоми 5Т замість маркерів хромосоми 5А. Ці результати можна розглядати як вказівку на можливий зв'язок із хромосомою 5А пшениці гена (генів), які якимось чином беруть участь у формуванні кореневої системи пшениці.

Оцінка рослин, що вирости в полі. Рослини, вирощені у полі, можна було оцінити не тільки за ознаками розвитку кореневої системи, а й за успішністю зимування. Успішність зимування оцінювали як кількість рослин, що після зимування збереглися та перейшли до стадії колосіння. Ці рослини оцінювались також за кількістю продуктивних стебел (продуктивна кущистість) (табл. 4).

Таблиця 4. Показники розвитку кореневої системи та кущистості рослин, вирощених у польових умовах

Генотипи	Арифметичне середнє (x) та стандартне відхилення (s _x) за ознаками кореневої системи			Кущистість, x+s _x	Відношення об'єм / кущистість
	Кількість коренів	Максимальна довжина	Обсяг витісненої рідини		
Аврора	20,2±6,14	19,6±2,97	1,3±0,45	5,7±2,06	0,22
Авротіка	16,2±4,14	19,5±6,78	1,6±0,38	2,9±1,3	0,55
1	15,0±3,67	19,8±5,21	1,0±0,11	3,0±1,13	0,33
2	26,4±9,32	15,0±2,92	2,7±1,04 ¹⁾	2,7±1,11	1 ²⁾
3	25,2±6,65	15,8±2,68	1,9±0,78	3,8±2,04	0,5
4	31,0±9,35	16,8±2,77	2,3±1,18 ¹⁾	4,3±1,93	0,53 ²⁾
5	20,2±4,97	13,9±3,78	1,8±0,68	4,1±2,59	0,44
6	32,4±6,94	15,8±2,77	3,1±1,59 ¹⁾	3,0±1,21	1,03 ²⁾
7	28,2±6,26	15,4±2,61	2,4±1,17 ¹⁾	2,3±1,18	1,04 ²⁾
8	26,6±1,14	15,2±2,17	2,6±0,23 ¹⁾	3,1±1,2	0,84 ²⁾
9	34,8±7,09	16,5±1,73	3,4±0,64 ¹⁾	3,7±1,83	0,92 ²⁾
10	26,4±6,99	12,4±1,67	2,34±0,66 ¹⁾	4,2±1,59	0,56 ²⁾
11	26,6±7,23	17,1±2,40	1,7±0,85	3,9±2,06	0,43
12	22,2±9,49	14,1±3,65	1,1±0,53	5,0±1,9	0,22
13	21,6±7,23	19,2±5,45	2,1±0,99	6,2±2,59	0,34
14	20,8±4,57	19,4±3,09	1,6±0,8	5,7±2,06	0,28
15	26,5±8,96	23,0±2,00	2,5±1,37 ¹⁾	6,0±2,77	0,42
16	18,0±4,69	16,8±2,39	1,4±0,68	6,5±2,39	0,22
17	24,8±3,42	1,2±1,30	1,8±0,78	6,5±2,32	0,28
18	22,5±4,72	16,8±4,62	1,5±0,27	4,8±2,04	0,31
19	22,0±4,64	17,8±2,77	2,5±0,34 ¹⁾	5,2±2,42	0,48
20	23,8±9,14	19,0±4,06	2,5±1,25 ¹⁾	4,4±2,43	0,57 ²⁾
21	19,6±7,96	17,6±2,04	1,2±0,55	4,4±2,74	0,27
22	17,4±0,89	18,7±2,20	1,5±0,30	3,5±1,76	0,43
23	23,8±3,35	17,3±3,49	2,2±0,31	3,1±1,36	0,71 ²⁾
24	21,4±2,70	17,7±2,22	1,94±0,38	3,2±1,20	0,66 ²⁾
25	17,4±3,91	18,8±2,17	1,1±0,39	3,7±1,87	0,3
26	21,3±6,65	18,9±6,34	1,7±0,53	3,2±2,08	0,53
27	22,8±9,42	20,6±5,73	1,8±1,04	4,8±2,64	0,37
28	14,2±3,70	16,6±2,97	0,9±0,34	3,9±1,73	0,23
29	22,2±4,21	19,6±2,77	1,3±0,38	5,1±2,46	0,25
30	21,6±6,54	18,5±2,19	1,3±0,54	3,6±1,99	0,36
31	19,8±2,68	18,0±2,55	1,4±0,24	3,4±1,62	0,41
32	22,0±3,32	16,9±0,89	1,9±0,53	3,7±1,56	0,51 ²⁾

Примітки: ¹⁾ об'єм витісненої рідини не відрізняється від такого показника для Авротіки; ²⁾ відношення об'єм / кущистість перебільшує контрольну величину 0,55.

