

О.І. РИБАЛКА

Селекційно-генетичний інститут УААН, Одеса
E-mail: alex-ryb@te.net.ua**ЧУЖОРІДНА ГЕНЕТИЧНА
ВАРІАБЕЛЬНІСТЬ У ПОЛІПШЕННІ
ЯКОСТІ ЗЕРНА ПШЕНИЦІ**

*Чужорідна генетична мінливість, що представлена різними дикорослими співродичами пшениці, такими як *Ae. umbellulata* (UU, $2n = 14$), *Ae. cylindrica* (CCDD, $2n = 28$), *Ae. tauschii* (DD, $2n = 14$), *Ae. ventricosa* (DDUnUn, $2n = 28$), *Ae. variabilis* (UUSS, $2n = 28$), *T. palmovae* (AADD, $2n = 28$), була використана в міжвидових схрещуваннях з культурною пшеницею *T. aestivum* з метою переносу в геном культури екзотичних *Gli/Glu*-алелів. В результаті серію нових екзотичних *Gli/Glu*-алелів було інтрогресовано в геном культурної пшениці. Суттєвий негативний, а також позитивний вплив деяких екзотичних алелів на показники хлібопекарської якості борошна та консистенцію ендосперму пшениці було виявлено в процесі дослідження. Оригінальний генетичний матеріал з поліпшеними показниками якості зерна рекомендовано для використання в селекції пшениці.*

© О.І. РИБАЛКА, 2008

Вступ. Генетично віддалені види-співродичі культурної пшениці, такі як тверда пшениця, жито, і особливо дикорослі співродичі, такі як егілопси, пирій, хайнальдія, елімус, не мають виражених ознак якості зерна, характерних для якісних сортів хлібопекарської пшениці. Крім того, саме поняття якості пшениці як таке (особливо хлібопекарська) має сенс лише у співвідношенні з економічно обґрунтованим рівнем урожаю зерна та загального вмісту білка в зерні. Але ж віддалені співродичі пшениці, особливо дикорослі, мають настільки низький рівень зернової продуктивності та гіпертрофованій вміст білка в зерні, що «пшеничне» поняття якості на такому не характерному для культурної пшениці фоні взагалі втрачає всякий сенс. Сказане означає, що питання про те, чи можуть дикорослі види бути донорами позитивних ознак якості для культурної пшениці, є доволі проблематичним.

Разом з тим дикорослі види-співродичі, як і культурна пшениця, мають еволюційно близькі комплекси генів, що кодують біосинтез крохмалю, ферментів, запасних білків зерна. Білки ендосперму дикорослих співродичів генетично і біохімічно споріднені з класами білків культурної пшениці: мономерних та полімерних білків, які формують клейковину [1].

Але чи здатні ці гени дикорослих видів, будучи перенесеними в геном культурної пшениці, поліпшувати її якість — це доволі дискусійне теоретичне, а також важливе практичне питання. Адже в природних популяціях дикорослих співродичів немає, як у селекційних популяціях культурної пшениці, штучно направлено добору за показниками якості зерна.

В арсеналі сучасної біохімії відсутні надійні тести, які би давали відповідь на запитання про можливу потенційну придатність конкретного білка чи ферменту дикорослого виду поліпшувати якість культурної пшениці. А тому ефект впливу на якість борошна пшениці будь-якого гена, перенесеного в культурну пшеницю від дикуна, можна об'єктивно оцінити лише у максимальному відтвореному генотиповому середовищі (генетичній лінії чи сорті) культурної пшениці.

При спробі ж перенести певний цільовий ген дикорослого виду в культуру вже перший акт віддаленої гібридизації вида-співродича з сортом культурної пшениці та перше самозапилення чи беккрос міжвидового гібриду F_1

приводять до суцільної цитологічної та генетичної руйнації сконструйованого селекціонером генотипу культурного сорту пшениці і в тому числі сформованих у ньому ознак його якості. Тому відтворення генотипу вихідного сорту пшениці за якістю зерна, а тим більше поліпшення його за цією ознакою в популяції від віддаленого схрещування – це трудомісткий і тривалий у часі процес, який вимагає ретельного дослідження великих об'ємів генетичного матеріалу, що розщеплюється поза законами Менделя, глибоких знань в галузі цитогенетики, біохімії, технології та селекції.

У відділі якості зерна Селекційно-генетичного інституту кілька років тому започатковано програму досліджень, метою яких є інтрогресія в геном культурної пшениці екзотичних алелів *Gli/Glu*-локусів, що кодують біосинтез клейковинних білків гліадинів і глютенінів, та вивчення їх впливу на показники якості зерна.

Поняття «екзотичні алелі *Gli/Glu*-локусів» дикорослих видів-співродичів означає такі типи алельних варіантів клейковинних білків за параметрами електрофоретичної рухомості, які не зустрічалися серед досліджених нами сортів пшениці української та світової колекції (більше 1000 сортів).

