

19. Безусько Л. Г., Тасенкевич Л. О. Історія розвитку рослинності Угольського заповідного масиву (за даними палінологічних досліджень і аналізу флори) / Л. Г. Безусько, Л. О. Тасенкевич // Укр. ботан. журн. – 1978. – Т. 35, № 6. – С. 506–512.
20. Демедюк М. С., Колодій В. В., Зденюк М. В. Умови утворення та вік Синевирського озера. / М. С. Демедюк, В. В. Колодій, М. В. Зденюк // Доп. АН УССР; Сер. Б. Геол., хім. та біол. науки. – 1985. – №11. – С. 8–11.
21. Безусько Т. В. Нові дані про рослинний покрив Закарпаття у пізньому голоцені / Т.В. Безусько // Матеріали Тижня студентської науки. – К.: НАУКМА, 1996. – С. 90–91.
22. Безусько Л. Г., Безусько А. Г., Ярема І. В. Палінологічна вивченість відкладів голоцену Закарпаття / Л. Г. Безусько, А. Г. Безусько, І. В. Ярема // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття: Матеріали міжнародної наукової конференції, присвяченої 50-річчю функціонування високогірного біологічного стаціонару «Пожижевська» (Львів-Пожижевська, 23–27 вересня 2008 р.). – Львів, 2008. – С. 30–31.
23. Данилюк К. М. Про знахідку верхового оліготрофного болота в регіональному ландшафтному парку «Надсянський» / К. М. Данилюк // Наук. записки Державного природничого музею. – 2006. – Вип. 22. – С. 189–190.
24. Природно-заповідний фонд України загальнодержавного значення: Довідник / [редкол.: В. Б. Леоненко та ін.]. – К.: «Омега-Л», 1999. – 240 с.
25. Палеопалинология. Методика палеопалинологических исследований и морфология некоторых ископаемых спор, пыльцы и других ископаемых микрофоссилий / Под ред. И. М. Покровской. – Л.: Недра, 1966. – Т. 1. – 351 с.
26. Mosyakin S. L., Fedoronchuk M. M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / S. L. Mosyakin, M. M. Fedoronchuk – К.: М. G. Kholodny Institute of Botany, 1999. – 345 p.
27. Червона книга України. Рослинний світ / Під ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонка. – К.: Укр. енциклопедія, 1996. – 602 с.

A. Bezusko, I. Jarema, L. Bezusko, L. Tasyenkevych, K. Danylyuk, M. Kovalyukh

PALYNOLOGICAL AND RADIOCHRONOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE LATE HOLOCENE DEPOSITS FROM THE SPHAGNUM BOG “MISHOK” SITE (LVIV REGION, UKRAINE)

The first results of palynological and radiocarbon studies of late Holocene deposits from the sphagnum bog located in the Regional Landscape Park «Nadsyansky» are provided. The general composition of the fossil palynoflora is determined. It contains 109 taxa identified with precision of different ranks (3 orders, 45 families, 21 genus, and 43 species). A detailed picture of natural and human-induced changes in the structure of vegetation of the studied area within the last 500 years is reconstructed.

УДК 631.523:581.13

Прокопик Д. О., Ющук А. І., Антонюк М. З., Терновська Т. К.

ГОМЕОЛОГІЧНА НАЛЕЖНІСТЬ ГЕНІВ, ЩО КОНТРОЛЮЮТЬ ОСТИСТІСТЬ В ІНТРОГРЕСИВНИХ ЛІНІЙ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ

Інтрогресивні лінії м'якої пшениці, що походять від сорту Аврора та геномно-заміщених форм Аврората (геномна формула AABB^UU), Авродес (AABB^SS) та Аврозис (AABB^SS') і відрізняються від сорту Аврора за ступенем розвитку остей, було досліджено за допомогою біохімічних маркерів на предмет геномних перебудов та обсягу й гомеологічної належності чужинного генетичного матеріалу. Показано, що в лініях-похідних форми Аврората розвиток остей та остеподібних відростків зумовлений привнесенням промотору остистості, розташованому на 6U хромосомі.

Вступ

Інтрогресивна гібридизація, або привнесення до геному чужинного генетичного матеріалу шляхом схрещувань, є одним із найбільш безпечних та ефективних методів збагачення генофонду м'якої пшениці генами агрономічно-ко-

рисних ознак. З цією метою використовують дикорослі близькоспоріднені пшениці, а також більш віддалені види злаків. Більшість досліджень, присвячених створенню та використанню інтрогресивного генетичного матеріалу, спрямовано на перенесення та ідентифікацію генів стій-

кості до біотичних та абіотичних факторів, а також з'ясування обсягу і локалізації інтрогресованих ділянок [1–5]. Проте від дикорослих видів внаслідок інтрогресивної гібридизації переносяться й інші гени. Зокрема, інтрогресивні лінії характеризуються величезним морфологічним різноманіттям [6]. Одним із прикладів таких ознак є остистість колосу.