Порівняння Аврори та Авротіки за вивченими ознаками показало, що зберігається відсутність різниці між ними за максимальною довжиною коренів ($t = 1,7$, $p > 0,05$), кількістю коренів ($t = 0,04$, $p > 0,05$) і немає різниці за обсягом витісненої рідини ($t = 1,6$, $p > 0,05$). Останній факт має природне пояснення. Коли рослини вирощували в пакетах, була можливість оцінити дійсно повний обсяг коріння, оскільки пакет розрізали та відмивали від ґрунту всю масу корінців. При оцінці рослин, вирощених у полі, рослину викопували лопатою, частина корінців залишалася в ґрунті, і ми не мали можливості оцінити ознаку з такою самою точністю, як у попередньому випадку. Тим не менш, дисперсійний аналіз усіх досліджуваних

ліній, Авротіки та Аврори показав, що гетерогенність серед оцінених рослин все ж у наявності (табл. 5), хоча показник F значно менший і залишкова дисперсія комплексу є більш значною, ніж при аналізі рослин, вирощених у пакетах.

Таблиця 5. Результати дисперсійного аналізу мінливості інтрогресивних ліній, вирощених у польових умовах, за ознакою об'єм рідини, що витісняється

Джерело мінливості	Сума квадратів	Кількість ступенів свободи	Дисперсія	Значення F	
				фактичне	табличне
Загальна	133,13	166	0,8		
Факторіальна	59,85	33	1,81	3,29	$F_{0,05} = 1,53$ $F_{0,01} = 1,83$
Залишкова	73,28	133	0,55		

За двох спроб оцінки ознаки, вирощування у пакетах та вирощування у полі, 23 лінії з 32 вивчених (1, 2, 4, 6–10, 13–21, 23–25, 27–29) виявили відхилення від Аврори у бік збільшення об'єму рідини, що витісняється. Проте лише для чотирьох з них, це лінії 4, 15, 19 та 20, отримали однакову оцінку в обох випадках.

За кількістю продуктивних стебел (кущистість, табл. 4) Аврора значно перевершує Авротіку ($t = 3,36$, $p < 0,01$). Якщо взяти до уваги одночасно дві ознаки, об'єм кореневої системи та кущистість, та охарактеризувати лінії їхнім співвідношенням, отримуємо виразний результат (табл. 4). Аврора відрізняється від Авротіки за співвідношенням обсяг коренів/кущистість у менший бік вдвічі: 0,23 та 0,55 відповідно. Якщо величину 0,55, характерну для Авротіки, взяти за контрольну і відмітити у табл. 4 лінії, які за цим співвідношенням не відрізняються від цієї величини або її перебільшують, ми можемо порівняти результати цієї відносної оцінки розвитку кореневої системи з прямою оцінкою через вимірювання об'єму рідини, що витісняється. Зрозуміло, що відношення об'єму витісненої рідини до кущистості характеризує масу коренів, яка припадає на масу продуктивних стебел рослини. У табл. 4 відмічено лінії, які перебільшують контрольний показник за кожної з оцінок, прямою та відносною. 8 ліній, що відрізняються у більший бік за обсягом витісненої рідини, характеризуються рівнем відношення обсяг/кущистість більше ніж 0,5. І навпаки, 8 рослин із 11, що характеризуються високим показником відношення об'єму витісненої рідини/кущистість, відхилялись від контрольного значення у більший бік при оцінці об'єму витісненої рідини коренями рослин, вирощених у полі. Використання точного критерію Фішера для перевірки чотирьохпольної таблиці

8	3
2	19

дає значення $P = 0,00106$, тобто розподіл варіант за групами класифікації випадковим не є. Це означає, що інформативність характеристики рослин за об'ємом витісненої рідини суттєво зростає за одночасного урахування кількості стебел.

Аврора, Авротіка і 32 лінії отримали оцінку за зимостійкістю як відсоток рослин від 20 висіяних, що перезимували та дійшли до стадії колосіння. Зимостійкість Аврори оцінено як $60 \pm 11,0\%$, Авротіки – як $75 \pm 9,7\%$. Зима 2014–2015 року, яку пережили рослини, була сприятливою, принаймні в тій місцевості, де рослини зростали, тому Аврора перезимувала добре.