Матеріал і методи. В нашій роботі як донори екзотичних алелів *Gli/Glu*-локусів використано різноманітний дикорослий рослинний матеріал, об'єднаний за ознакою високої генетичної спорідненості з культурною пшеницею за таксономічною характеристикою і геномним складом. Такий підхід виключав необхідність використання *ph*-індукованої рекомбінації хромосом (алосиндезу) та забезпечував максимальну ефективність спонтанної рекомбінації хромосом при віддалених схрещуваннях. Крім того, вибір джерел екзотичних алелів *Gli/Glu*-локусів було зосереджено на дикорослих видах – донорах геному D як ключового в детермінації ознаки якості культурної хлібопекарської пшениці алогексаплоїдного ботанічного виду *Triticum aestivum* L.

Згідно з цією концепцією у схрещуваннях з комерційними сортами пшениці селекції СГП (точніше, з попередньо добрими генетичними лініями цих сортів) Одеська напівкарликова, Обрій, Альбатрос використовували місцевий дикорослий ендемічний егілопс *Ae.*

cylindrica (CCDD, $2n = 28$); амфіплоїд *T. paltovoae* (AADD, $2n = 28$) з колекції ВІР (С.-Петербург, РФ); гексаплоїдні амфіплоїди-синтетики з геномною формулою AABBDD походженням від CIMMYT з тетраплоїдним компонентом AABB від культурної пшениці сорту Altar або дикорослої пшениці *T. dicoccum* та D-геномом від егілопсу *Ae. tauschii*; амфіплоїд Авролата (AABB U U, $2n = 42$) з тетраплоїдним компонентом AABB генетичної лінії тетра-Аврора та геномом U від егілопсу *Ae. umbellulata* (UU, $2n = 14$), створений та наданий нам для використання Є. Жировим (КНДІСГ, Краснодар, РФ); рекомбінантно-інбредні лінії від схрещування чужорідно-транслокаційної генетичної лінії пшениці з транслокацією в короткому плечі хромосоми 1D (S) від *Ae. cylindrica* та генетичною лінією сорту Одеська червоноколоса. В схрещуваннях використовувалися також егілопси *Ae. ventricosa* (геномна формула DDUnUn, $2n = 28$) та *Ae. variabilis* (геномна формула UUSS, $2n = 28$). Геном U є генетично близьким до геному D.

Ідентифікацію алелів *Gli-Glu*-локусів (гліадини та високомолекулярні глютеніни) здійснювали за допомогою стандартних процедур вертикального A-PAGE та SDS-PAGE електрофорезу [2], низькомолекулярних глютенінів за модифікованою нами процедурою [3], а також за допомогою розроблених нами лабораторних процедур міні-A-PAGE та міні-SDS-PAGE в гелі міні-формату (процедура не опублікована).

Цитологічний аналіз мітотичних хромосом здійснювали в клітинах апікальної меристеми зародкових корінців за розробленою в нашій лабораторії процедурою [4].

Показники технологічної та хлібопекарської якості зерна і борошна генетичних ліній визначали за прийнятими у нашій лабораторії стандартними процедурами [5].

Результати дослідження та їх обговорення. Одною з перших комбінацій віддалених схрещувань, що вивчалася в наших дослідках, була комбінація Обрій × Авролата. Амфіплоїд Авролата, як зазначалося, є геномно-заміщеною формою (геном D на геном U) з геномною формулою AABB U U. Обидва компоненти схрещування є рівнохромосомними ($2n = 42$), мають два спільні геноми (A і B) і відрізняються лише за геномами D і U. Амфіплоїд Авролата

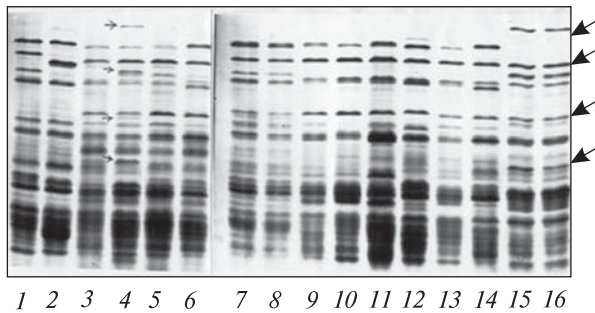


Рис. 1. Електрофореграми SDS-електрофорезу білків індивідуальних зерен F₄ від схрещування Обрій × Авролата: 7, 8 – Обрій; 15, 16 – Авролата; 1–6, 9–13 – індивідуальні зерна F₄. Стрілками позначені субодиниці, що кодуються локусами *Glu-U1* (дві верхні) та *Glu-U3* (дві нижні)

був обраний для схрещування з пшеницею за наявності у складі його високомолекулярних глютенінів оригінальних субодиниць (локус *Glu-U1*), які не зустрічаються у сортів м'якої пшениці (рис. 1).

Вибір для схрещувань *Ae. umbellulata* зумовлений тим, що геном U цього дикорослого виду генетично досить близький з геномом D пшениці та егілопсу *Ae. taushii*, який відомий як донор геному D м'якої пшениці. В мейозі у гібридів F₁ *Ae. umbellulata* × *Ae. taushii* деякі автори спостерігали до п'яти бівалентів на одну МКП, що свідчить про високу гомеологічну спорідненість цих геномів [6].

У гібридів F₁₋₃ від схрещування Обрій × Авролата спостерігали високий рівень летальності рослин, стерильність та низьку життєздатність гібридного насіння. Відносна морфологічна стабільність гібридної популяції була констатована лише в популяції рослин F₄.