Вивчення остистості колосу є важливим з низки причин і пов'язане із розумінням біології виду в цілому. Ця ознака має агрономічну цінність, бо наявність остей збільшує врожайний потенціал за посушливих умов [7, 8]. Крім того, як морфологічна ознака, вона може бути легко ідентифікована і використана як маркер інших ознак, а також змін геному при інтрогресивній гібридизації [9].

Вивчення остистості м'якої пшениці триває з початку ХХ ст., проте її генетичний контроль остаточно досі не встановлений. Відомо, що в контролі ознаки остистість колосу беруть участь принаймні три домінуючі гени-інгібітори: *Hd*, *B1* та *B2*, розташовані на 4AS, 5AL та 6BL хромосомах відповідно [10]. В літературі трапляються повідомлення про участь генів-промоторів остистості, хоча вони досі не ідентифіковані, їх дію достатньо не вивчено [9, 11]. Основною причиною цього є брак адекватного генетичного матеріалу, що був би поліморфним як за проявом ознаки остистість, так і за молекулярно-генетичними маркерами. Тому, морфологічно різноманітні інтрогресивні лінії є унікальним матеріалом для проведення генетичного аналізу, в тому числі й ознаки остистість колосу.

Використані в дослідженні інтрогресивні лінії м'якої пшениці походять від сорту Аврора та геномно-заміщених форм Авролата (геномна формула AABBUU), Авродес (AABBSS) та Аврозис (AABBS'S') і мають різний ступінь прояву ознаки остистість колосу (від повністю безостих до остистих із проміжними фенотипами). Припускаємо, що зміна фенотипу цих ліній порівняно із батьківським сортом Аврора може бути зумовлена привнесенням чужинного гена-промотору остистості, делецією гена-інгібітора, властивого сорту Аврора, або обома цими подіями. З огляду на це, метою нашого дослідження є ідентифікувати гени, що контролюють остистість в інтрогресивних ліній м'якої пшениці, та встановити їх гомеологічну належність.

Матеріали і методи

Було використано лінії м'якої озимої пшениці, отримані від схрещування сорту Аврора та геномно-заміщених форм Авролата, Авродес, Аврозис. Ці форми є амфідиплоїдами тетраплоїдного компонента AABV сорту м'якої пшениці Аврора та геному диплоїдних видів: Авролата (AABBUU, UU від *Ae. umbellulata*), Авродес

(AABBSS, SS від *Ae. speltooides*) та Аврозис (AABBS'S', S'S' від *Ae. sharonensis*). Геномно-заміщені форми та похідні лінії було створено д. б.н. Жировим Є. Г. та д.б.н. Терновською Т. К. [12]. Лінії мають різний ступінь прояву ознаки остистість колосу: від повністю безостих до остистих із проміжними фенотипами. Ці лінії не було раніше охарактеризовано стосовно обсягу чужинного генетичного матеріалу, що походить від відповідних видів егілопсів.

Екстракцію та електрофоретичне розділення запасних білків гліадинів та ізоферментів α - та β -амілази, пероксидази, кислотої фосфатази, зернової і листової естерази було проведено за методиками [9, 12]. Електрофоретичні спектри досліджуваних ліній порівнювали із такими батьківських форм – сорту Аврора та відповідної геномно-заміщеної форми.

Результати та їх обговорення

Сорт Аврора, з яким було здійснено початкове схрещування та який є донором тетракомпоненту амфідиплоїдів, є безостим. Батьківські форми із заміщеним субгеномом диплоїдних видів (Авролата, Авродес та Аврозис) характеризуються наявністю остеподібних відростків. Різноманітність ліній, отриманих від схрещування, зокрема, поява остистих та безостих форм із різним ступенем градації ознаки, є безперечним доказом зміни геному досліджуваних ліній. Щоб з'ясувати, які саме чужинні хромосоми зумовлюють зміну фенотипу ліній, слід, в першу чергу, виявити перебудови геному ліній, тобто встановити включення чужинного матеріалу та втрати фрагментів хромосом пшениці. Лінії було проаналізовано за хромосомами 3, 4, 7 гомеологічних груп, а також хромосомами 1D, 5A, 6A та 6D. Відомо, що в геномах споріднених пшениці видів, зокрема видів роду *Aegilops*, наявні ортологічні гени більшості ферментів. Тому, за умов поліморфізму ізоферментів м'якої пшениці та споріднених видів, такі гени можуть виступати маркерами наявності чужинного генетичного матеріалу в геномі пшениці [12]. Для виявлення чужинного генетичного матеріалу в геномі досліджуваних ліній було використано такі біохімічні маркери: запасні білки ендосперму гліадини, ізоферменти β - та α -амілази, зернової пероксидази, зернової та листової естерази, а також кислотої фосфатази. Не всі вони були однаково ефективними для виявлення чужинного генетичного матеріалу в геномі досліджуваних ліній. Тому ми в першу чергу спираємося на результати, отримані із використанням ізоферментів α - та β -амілаз та запасних білків гліадинів. Виявлені за допомогою інших білкових маркерів зміни геному досліджуваних ліній використовуємо як допоміжні, у зіставленні з іншими показниками.