Оцінка перезимівлі ліній коливалася від $30 \pm 10,2\%$ до $90 \pm 6,7\%$. Серед 11 ліній (2, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 20, 23, 24, 32), які характеризуються високим показником за відношенням об'єму рідини, що витісняється / кущистість, всі лінії, крім лінії 24, показали вищий відсоток рослин, які вижили, порівняно з показником Аврори, хоча статистично на маленьких вибірках це не доводиться. Лінія 24 має досить низьку кущистість, тому відношення об'єму / кущистість є великим, незважаючи на відносно невелике значення чисельника. Серед ліній, які за відношенням об'єму / кущистість наближаються до Аврори, лінії 21, 25 та 31 характеризуються високим відсотком рослин, які вижили. Дві з них, 21 та 25 характеризувались високим показником об'єму витісненої рідини при вирощуванні у пакетах, але не на полі.

Зіставлення результатів оцінки рослин за показниками кореневої системи та зимостійкістю з отриманими раніше результатами мікросателітного аналізу зроблено для даних табл. 2, де наведено характеристику інтрогресивних ліній за наявністю мікросателітних алелів, властивих геному Т за SSR-локусами, локалізованими в трьох хромосомах 5-ї гомеологічної групи пшениці, табл. 6 з інформацією про об'єм кореневої системи ліній, а також даних про відсоток рослин, що перезимували, дає змогу зробити деякі припущення. Стійкість рослин ліній до зимових стресових умов пов'язана з об'ємом кореневої системи щодо об'єму продуктивної кущистості. Збільшення цього співвідношення впливає позитивно на потенціал зимостійкості рослин. Оскільки Аврора і Авротіка, які помітно та постійно відрізняються за здатністю переживати зимові стреси, не відрізняються одна від одної за максимальною довжиною коренів та їхньою кількістю, але відрізняються за об'ємом рідини, яку витісняють їхні корені при зануренні у посудину з рідиною, об'єм кореневої системи Авротіки збільшується за рахунок іншої, порівняно з Аворою, архітектурою кореневої системи.

Можливо, бічні корені Авротіки, які відходять від центральних коренів, більш чисельні та відходять під іншим кутом. Не можна виключити, що у формування кореневої системи Авротіки провідна роль належить ембріональним корінцям та їхньому подальшому розвитку порівняно з Аворою, більш висока кущистість якої може бути пов'язана з переважним розвитком постембріональних коренів. Вони розташовані більш поверхнево та можуть виявляти більшу залежність від зимових стресів, ніж більш заглиблені ембріональні корені.

Ген (або гени), який бере участь у формоутворенні коренів, може бути розташований на 5А хромосомі пшениці. За нашими даними оцінки зимостійкості та розвитку кореневої системи, зіставленими з результатами мікросателітного аналізу, виконаного раніше на тих самих лініях [13], підвищеною зимостійкістю характеризуються лінії, в геномі яких відбулася заміна генетичного матеріалу сорту Аврори, розташованого на хромосомі 5А, на чужинний генетичний матеріал Авротіки. Мікросателіти, які вивчалися в цитованій роботі, розташовані усередині короткого плеча хромосоми 5А (локус 752) та на дистальному кінці довгого плеча (локуси 291 та 47). Це дає змогу припустити, що відбулося або чужинне заміщення 5А/5Т, або утворилася рекомбінантна хромосома, яка містить фрагменти обох хромосом. Зв'язку між мікросателітними

локусами, специфічними до хромосом 5В та 5D, розвитком кореневої системи та зимостійкістю в дослідженні не спостерігалось.

Висновки

Показники співвідношення об'єму рідини, яку витісняють корені при зануренні у рідину, до продуктивної кущистості Авротіки вдвічі перевищують відповідні у Аврори. Інтрогресивні лінії Аврора / Авротіка, які за зимостійкістю наближаються до показника Авротіки, характеризуються наявністю чужинних алелів мікросателітних локусів, специфічних до хромосоми 5А м'якої пшениці, властивих геному Т Авротіки. Для 5А хромосоми пшениці існує перспектива пошуку на ній генів-кандидатів, що беруть участь у коренеутворенні пшеницевих.