Пророщування зерен популяції F₄ в лабораторних умовах з метою цитологічного аналізу показало, що їх лабораторна схожість становить лише 45 %, або майже один з двох (!) генотипів F₄ від схрещування Обрій × Авролата летальний. Це означає, що ми практично не могли виявити повну картину цитологічних аномалій, які *de facto* мали місце в поколінні F₄ цієї комбінації схрещування. Нами було проаналізовано цитологічно 598 зерен F₄ з 50 рослин F₃. Серед 598 зерен 34 мали різні типи структурних аберацій хромосом, що складає 5,7 %. Лише у 99 зерен число хромосом стано-

вило 42. У всіх інших воно відхилялося в більшу або меншу сторону.

В цій же популяції ми досліджували спадкування високомолекулярних глютенінів, що кодуються локусом *Glu-U1* хромосоми 1U егілопсу *Ae. umbellulata*. За допомогою електрофорезу було проаналізовано 156 зерен F₄ з різних рослин F₃. У 55 з них ідентифіковано дві субодиниці високомолекулярних глютенінів, що кодуються локусом *Glu-U1*. Ці субодиниці були присутні в кожному з 55 зерен сумісно, як і у вихідного амфіплоїду Авролата або колекційного зразка егілопсу *Ae. umbellulata*, K2244 (VIP), який використовувався в нашому досліді для порівняння. Інакше кажучи, спостерігається помітне відхилення частоти появи (0,35) в популяції F₄ маркерного для хромосоми 1U егілопсу *Ae. umbellulata* локусу *Glu-U1* від очікуваної частоти приблизно 0,50. Це може вказувати як на можливість негативного відбору проти локусу *Glu-U1* (або хромосоми 1U), так і на те, що хромосома 1U не належить до числа тих, які здатні в метафазі M1 мейозу стабільно формувати біваленти з гомеологічною хромосомою 1D пшениці. Але така частота появи генотипів з локусом *Glu-U1* була достатньо високою, щоб відібрати життєздатні генотипи з локусом *Glu-U1* для подальшого вивчення впливу цього локусу на хлібопекарські властивості борошна пшениці.

Наступним цікавим джерелом та донором генетичної мінливості клейковинних білків був використаний у наших дослідженнях ендемічний дикорослий вид *Ae. cylindrica*, місцева популяція якого нами добре вивчена за морфологічними ознаками та сформована колекція ліній. Крім того, *Ae. cylindrica* містить у складі його клейковинних білків екзотичні алелі локусів *Gli-D1cyl* (омега-гліадини), *Glu-D3cyl* (низькомолекулярні глютеніни) та *Glu-D1cyl* (високомолекулярні глютеніни).

Кілька різних ліній егілопсу *Ae. cylindrica* (як джерело пилку) були схрещені з сортом пшениці Одеська напівкарликова. Оскільки детальний цитогенетичний аналіз даного схрещування не є завданням цієї роботи, ми зазначимо лише деякі особливості цього схрещування та акцентуємо увагу на певних моментах роботи з популяцією гібридів.

Зав'язування гібридних зерен F_1 від схрещування Одеська напівкарликова \times *Ae. cylindrica* становило 78–90 % від загального числа опилених квіток. Це відповідає рівню міжсорткових схрещувань. Але рослини F_1 від схрещування Одеська напівкарликова \times *Ae. cylindrica* були практично повністю стерильними. Лише багаторазове періодичне запилення квіток гібридних материнських рослин F_1 пилом рекурентного сорту дає можливість отримати потомство з частотою приблизно одна життєздатна рослина BC_1 на 60–80 запилених колосів F_1 .

В результаті самозапилення рослин BC_1 було отримано різноманітне за морфологічними особливостями потомство BC_1-F_3 (рис. 2).

Починаючи з BC_1-F_3 кожна задовільно життєздатна рослина гібридної популяції контролювалася за аельним складом *Gli/Glu*-локусів. Паралельно нами була створена інша гібридна популяція від схрещування одібраної в популяції Одеська напівкарликова \times *Ae. cylindrica* рослини, що успадкувала екзотичний алель *Gli-D1cyl*, з генетичною лінією пшениці Б-16, яка несе центричну житньо-пшеничну транслокацію 1RS.1BL з локусом *Sec-1* в короткому плечі 1RS, що кодує біосинтез клейковинних білків жита. Завданням цього схрещування було суміщення в одному генотипі локусу *Sec-1* жита (транслокаційне плече 1RS) та локусу *Gli-D1cyl* (транслокаційний сегмент 1DScyl) егілопсу *Ae. cylindrica* з метою дослідження впливу такого суміщення на якість зерна відповідних унікальних генотипів, що поєднують в геномі пшениці два чужорідних локуси двох інших видів – жита та егілопсу. В результаті наступного добору з контролем локусів *Gli-D1* пшениці, *Sec-1* жита та *Gli-D1cyl* егілопсу ми відібрали для досліджень гомозиготні за досліджуваними локусами лінії пшениці, що несуть лише пшеничний локус *Gli-D1* або лише транслокаційний локус *Gli-D1cyl* егілопсу, та лінії, у яких ці обидва локуси присутні разом.

Найбільш цікавим джерелом екзотичних *Gli/Glu*-локусів у наших дослідженнях були гексаплоїдні амфіплоїди-синтетики в кількості 107 колекційних ліній з геномною формулою AABBDD походженням від СИММУТ.