Гени, що кодують ізоферменти β -амілази, розташовані на 4A, 5A та 4D хромосомах м'якої пшениці [12]. В нашому дослідженні ізоферменти β -амілази становлять особливий інтерес через тісне зчеплення гена β -*Amy-A1* із геном-інгібітором остистості *B1*, що локалізований на довгому плечі 5A хромосоми м'якої пшениці. Електрофоретичний спектр компонентів β -амілази (ізоферментів) батьківських форм, використані для створення інтрогресивних ліній, та приклади спектрів деяких із цих ліній, наведені на рис. 1. Спектр сорту Аврора представлений чотирма компонентами, позначеними за зменшенням електрофоретичної рухливості в гелі, як 2, 3, 4 та 6. Гени, що кодують відповідні ізоферменти, розташовані на 4D (компоненти 2 та 3), 5A (компонент 4) та 4A (компонент 6) хромосомах.

Для ліній-похідних Авролати в спектрі β -амілази нема маркерних компонентів, адже обидва компоненти спектра Авролати збігаються із відповідними компонентами (4 та 6) спектра сорту Аврора. Тому в разі цих ліній ми можемо лише констатувати відсутність відповідних компонентів сорту Аврора, а отже – й 4DS хромосоми. Спектр Аврозиса утворений зонами активності 1, 4 та 6. Компонент 1 є продуктом гена β -*Amy-S1*, який локалізований на 4S¹ хромосомі *Ae. sharonensis* [12], тому може виступати маркером присутності цієї хромосоми в геномі досліджуваних ліній. Спектр Авродеса утворений зонами активності 0, 4 та 6, і відрізняється від спектра сорту Аврора присутністю компонента 0 та відсутністю зон активності 2 та 3. Компонент 0 є продуктом гена β -*Amy-S1*, що розташований на 4S хромосомі *Ae. speltooides* [12].

Таким чином, вивчення електрофоретичного спектра β -амілази інтрогресивних ліній дає можливість ідентифікувати чужинні включення 4S хромосоми від *Ae. speltooides* та 4S¹ від *Ae. sharonensis*. Електрофоретичні спектри ізоферментів β -амілази більшості досліджуваних ліній ідентичні відповідному спектру сорту Аврора. У спектрі трьох ліній – похідних Аврозиса спостерігали появу маркерної зони активності 1 (див. рис. 2d, 2e), тому ці лінії розглядали як такі, що містять включення 4S¹ хромосоми від *Ae. sharonensis*. Наявність 4S хромосоми від *Ae. speltooides* не вдалось ідентифікувати, оскільки маркерний компонент 0 спектра Авродеса не спостерігали у жодній лінії. Проте у 3 із 10 ліній, спектр яких виявився відмінним від спектра сорту Аврора, з'явився непритаманний батьківським формам компонент 7 (див. рис. 2g).

У 22 із 79 проаналізованих ліній-похідних Авролати спектри відрізнялися від відповідного спектра сорту Аврора або за відсутністю компонентів 2, 3, їх обох, чи притаманних обом батьківським формам компонентів 5 або 6, або наяв-

ністю в спектрі непритаманних жодній з батьківських форм компонентів. Спираючись на спектр β -амілази ми не можемо робити висновків щодо присутності чужинного генетичного матеріалу в геномі ліній-похідних Авролати через однакову електрофоретичну рухливість компонентів обох батьківських форм. Відсутність притаманних сорту Аврора компонентів 2 та 3, яку було виявлено в 12 лініях, ми пояснюємо відсутністю 4DS хромосоми, проте не маємо права стверджувати, що її заміщено 4U.

Таким чином, різною мірою ефективно, за допомогою біохімічних маркерів на основі ізоферментів β -амілази було перевірено зміни геному інтрогресивних ліній в межах 4 гомеологічної групи хромосом. Для низки ліній було показано відсутність 4DS хромосоми, а також присутність чужинної хромосоми, зокрема, 4S¹ в деяких лініях-похідних Аврозиса.