Список літератури

- Jung J. K. H. Getting to the roots of it: genetic and hormonal control of root architecture / J. K. H. Jung, S. McCouch // *Frontiers in Plant Science*. – 2013. – Vol. 4, No. 186. – P. 1–21.
- Designer crops: optimal root system architecture for nutrient acquisition / X. Kong, M. Zhang, I. D. Smet, Z. Ding // *Trends in Biotechnology*. – 2014. – Vol. 32, No. 12. – P. 597–598.
- Phosphate depletion modulates auxin transport in *Triticum aestivum* leading to altered root branching / P. J. Talboys, J. R. Healey, P. J. A. Withers, D. L. Jones // *Journal of Experimental Botany*. – 2014. – Vol. 65, No. 17. – P. 5023–5032.
- Underground tuning: quantitative regulation of root growth / B. S. Satbhai, B. S. Santosh, D. Ristova, W. Busch // *Journal of Experimental Botany*. – 2015. – Vol. 66, No. 4. – P. 1099–1112.
- Harutyunyan M. A Red List assessment of nine *Aegilops* species in Armenia / M. Harutyunyan, M. E. Dooloo, N. Yeritsyan // *Genetic Resources and Crop Evolution*. – 2010. – No. 57. – P. 1177–1189.
- Jones J. K. The homoeology of *Aegilops mutica* chromosomes / J. K. Jones, B. N. Majisu // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. – 1968. – Vol. 10 (3). – P. 620–626.
- Ohta S. Phylogenetic relationship of *Aegilops mutica* Boiss. with the diploid species of congeneric *Aegilops-Triticum* complex, based on the new method of genome analysis using its B-chromosomes / S. Ohta // *Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ.* – 1991. – Vol. 137. – P. 1–116.
- Antonyuk M. Z. Permanent genetic variability in the introgressive lines and amphidiploids of *Triticeae* / M. Z. Antonyuk, V. V. Shpylychyn, T. K. Ternovska // *Cytology and Genetics*. – 2013. – No. 47 (4). – P. 242–251.
- Єфіменко Т. С. Створення чужинно-заміщених та чужинно-доданих ліній *Triticum aestivum* / *Aegilops mutica* / Т. С. Єфіменко, М. З. Антонюк, В. С. Мартиненко // *Фактори експериментальної еволюції організмів: збірник наукових праць*. – Т. 12. – К.: Логос, 2013. – С. 114–118.
- The cold-regulated transcriptional activator Cbf3 is linked to the frost-tolerance locus Fr-A2 on wheat chromosome 5A / A. Vágújfalvi, G. Galiba, L. Cattivelli [et al.] // *Molecular and General Genetics*. – 2003. – Vol. 269, No. 1. – P. 60–67.
- Microsatellite analysis of chromosomes from the fifth homoeologous group in the introgressive *Triticum aestivum* / *Amblyopyrum muticum* wheat lines / T. S. Iefimenko, Yu. G. Fedak, M. Z. Antonyuk, T. K. Ternovska // *Cytology and Genetics*. – 2014. – Vol. 48, No. 6. – P. 189–197.
- Єфіменко Т. С. Порівняння хромосом 5-ої гомологічної групи Аврори та Авротіки з використанням специфічних мікросателітів / Т. С. Єфіменко, Ю. Федак, М. З. Антонюк із співавт. // *Фактори експериментальної еволюції організмів: збірник наукових праць*. – Т. 14. – К.: Логос, 2014. – С. 52–58.
- Войцехівська О. В. Фізіологія рослин: практикум / О. В. Войцехівська, А. В. Капустян, О. І. Косик та ін.; за заг. ред. Т. В. Паршикової. – Луцьк: Терен, 2010. – 420 с.
- Гланц С. Медико-біологіческая статистика / С. Гланц. – М.: Практика, 1998. – 459 с.
- Sutka J. Genes for frost resistance in wheat / J. Sutka // *Euphytica*. – 2001. – Vol. 119. – No. 1–2. – P. 167–172.
- Koizumi K. Identification of SHRUBBY, a SHORT-ROOT and SCARECROW interacting protein that controls root growth and radial patterning / K. Koizumi, K. L. Gallagher // *Development*. – 2013. – Vol. 140, No. 1. – P. 1292–1300.
- Arabidopsis SHR and SCR transcription factors and AUX1 auxin influx carrier control the switch between adventitious rooting and xylogenesis in planta and in vitro cultured thin cell layers / F. D. Rovere, L. Fattorini, S. D'Angeli [et al.] // *Annals of Botany*. – 2015. – Vol. 115, No. 4. – P. 617–628.
- A CLE-WOX signaling module regulates root meristems maintenance and vascular tissue development in rice / H. Chu, W. Liang, J. Li [et al.] // *Journal of Experimental Botany*. – 2013. – Vol. 64, No. 17. – P. 5359–5369.