Цей багатий за генетичним різноманіттям матеріал було досліджено нами за аельним

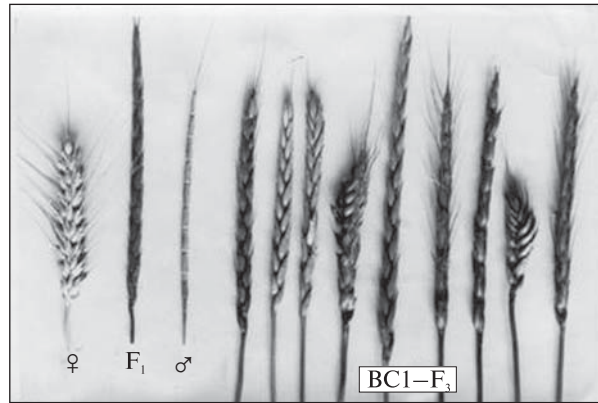


Рис. 2. Колосся пшениці (♀) сорту Одеська напівкарликова, егілопсу *Ae. cylindrica* (♂), гібридів F_1 та BC_1-F_3 від їх схрещування

складом *Gli/Glu*-локусів і використано в схрещуваннях з базовим сортом пшениці Альбатрос (♀). В цій роботі фігурувало близько 100 гібридних популяцій. Метою дослідження було ізолювати сім'ї (а потім лінії) пшениці з екзотичними *Gli/Glu*-алелями від егілопсу *Ae. taushii* локусів *Gli-D1* та *Glu-D1*, які в культурної пшениці відіграють першочергову роль у визначенні якості її борошна. Певну увагу про генетичне різноманіття за складом гліадинів, що кодуються локусом *Gli-D1* егілопсу *Ae. taushii*, дає рис. 3.

В результаті цієї масштабної роботи, яка тривала більше 10 років і продовжується зараз,

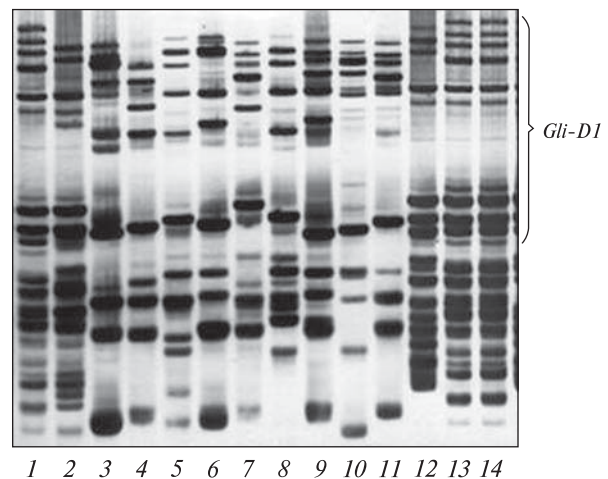


Рис. 3. Електрофореграми гліадинів сортів пшениці (1, 2, 12–14) та індивідуальних зерен (3–11) деяких колекційних зразків *Ae. taushii*. Фігурною дужкою позначена зона локалізації гліадинів, що кодуються локусом *Gli-D1* егілопсу *Ae. taushii*

нами відібрано серію генетичних ліній пшениці, які несуть певні екзотичні алелі локусів *Gli-D1* та *Glu-D1* егілопсу *Ae. taushii*, інтрогресовані найбільш імовірно в коротке (*Gli-D1*) та довге (*Glu-D1*) плечі хромосоми 1D культурної пшениці. Саме така локалізація інтрогресованих в пшеницю алелів локусів найбільш імовірна тому, що генетична спорідненість між геномами D культурної пшениці та егілопсу *Ae. taushii* досить висока. Свідченням тому є зафіксовані нами випадки внутрішньолокусної рекомбінації або рекомбінації між окремими сайтами складного генного кластера, яким є кожний окремий локус *Gli-D1* чи *Glu-D1*.

Щоб уявити генетичне різноманіття за аельним складом локусу *Glu-D1* (високомолекулярні глютеніни), що було інтрогресованим від егілопсів носіїв геному D (та U) в генотип культурної пшениці, наведемо лише найбільш використовувані у наших схрещуваннях типи алелів локусу *Glu-D1*, зображені на рис. 4.

Стрілка ↑ або ↓ перед порядковим номером субодиноци глютеніну на рис. 4 означає, що ця субодиноця у складі екзотичного аеля має нижчу або вищу молекулярну масу у порівнянні з відомою субодиноцею-стандартом з відповідним порядковим номером. Субодиноци глютеніну з молекулярною масою нижчою, ніж субодиноця 12, у сортів пшениці світової колекції не зустрічаються.

Алелі 5 + 13, 5 + 11, на наш погляд, є результатом внутрішньолокусної рекомбінації, в результаті якої рекомбінантний алель містить одну субодиноцю від пшениці (наприклад, 5), а іншу (11 або 13) від дикорослого виду. Ці алелі ні серед сортів пшениці, ні серед дикорослих співродичів нами не були виявлені.