Фермент альфа-амілаза є активним в зерні, що проростає. Електрофоретичний спектр цього ферменту складається із двох зон активності – «malt» та «green», – які не завжди вдається виявити одночасно. Гени, що контролюють синтез ізоферментів α -амілази – α -*Amy-1*, α -*Amy-2*, α -*Amy-3*, розташовані на хромосомах 6, 7 [12] гомеологічних груп. Компоненти спектра сорту Аврора 1 та 4 є продуктами генів, розташованих на 6D та 6A хромосомах відповідно. «Green» зона електрофоретичного спектра сорту Аврора утворена трьома компонентами, пронумерованими як 9, 11 та 12 за збільшенням рухливості, що контролюються генами 7D, 7A, 7B хромосом відповідно.

Електрофоретичний спектр ізоферментів α -амілази Авролати (рис. 3б) відрізняється від такого сорту Аврора відсутністю компонентів 1 та 9 (що може бути зумовлено розташуванням нуль-алелів відповідних генів на хромосомах 6U та 7U егілопсу зонтичного) та присутністю компонента 13, що належить до мальт-зони спектра і є продуктом гена, розташованого на 6U хромосомі. Тому, компонент 13 є маркером наявності цієї хромосоми в геномі ліній-похідних Авролати. Спектр α -амілази Авродеса (рис. 3в) відрізняється від спектра сорту Аврора лише відсутністю зон активності 4 та 9, і наявністю непритаманного батьківським формам компонента 2 [12], і тому не має маркерних компонентів. Електрофоретичний спектр Аврозиса (рис. 3г) не відрізняється від спектра сорту Аврора у «green» зоні, проте у «malt» зоні характеризується присутністю лише 2 та 3 компонентів. Компонент 3 кодується геном α -*Amy-S1*, розташованим на 6S¹ хромосомі *Ae. sharonensis* [12], отже, зона активності 3 може виступати маркером наявності 6 хромосоми егілопсу Шарона в геномі ліній м'якої пшениці.

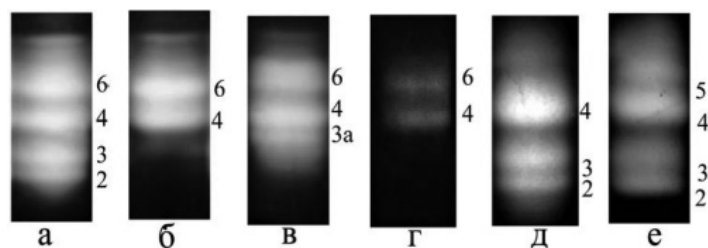


Рис. 1. Електрофоретичні спектри ізоферментів β -амілази ліній – похідних Авролати та батьківських форм: *a* – Аврора; *б* – Авролата; *в* – лінія 2568, апікально остиста; *г* – лінія 2822, остиста; *д* – лінія 2612, остиста ; *е* – лінія 2629, остиста.

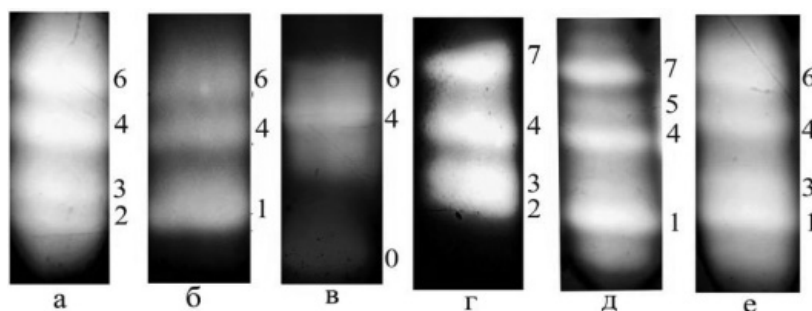


Рис. 2. Електрофоретичні спектри ізоферментів β -амілази ліній – похідних Аврозиса та Авродеса і батьківських форм: *a* – Аврора; *б* – Аврозис; *в* – Авродес; *г* – лінія 39, слабоостиста; *д* – лінія 105, фенотип невідомий; *е* – лінія 102, фенотип невідомий