T. Iefimenko, M. Antonyuk, T. Ternovska

ROOT SYSTEM CHARACTERIZATION OF *TRITICUM AESTIVUM* / *AMBLYOPYRUM MUTICUM* INTROGRESSIVE LINES

The root system architecture can be an important trait for plant adaptability to abiotic stresses, including low temperatures in winter. Wheat wild relatives have the potential to be used for improvement of root system characteristics of wheat cultivars. Aurotica is a genome substitution form that in its genome contains AABB tetra-component from the common wheat cultivar Aurora and T genome of the diploid species Amblyopyrum

muticum. *Triticum aestivum*/*Amblyopyrum muticum* introgressive lines and their parental forms – common wheat cultivar *Aurora* and genome substitution amphidiploid *Aurotica* – were assessed for such root system characteristics as root number, maximum root length, and root system volume, which was determined as the volume of liquid supplanted by roots. Winter resistance of introgressive lines was assessed as their winter field survival. The results of introgressive lines' root system measurements and winter survival were compared with the previous SSR analysis of these introgressive lines for SSR loci specific to chromosomes of homeological group 5 (5A, 5B, and 5D), because it is known that the main loci controlling winter tolerance in wheat are localized on the chromosomes of this group. Correlation between the volume of liquid supplanted by roots and the productive work is twice bigger for *Aurotica* compared to *Aurora*. Introgressive lines characterized by winter resistance approaching *Aurotica* have *Aurotica* alleles at SSR loci specific to chromosome 5A. This can be the evidence for the presence of 5A/5T alien chromosome substitution or 5A/5T recombinant chromosomes in these lines. No correlation was found between winter resistance, root characteristics, and SSR alleles specific to chromosomes 5B and 5D.

Keywords: wheat introgressive lines, root system, winter resistance, *Amblyopyrum muticum*, microsatellite loci.

Матеріал надійшов 11.03.2016

УДК 57.052

Маньковська О. С., Асатрян О. Е., Вікарчук М. В.,
Кононенко О. А., Стаховський Е. О., Кашиба В. І.

ВИЗНАЧЕННЯ ЕКСПРЕСІЇ ГЕНІВ КІНАЗ *Aurora A*, *Aurora B*, *Aurora C*, *BRAF* і *EGFR* У СЕЧІ ПАЦІЄНТІВ, ХВОРИХ НА РАК ПЕРЕДМІХУРОВОЇ ЗАЛОЗИ

Кінази родини *Aurora* (*Aurora A*, *Aurora B* і *Aurora C*) є важливими для формування веретена поділу і правильної сегрегації хромосом і потенційно є пов'язаними через регуляторні механізми з білками MAP-кіназного каскаду, зокрема *BRAF* і *EGFR*. Порушення у експресії генів усіх перелічених білків було виявлено при канцерогенезі. У цій роботі ми мали на меті виявити й оцінити рівень експресії генів *Aurora A*, *Aurora B*, *Aurora C*, *BRAF* і *EGFR* у сечі пацієнтів, хворих на рак передміхурової залози. Було проаналізовано 22 зразки хворих і 6 умовно здорових осіб і показано, що експресія усіх перелічених генів дійсно ідентифікувалась у сечі як за діагностованого раку, так і у нормі. Серед генів кіназ родини *Aurora* експресія *Aurora B* і *Aurora C* була вищою за експресію *Aurora A*. Було виявлено кореляцію між рівнем експресії *Aurora C* і *BRAF*, що приводить до висновку про існування спільної і/або взаємної регуляції експресії цих генів.

Ключові слова: *Aurora A*, *Aurora B*, *Aurora C*, клітинний цикл, канцерогенез, рак передміхурової залози, MAPK.

Кінази родини *Aurora* кодуються відповідно генами *Aurora A*, *Aurora B* та *Aurora C*. Кінази цієї родини є важливими для нормального перебігу поділу клітини, а саме для формування веретена поділу і правильної сегрегації хромосом, їхні гени є еволюційно консервативними, з незначними варіаціями – їхні ортологи було виявлено

в організмах різного рівня організації [1, p. 585]. У ссавців на сьогодні відомо три члени родини кіназ *Aurora*: *Aurora A*, *Aurora B* і *Aurora C*, які були виокремлені у зв'язку з особливостями субклітинної локалізації під час мітозу, що також відображається на їхній функціональній активності [2, p. 1059].