Алель, позначений на рис. 4 як 10R, є також екзотичним алелем, не інтрогресованим в пшеницю від співродича. Цей алель мутантного походження, а саме, він є похідним (субодиноця 5 в результаті мутації відсутня) від поширеного серед сортів хлібопекарської пшениці аеля *Glu-D1* 5 + 10, притаманного для всіх високоякісних сортів української та світової селекції.

Рекомбінантний алель 10R за результатами наших досліджень має катастрофічно негативний вплив на всі без виключення показники хлібопекарської якості борошна пшениці:

від показника седиментації до об'єму випеченого хліба.

Більшість інтрогресованих в генотип культурної пшениці і досліджених нами екзотичних алелів *Gli/Glu*-локусів мали також негативний вплив на показники хлібопекарської якості борошна пшениці. Найбільш типовим прикладом негативного впливу на показники якості борошна пшениці є локус *Glu-U1*, інтрогресований в пшеницю від *Ae. umbellulata*, про який вже йшла мова.

У сімей пшениці з алелем локусу *Glu-U1* ми спостерігали істотний приріст за вмістом білка в борошні: в середньому 14,9 % порівняно з 12,8 % у сімей без цього аеля ($P < 0,001$), та водночас зниження реологічної оцінки борошна. Слід зазначити, що для сортів культурної пшениці зовсім не характерна зворотна залежність між вмістом білка в зерні та показниками реології тіста, як це спостерігалось у нашому випадку з сім'ями пшениці від віддалених схрещувань.

Наші дослідження з фракціонування білків зерна показали, що у сімей пшениці з алелем локусу *Glu-U1* у порівнянні з сім'ями без нього частка спирторозчинної фракції (гліадини) достовірно ($P < 0,001$) знижується на 5,4 % у перерахунку на загальний вміст білка, в той час як частка лугорозчинної фракції (глютеніни) достовірно ($P < 0,001$) підвищується як за загальним її вмістом у зерні (+1,5 %), так і в перерахунку на загальний вміст білка (+2,3 % при $P < 0,01$). Крім того, вміст нерозчинної фракції залишку (глютеніни) у сімей з локусом *Glu-U1* також достовірно вищий ($P < 0,001$) як в цілому (+0,6 %), так і в перерахунку на загальний вміст білка (+2,4 %). При цьому за амінокислотним складом білків різниці між двома групами сімей не встановлено. Важливо також підкреслити, що у існуючих сортів пшениці підвищення вмісту фракції глютенінів однозначно привело б до істотного покращання показників хлібопекарської якості тіста. У сімей же, що походять від віддалених схрещувань з *Ae. umbellulata* та мають алель локусу *Glu-U1*, цього не спостерігається.

Разом з тим в комбінації схрещування з *Ae. cylindrica* нами було виділено ряд сімей, які за реологічною оцінкою навіть перевищували такий високоякісний сорт пшениці Селекційно-

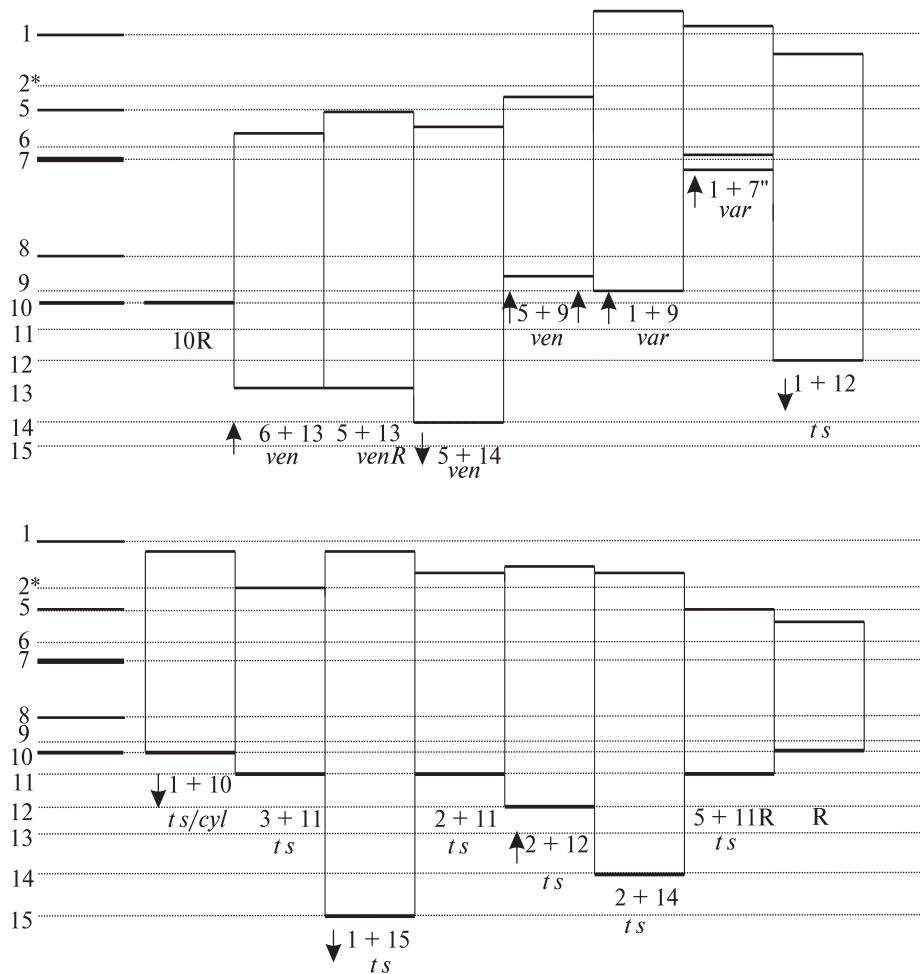


Рис. 4. Стандартний набір субодиниць (в системі SDS-PAGE) високомолекулярних глютенінів (зліва) та типи алелів локусу *Glu-D1*, що інтрогресовані в геном культурної пшениці від егілопсів – носіїв геному D (U): *ts* – *Ae. tauschii*; *ven* – *Ae. ventricosa*; *var* – *Ae. variabilis*; *R* – рекомбінант