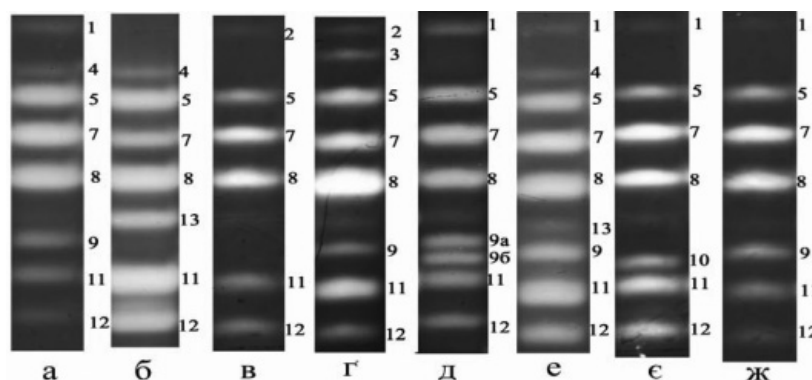


Рис. 3. Електрофоретичний спектр ізоферментів α -амілази сорту Аврора, геномно-заміщених форм та інтрогресивних ліній м'якої пшениці: *a* – Аврора; *б* – Авролата; *в* – Авродес; *г* – Аврозис; *д* – лінія 2858, слабо остиста; *е* – лінія 53, остиста; *є* – лінія 113, слабо остиста

У деяких ліній спектри ізоферментів α -амілази не відрізнялись від спектра сорту Аврора, проте більшість зразків мали відмінності. Із 42 проаналізованих ліній, що походять від Авролати, 26 мали в спектрі α -амілази компонент 13, який вказує на наявність в них чужинної хромосоми 6U [12]. Поява компонента 13 не завжди супроводжувалась зникненням компонента 1 (див. рис. 3e), як повинно бути при заміщенні 6D хромосоми на 6U. Тому у цьому випадку вказуємо на транслокацію між хромосомами пшениці та егілопу. Також спектрам α -амілази деяких ліній бракувало компонентів 1 і/або 4, та 12, що може бути свідченням або заміщення, або делеції фрагментів хромосом 6D, 6A, 7B відповідно. Крім того, як і в разі ізоферментів β -амілази,

в спектрі деяких ліній були непритаманні батьківським формам компоненти (рис. 3д).

Отже, можна дійти висновку, що 7D хромосома відсутня в одній лінії, яка походить від Авродеса. В деяких лініях у спектрі ізоферментів α -амілази було виявлено неочікувані компоненти. В жодному спектрі досліджених ліній-похідних Аврозису не було виявлено притаманного цій геномно-заміщеній формі маркерного компонента 3. У кількох ліній було відмічено відсутність хромосом 6A, 6D, а також однієї або двох хромосом 7 гомеологічної групи.

Таким чином, маркери на основі ізоферментів α -амілази виявились найбільш інформативними для ідентифікації 6U хромосоми в геномі інтрогресивних ліній, що походять від Аврола-

ти. Цю хромосому виявлено в спектрі 26 із 42 ліній, що було проаналізовано. Слід зауважити, що навіть за допомогою такого ефективного маркера ми не можемо повною мірою виявити включення 6U хромосоми в геном ліній, адже вона може бути перенесена не повністю, а перенесений фрагмент може не містити цього гена α -амілази.

Гліадини є гетерогенною групою запасних білків, розчинних у спиртах. Як біохімічні маркери вони є поліморфними, і тому різні не лише у різних видів, але й у різних сортів, і точно відображають родовід генетичного матеріалу. Гліадини кодує шість не зчеплених генів (*Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2*), розташованих на хромосомах 1 та 6 гомеологічних груп. Гени гліадинів мають множинні алелі та є кластерними – їх продукти утворюють блоки електрофоретичних компонентів [13]. За зростанням електрофоретичної рухливості компоненти спектра гліадинів поділяють на 4 зони: ω , γ , β та α . Перші дві зони контролюються кластерами генів, розташованих на коротких плечах хромосом першої групи, дві інші – кластерами, розташованими на коротких плечах хромосом 6 групи [13].

Електрофоретичний спектр гліадинів сорту Аврора та геномно-заміщених форм наведено на рис. 4. Для зручності аналізу компоненти нумерували в межах зон спектра. Для Авролати (рис. 4б) та її похідних ліній маркерними були компоненти 4, 6 та 16 ω -зони електрофоретичного спектра (1U хромосома), а також компонент 1 α -зони спектра (6U хромосома). На присутність 1S хромосоми в похідних Авродеса (рис. 4в) вказувала наявність компонентів 5, 6а, 6б та 15 в ω -зоні, в той час як визначити присутність 6S хромосоми не вдалось через мономорфність нижньої частини спектра гліадинів Авродеса та сорту Аврора (рис. 4а). Для 4S¹ хромосоми Аврозису маркерними виступали компоненти 5, 6 ω - та 2б γ -зони.

Таким чином, зіставлення спектрів геномно-заміщених форм із спектром сорту Аврора дозволило виявити наявність в геномі досліджуваних ліній чужинного генетичного матеріалу – для переважної більшості ліній показано повне або часткове заміщення 1D хромосоми чужинною, часткову делецію 1D хромосоми, а також транслокацію фрагмента першої хромосоми чужинного походження на пшеничну. Для 6 ліній-похідних Авролати ми встановили присутність в геномі 6US хромосоми, в той час як в нижній зоні спектра, що відповідає 6 гомеогрупі, понад 30 ліній мали компоненти, непридатні батьківським формам. Такі нехарактерні компоненти спостерігались також в спектрах ліній іншого походження. Крім того, в спектрах низки ліній ми побачили одночасну появу або зникнення

двох та більше компонентів, які ми на основі цього згрупували в кластери (дані не наведені).

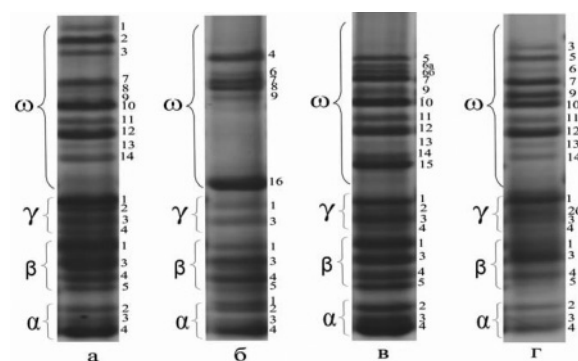


Рис. 4. Електрофоретичний спектр запасних білків гліадинів: а – сорт Аврора; б – Авролати; в – Авродес; г – Аврозис.

Дослідження фенотипів інтрогресивних ліній м'якої пшениці за спектрами ізоферментів виявило наявність чужинного генетичного матеріалу, привнесеного до геному переважно шляхом заміщення фрагментів хромосом пшениці, а також через транслокації. В електрофоретичних спектрах низки ліній не було виявлено компонентів чужинного походження, проте в таких спектрах подекуди бракувало й компонентів, притаманних сорту Аврора, що вказує на делеції відповідних ділянок хромосом. Відомо, що наявність в геномі чужинного генетичного матеріалу порушує тією чи іншою мірою перебіг мейозу, а отже проковує розриви хромосом із подальшими делеціями або транслокаціями. Виявлені нами перебудови геному ліній траплялися переважно в D субгеномі. Це закономірно, адже використаний нами генетичний матеріал походить від форм із заміщеним D геномом, тому в інтрогресивних лініях, в першу чергу, аномальний перебіг мейозу і його наслідки можна очікувати насамперед в хромосомах цього субгеному [9, 14–16]. Поява нехарактерних для батьківських форм компонентів була відмічена не лише у гліадині та ізоферментів α - й β -амілази, але й в інших використаних в дослідженні маркерів. Таку специфіку розглядаємо як результат реорганізації геному під впливом чужинних інтрогресій. В науковій літературі є повідомлення про так званій «генетичний шок», спричинений поліплоїдизацією, що веде до невідповідних генетичних змін, а саме – елімінації певних послідовностей ДНК задля розмежування гомеологів. Подібні особливості простежуються і в синтетичних амфідиплоїдів: відзначається втрата окремих фрагментів та поява нових, непридатних батьківським формам. Причина таких змін однозначно не встановлена [17–19]. Можливо, саме це явище спостерігається і нами. Таким чи-

ном, ми припускаємо, що саме інтрогресивна гібридизація є причиною появи в досліджених ліній нових алелів, нехарактерних для батьківських форм.

Головною метою нашого дослідження є встановлення гомеологічної належності хромосом, що контролюють остистість. На сьогодні відомо, що ознаку остистість колосу контролюють гени, локалізовані на 4AS (*Hd*), 5AL (*B1*), 6BL (*B2*) [10]. Тому ми спробуємо пов'язати варіативність фенотипного прояву досліджуваних ліній із ідентифікованими нами змінами геному. Групи Авродеса та Аврозиса не підпадають під ці особливості. Делеції 6A мали місце, але не пов'язані з ознакою, оскільки спостерігаються у груп різних градацій.

В остистих форм ліній-похідних Авролати ми не виявили специфічних особливостей геномних перебудов, хоча достовірну інформацію щодо хромосом із відомими генами-інгібіторами остистості ми не отримали через мономорфність використаних для ідентифікації 4A, 5A та 6B хромосом маркерів. Також, можемо вважати, що інтрогресія 1U хромосоми не впливає на остистість, і її наявність ніяк не пов'язана із досліджуваними групами ліній, оцінених за цією ознакою; те саме спостерігаємо і у випадку хромосоми 4U.