генетичного інституту, як Обрій, що використовувався нами в первинних схрещуваннях з *Ae. cylindrica*. Цікаво, що майже в усіх сім'ях з високою реологічною оцінкою від цього типу схрещування було ідентифіковано екзотичний алель, який походить від егілопсу *Ae. cylindrica* і названий нами як *Gli-D1cyl*. З метою поглибленого дослідження впливу екзотичного алеля *Gli-D1cyl* на показники якості борошна нами були відібрані дві групи найкращих за агрономічними ознаками сімей з гібридної популяції BC_2/F_4 схрещування сорту Одеська напівкарликова з егілопсом *Ae. cylindrica*. Одна група була представлена рекомбінантно-інбредними сім'ями, які мають у складі гліадинів хро-

мосомну транслокацію від *Ae. cylindrica* з алелем *Gli-D1cyl*, інша група – зі звичайним альтернативним алелем пшениці *Gli-D1g* (таблиця).

Наведені в таблиці дані свідчать про те, що сім'ї пшениці від схрещування з *Ae. cylindrica*, які мають алель *Gli-D1cyl*, достовірно відрізняються від сімей з альтернативним пшеничним алелем *Gli-D1g* за розміром часток борошна та реологічною оцінкою за міксографом. Це технологічно важливі для борошна показники, оскільки перший характеризує борошномельні характеристики зерна пшениці, а другий – фізичні властивості тіста. Інакше кажучи, сім'ї з екзотичним алелем *Gli-D1cyl* характеризуються більшою високою твердістю зерна (у різних до-

Показники якості борошна у сімей пшениці від віддаленого схрещування BC₂/F₄ Одеська напівкарликова × *Ae. cylindrica*

Алелі локусу <i>Gli-D1</i>	N	Вміст білка в борошні, %	Розмір часток борошна, мкм	Реологічна оцінка, у.о.
<i>Gli-D1cyl</i>	35	14,7	10,1	65,4
<i>Gli-D1g</i>	46	15,4	8,7	50,1
Різниця		-0,7	+1,4**	+15,3***

** P 0,01–0,001; *** P < 0,001.

слідях в середньому 8 % від загальної варіабельності) та вищим показником фізичної якості тіста у порівнянні із сім'ями з пшеничним алелем *Gli-D1g* навіть за достовірно зниженим вмістом білка в зерні. Слід зауважити, що описаний характер відмінностей за ознаками якості зерна генотипів з алелем *Gli-D1cyl* та іншими альтернативними алелями пшениці в інших схрещуваннях за участю *Ae. cylindrica* підтверджувався впродовж кількох років вивчення.

Дослідження генотипів, які мають маркерний алель *Gli-D1cyl*, показало, що цей алель успадковується у тісному щепленні з геном, який контролює темно-коричневе забарвлення зовнішньої колоскової луски егілопсу *Ae. cylindrica*. Випадків рекомбінації цих генів у понад 20 комбінаціях схрещування нами не зафіксовано, тобто алель *Gli-D1cyl* найбільш імовірно маркує транслокацію типу *1DS.1DScyl* в хромосому 1D пшениці хромосомного сегмента (або не виключено, що й цілого плеча) хромосоми 1D *Ae. cylindrica*. Разом з тим ретельне дослідження нами морфології транслокаційного плеча *1DS.1DScyl* за допомогою диференційного С-забарвлення хромосом за Гімза не виявило будь-яких його цитологічних відмінностей від гомологічного плеча 1DS пшениці сорту Одеська напівкарликова.

Як було сказано вище, нами здійснено комбінування в одному генотипі транслокації *1DS.1DScyl*, що містить локус *Gli-D1cyl* з позитивним впливом на якість борошна, та транслокації *1RS.1BL*, що містить локус жита *Sec-1* з різко негативним впливом на якість борошна пшениці. В F₄ було відібрано гомозиготні генотипи без транслокацій, генотипи з транслокацією *1DS.1DScyl* та генотипи з комбінацією цих двох транслокацій.

Комбінація в одному генотипі транслокацій *1DS.1DScyl* та *1RS.1BL* позначилася достовірним (11,0 % порівняно з 15,8 %) приростом вмісту білка в борошні у порівнянні з генотипами без транслокацій. У той же час на фоні значного підвищення вмісту протеїну в борошні та маси 1000 зерен (41,9 г проти 44,6 г) інші показники якості борошна у генотипів з комбінацією транслокацій *1DS.1DScyl* + *1RS.1BL* в порівнянні з генотипами без транслокації різко знижувалися.