У групі напівостистих ліній, що є похідними Авролати, було встановлено таку закономірність: у більшості цих ліній виявили інтрогресію 6U хромосоми, причому найімовірніше тут мало місце заміщення, оскільки в цих ліній ідентифікували делеції хромосоми 6A. Достовірність інтрогресії підтверджується даними двох маркер-

них систем. Крім того, таке ж явище спостерігали в апікально остистих форм. Зважаючи на те, що ознака досить складна для об'єктивного оцінювання, можемо припустити, що тут також має місце вплив 6U хромосоми. На основі цього ми припускаємо таку схему контролю остистості в досліджених інтрогресивних лініях. Повністю остистий фенотип розвивається, коли присутній привнесений ген із промоторною дією, та відсутній внаслідок делеції притаманний сорту Аврора інгібітор остистості *B1* [9]. Частково остистий фенотип розвивається, коли одночасно присутні і інгібітор, і привнесений промотор остистості. Таке, зокрема, можна побачити в гібридів F_1 , отриманих від схрещування остистих інтрогресивних ліній та сорту Аврора (дані оцінки рослин, що ростуть в полі в 2009 році, не опубліковані).

Висновки

1. Практично в усіх досліджених лініях м'якої пшениці виявлено інтрогресії чужинного генетичного матеріалу. В більшості випадків це стосується 1 та 6 гомеологічних груп.
2. Привнесення чужинного генетичного матеріалу в геном ліній відбулось шляхом заміщення хромосом пшениці чужинними, а також шляхом транслокації. Виявлені хромосомні перебудови стосуються переважно D геному.
3. У контролі ознаки остистість беруть участь гени, розташовані на 6U хромосомі *Ae. umbellulata*. Чужинні хромосоми 1 та 4 гомеологічних груп не містять генів, що впливають на розвиток остей.
1. Bariana H. S. Identification and characterization of stripe rust resistance gene *Yr34* in common wheat / H. S. Bariana, N. Parry, I. R. Baralay et al. // Theoretical and Applied Genetics. – 2006. – Vol. 112. – P. 1143–1148.
2. Chhuneja P. Transfer of leaf and stripe rust resistance from *Aegilops umbellulata* Zhuk. to bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / P. Chhuneja, S. Kaur, R. K. Goel et al // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2008. – Vol.55. – P. 849–859.
3. Friebe B. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status / B. Friebe, J. Jiang, W. J. Raupp, R. A. McIntosh, B. S. Gill // Euphytica. – 1996. – Vol. 91. – P. 59–87.
4. Hung X. Molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat / X. Hung, M. S. Roger // Euphytica. – 2004. – Vol. 137. – P. 203–223.
5. Simon M. R. The use of wheat/goatgrass introgression lines for the detection of gene(s) determining resistance to septoria tritici blotch (*Mycosphaerella graminicola*) / M. R. Simon, F. M. Ayala, C. A. Cordo, M. S. Roder, A. Borner // Euphytica. – 2007. – Vol. 154. – P. 249–254.
6. Efremova T. T., Maystrenko O. I., Arbuзова V. S. et al. Effect of 5R(5A) chromosome substitution on ear-emergence time and wheat hardness in wheat-rye substitution lines / T. T. Efremova, O. I. Maystrenko, V.S. Arbuзова et al. // Euphytica. – 2006. – Vol.151. – P. 145–153.
7. Martin J. N. Contributions of Leaf Rust Resistance and Awns to Agronomic and Grain Quality Performance in Winter Wheat / J. N. Martin, B. F. Carver, R. M. Hunger, T. S. Cox // Crop Science. – 2003. – Vol. 43. – P. 1712–1717.
8. Xiaojuan L., Honggang W., Hanbing L. et al. Awns play a dominant role in carbohydrate production during the grain-filling stages in wheat (*Triticum aestivum*) / L. Xiaojuan, W. Honggang, L. Hanbing et al // Physiologia Plantarum. – 2006. – Vol. 127. – P. 701–709.
9. Вдовиченко Ж. В. Інтрогресії в геномі м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) як фактор, що впливає на результати її генетичного аналізу: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд.біол.наук: спец. 03.00.15 / Ж. В. Вдовиченко // УАН Інститут агроекології та біотехнології. – К., 2004. – 21 с.
10. Sourdille P. Molecular and physical mapping of genes affecting awning in wheat / P.Sourdille, T.Cadalen, G. Gay, B. Gill, M. Bernard // Plant Breeding. – 2002. – Vol. 121. – P. 320–324.
11. Goncharov N. P. Inheritance of awnlessness in Tetraploid Wheat Species / N. P. Goncharov, R. L. Mitina, N. A. Anfilova // Russian journal of Genetics. – 2003. – Vol. 39. – № 4. – P. 463–466.
12. Антонюк М. З. Створення та маркерування ліній пшениці з хромосомами трьох видів егілопеу: дис. ... канд. біол. наук: 03.00.15 / М. З. Антонюк. – К., 1995. – 163 с.