Результати цих досліджень є ще одним свідченням того, що на відміну від звичайної пшениці у генотипів за походженням від віддалених схрещувань інколи не тільки відсутня пряма залежність між вмістом білка в зерні та показниками хлібопекарської якості, але ця залежність може бути навіть зворотною.

За результатами попередньої оцінки позитивний вплив на якість борошна пшениці в наших дослідках спостерігався також для алеля ↓ 1 + 10 локусу *Glu-D1* та кількох алелів локусу *Gli-D1*, інтрогресованих в пшеницю від егілопсу *Ae. taushii*. Вивчення впливу на якість пшениці інших інтрогресованих екзотичних *Gli/Glu*-алелів нами досліджується.

Як свідчать дані, наведені в таблиці, екзотичний алель *Gli-D1cyl* може позитивно впливати не лише на реологічні властивості тіста пшениці, а також на ознаку консистенції ендосперму зернівки, її твердість – не менш важливу технологічну ознаку, ніж реологія тіста.

Досліджуючи мінливість ознаки «твердість зерна» в популяції гібридів від схрещування Обрій (твердозерний сорт) × *T. palmovae* (амфіплоїд з низькою твердістю зерна) нами виділено лінії з екстремально низьким показником твердості зерна. Ці екстрем'якозерні лінії мали високі від'ємні значення твердості зерна за шкалою інфрачервоного аналізатора (–40–50), тоді як борошно м'якозерної пшениці (*soft*) має низькі позитивні значення (5–15), а борошно твердозерної пшениці (*hard*), і в тому числі сорт Обрій, ідентифікується в межах 35–45 одиниць діапазону позитивних значень шкали інфрачервоного аналізатора Inframatic 8611 («Pertem», Швеція), відкаліброваного для аналізу борошна твердозерної хлібопекарської пшениці.

Ми виконали тестування кращих за агрономічними показниками екстрем'якозерних

ліній від схрещування Обрій × *T. palmovae* в незалежній лабораторії США (Western Wheat Quality Laboratory, USDA-ARS, Pullman, WA) під керівництвом д-ра К. Морріс. Електрофоретичний аналіз специфічного білка крохмальних зерен фріабіліну за допомогою SDS-електрофорезу (SDS-PAGE) показав, що фріабілін крохмальних зерен ліній № 7/175 та 7/567 має на 100 дальтон нижчу молекулярну масу, більш високу електрофоретичну мобільність та інтенсивність забарвлення в SDS-ПААГ у порівнянні з фріабіліном крохмальних гранул сортів звичайної м'якозерної пшениці з молекулярною масою 14,4 кДа (рис. 5).

Білок крохмальних зерен пшениці фріабілін кодується геном *Ha* (*hardness*), що локалізований в короткому плечі хромосоми 5D [7]. У пшениці ген *Ha* є головним і контролює консистенцію ендосперму зернівки, її твердість. Цей білок присутній у м'якозерної, або бісквітної, пшениці (*soft*) і практично повністю відсутній у твердозерної, або хлібопекарської, пшениці (*hard*). Присутність фріабіліну контролюється алелем дикого типу *Ha*, відсутність – рецесивним алелем *ha*.

Дані наших досліджень дають підстави стверджувати, що в результаті схрещування сорту твердозерної пшениці Обрій (генотип *ha/ha*) з амфіплоїдом *T. palmovae* (генотип *Ha/Ha*) мала місце хромосомна транслокація в геном пшениці сегменту короткого плеча хромосоми 5D *Ae. tauschii* з домінантним алелем *Ha*, що кодує фріабілін егілопсу, який має дещо нижчу молекулярну масу (а отже, і молекулярну структуру), ніж фріабілін пшениці типу *soft*. В результаті алель *Ha* егілопсу *Ae. tauschii* вірогідно не є ідентичним алелю *Ha* пшениці типу *soft* і експресується як фенотип екстра-*soft*.

В ході подальшого вивчення комплексу агрономічних показників екстрам'якозерних ліній в системі конкурсного та попереднього сортовипробування було встановлено, що лінія № 7/567 в середньому за чотири роки випробування перевищувала за урожаєм зерна сорт-стандарт Альбатрос на 2–4 ц/га. Це дало нам підстави для передачі у 2001 р. екстрам'якозерної лінії № 7/567 під назвою «Оксана» в державне сортовипробування. За результатами чотирьох років державного сортовипробування сорт Оксана занесений в державний реєстр

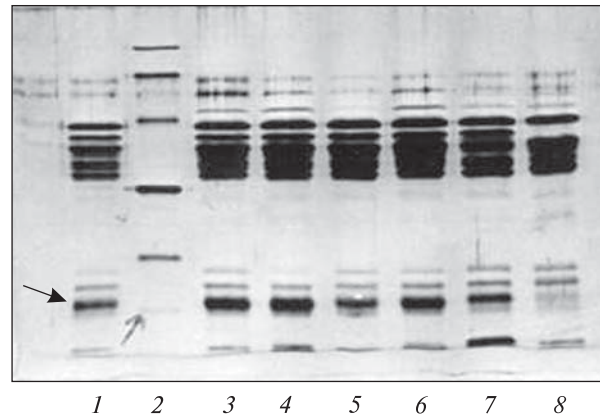


Рис. 5. SDS-ПААГ електрофореграми фріабіліну крохмальних зерен твердозерної пшениці *hard* сорту Обрій (8), м'якозерної пшениці *soft* (1, 5, 7) та зразків екстрам'якозерної пшениці *extra-soft* (лінії № 7/175 та 7/567); (3, 4, 6); 2 – набір білків – маркерів молекулярної маси. Стрілкою позначено фріабілін з молекулярною масою 14,4 кДа

як перший національний стандарт сорту пшениці кондитерського напрямку використання типу ESRW – екстрам'якозерна, червонозерна, озима.