13. Драгович А. Ю. Закономерности формирования биоразнообразия вида мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по генам запасных белков: Автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.15 / А. Ю. Драгович // Інститут общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН. – М., 2008. – 41 с.
14. Жиров Е. Г. Геномы пшеницы: исследование и перестройка: дис. ... докт.биол.наук: 03.00.15 / Е. Г. Жиров. – Краснодар, 1989. – 366с.
15. Антонюк М. З., Терновська Т. К. Створення чужинно-заміщених ліній м'якої пшениці методом «змішування» хромосом у межах одного субгеному / М. З. Антонюк, Т. К. Терновська // Генетика на межі тисячоліть. – 2001.– С. 368–375.
16. Moore G. Meiosis in allopolyploids – the importance of «Teflon» chromosomes / G. Moore // Trends in Genetics. – 2002. – Vol. 18, № 9. P. 456–463.
17. Faris J. D. Wheat Genomics: Exploring the Polyploid Model / J. D. Faris, B. Friebe, B. S. Gill // Current Genomics. – 2002. Vol. 3. P. 577–591.
18. Feldman M., Liu B., Segal G. et al. Rapid elimination of low-copy DNA sequences in polyploidy wheat: A possible mechanism for differentiation of homeologous chromosomes / M. Feldman, B. Liu, G. Segal et al. // Genetics. – 1997. – Vol. 147. – P. 1381–1387.
19. Levy A. A. The impact of polyploidy on grass genome evolution / A. A. Levy, M. Feldman // Plant Physiology. – 2002. – Vol. 130. – P. 1587–1593.

D. Prokopyk, A. Yuschyuk, M. Antonyuk, T. Ternovska

THE HOMOEOLOGICAL BELONGING OF GENES THAT CONTROL AWNEDNESS IN INTROGRESSIVE COMMON WHEAT LINES

Introgressive common wheat lines that origin from cultivar Aurora and genome-substituted forms Aurolata (genomic formula AABBUU), Auroides (AABBSS), and Aurosis (AABBSISI), and differ from cultivar Aurora in a degree of awn development were studied by means of biochemical markers with the object to find genomic rearrangements and to discover extent and homoeological belonging of alien genetic material. It was shown that in lines, which derive from Aurolata, development of awns and awn-like sprouts is caused by alien awn promoter, located on 6U chromosome.

УДК 581.33/4:582.52:575.89

Мосякін А. С., Безусько А. Г., Цимбалюк З. М.

ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ *TOFIELDIACEAE* (*LILIOPSIDA*) ТА *ISIDROGALVIA*: ЕВОЛЮЦІЙНІ АСПЕКТИ

*На основі порівняльного паліноморфологічного аналізу представників 15 видів таксономічно проблематичної родини *Tofieldiaceae* (філогенетично базальні однодольні) та споріднених таксонів підтверджено відмінність пилкових зерен видів *Tofieldia* від пилкових зерен видів, які зараз відносять до роду *Isidrogalvia*. Для видів *Tofieldia* характерна сітчаста або дрібносітчаста скульптура екзину, а для *Isidrogalvia* – здебільшого виразно горбкувата, рідше згладжено-горбкувата. Спорідненість *Isidrogalvia* з *Narthesium* і приналежність їх до родини *Narthesiaceae* залишається проблематичною, оскільки для видів першого роду характерний дисульфатний, а для *Narthesium* – моносульфатний пилкок. Результати наших досліджень свідчать про морфологічну відмінність і, очевидно, філогенетичну відокремленість представників *Isidrogalvia* від *Tofieldia*. Цим обґрунтовується необхідність виділення зі складу збірного роду *Tofieldia* (поширеного здебільшого у північних та гірських регіонах Євразії та Північної Америки) окремого самостійного роду *Isidrogalvia* (поширеного у Південній та частині Центральної Америки) та їх віднесення до різних родин, що підтверджується також молекулярно-філогенетичними та біогеографічними даними. Проведене дослідження доводить перспективність використання паліноморфологічних даних для обґрунтування сучасних філогенетичних гіпотез, базованих на молекулярно-філогенетичних даних.*