Завдяки присутності алеля *Ha* від дикорослого виду сорт Оксана кондитерського напрямку використання характеризується докорінно іншими специфічними показниками якості, ніж пшениця хлібопекарська: твердість зерна, поглинання борошном лужної води, водопоглинальна здатність борошна, питома вага борошна, площа поверхні часток борошна, діаметр часток борошна, діаметр печива, товщина печива, відношення діаметр/товщина печива, оцінка поверхні печива та ін.

Висновки. Результати наших досліджень свідчать про те, що дикорослі співродичі несуть гени, які, будучи інтрогредованими в геном культурної пшениці, здатні істотно впливати як негативно, так і позитивно на таку важливу агрономічну ознаку культурної пшениці, як якість зерна і борошна. Враховуючи стан генетичного виснаження вихідного матеріалу, який нині експлуатується в селекції пшениці на якість борошна, ми вважаємо, що широке різноманіття дикорослих видів може розглядатися як дієвий резерв генетичного збагачення культури пшениці та поліпшення її сортів за ознакою якості зерна.

О.И. Рыбалка

THE ALIEN GERMPLASM
FOR AMELIORATION OF WHEAT
GRAIN QUALITY CHARACTERISTICS

The alien germplasm presented by different wild wheat relatives such as *Ae. umbellulata* (UU, 2n = 14), *Ae. cylindrica* (CCDD, 2n = 28), *Ae. tauschii* (DD, 2n = 14), *Ae. ventricosa* (DDUnUn, 2n = 28), *Ae. variabilis* (UUSS, 2n = 28), *T. palmovae* (AADD, 2n = 28) was involved into interspecific crosses with *T. aestivum* to produce transfers of exotic *Gli/Glu*-alleles to cultivated bread wheat varieties. The array of novel exotic *Gli/Glu*-alleles was introduced into cultivated wheat genome. Considerable negative as well as positive influence of some exotic alleles on bread-making quality characters or endosperm texture was observed. The original interspecific material with improved quality characteristics was recommended to be applied for wheat breeding.

А.И. Рыбалка

ЧУЖЕРОДНАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ
ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ В УЛУЧШЕНИИ
КАЧЕСТВА ЗЕРНА ПШЕНИЦ

Чужеродная генетическая изменчивость, представленная различными дикорастущими сородичами пшеницы, такими как *Ae. umbellulata* (UU, 2n = 14), *Ae. cylindrica* (CCDD, 2n = 28), *Ae. tauschii* (DD, 2n = 14), *Ae. ventricosa* (DDUnUn, 2n = 28), *Ae. variabilis* (UUSS, 2n = 28), *T. palmovae* (AADD, 2n = 28), была использована в межвидовых скрещиваниях с культурной пшеницей *T. aestivum* с целью переноса в геном культуры экзотических *Gli/Glu*-аллелей. В результате серию новых экзотических *Gli/Glu*-аллелей было интроgressировано в геном культурной пшеницы. Существенное негативное, а также позитивное влияние некоторых

экзотических аллелей на хлебопекарные показатели качества муки и консистенцию эндосперма пшеницы было выявлено в процессе исследования. Оригинальный генетический материал с улучшенными показателями качества зерна рекомендован для использования в селекции пшеницы.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Lawrence G., Shepherd K. Chromosomal location of genes controlling seed proteins in species related to wheat // Theor. Appl. Genet. – 1981. – 59. – P. 25–31.
2. Kraik J., Horvath L., Gregova E., Zak I. The standard methods of electrophoretic separation of glutenins and gliadins of wheat by SDS-PAGE and A-PAGE // Rostlinna Viroba. – 1995. – 41. – P. 219–223.
3. Singh N., Shepherd K., Cornish G. A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin // J. Cereal Sci. – 1991. – 14. – P. 203–208.
4. Стельмах А.Ф., Бондарь Г.П., Рыбалка А.И. К методике цитологического анализа анеуплоидов пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. – 1974. – 25. – С. 24–31.
5. Методические рекомендации по оценке качества зерна / Под ред. А.А. Созинова, И.И. Блохина, И.И. Василенко, С.С. Сеницина, В.И. Комарова, Н.Д. Тарасенко, Б.Е. Кравцова. – М.: ВАСХНИЛ, 1977. – 172 с.
6. Kihara H. Genomanalyse bei Triticum und Aegilops. 9. Systematischen Aufbau der Gattung Aegilops auf Genomanalytischen Grundlage // Cytologia. – 1949. – 14. – P. 135–144.
7. Jolly C., Glenn G., Rahman S. Gsp-1 genes are linked to the grain hardness locus (Ha) on wheat chromosome 5D // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1996. – 93. – P. 2408–2413.

Надійшла 15.01.08