

УДК 575.2 + 575.222.73

Штефюк Т. В., Антонюк М. З., Терновська Т. К.

МІКРОСАТЕЛІТНИЙ АНАЛІЗ ІНТРОГРЕСИВНИХ ЛІНІЙ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ, СТІЙКИХ ДО БОРОШНИСТОЇ РОСИ

У статті наведено результати вивчення поліморфізму за алелями мікросателітних локусів серед інтрогресивних ліній м'якої пшениці, стійких до борошністої роси, які є похідними геномно-заміщених форм м'якої пшениці – амфідиплоїдів Аврозис, Авродес та Авролата, – і містять у своїх геномах невеликий, але різний обсяг чужинного генетичного матеріалу. Рекурентний генотип Аврора є чутливим до борошністої роси, тому стійкість ліній має бути пов'язана з інтрогресією генів стійкості до борошністої роси від геномів егілопсу до геному м'якої пшениці Аврора. Скринування досліджуваних ліній за алельним складом мікросателітних локусів, специфічних до хромосом 3D та 6D, дає можливість виявити інтрогресивні перебудови в геномах рослин.

Ключові слова: м'яка пшениця, борошніста роса, інтрогресивні лінії, мікросателітний аналіз.

Вступ

Тривала селекція сортів м'якої пшениці, яка відбувається шляхом добору найпродуктивніших генотипів та знищення генотипів альтернативних, що не відповідають такій вимозі, має наслідком закономірне збіднення генетичного пулу цього виду на гени стійкості до несприятливих абіотичних та біотичних факторів довкілля [1–5]. Борошніста роса сьогодні є однією з найбільш загрозливих хвороб м'якої пшениці у країнах з помірним кліматом, в тому числі й Україні [6–10]. Стійкість до борошністої роси у пшениці контролюється генами *Pm*, що мають досить консервативну структуру та належать до NBS-LRR класу *R*-генів [7]. Зазвичай *R*-гени у геномах рослин, як дикорослих, так і таких, що культивуються, розташовані кластерно й успадковуються блоками [3]. Це може оптимізувати їхню передачу від дикорослих донорів до сортів-реципієнтів чужинних генів, якщо вдається знайти молекулярний маркер такого кластера та використати його для скринування гібридних популяцій [11; 12]. Ось чому пошук молекулярних послідовностей, фізично зчеплених чи асоційованих із кластерами генів стійкості у геномах – донорів таких генів, є надзвичайно важливим завданням.

Нині відомо 45 *Pm* генів пшениці та ще 9 встановлених і тимчасово названих генів, більшість з яких було привнесено до геному м'якої

пшениці від її дикорослих родичів [6, с. 8–11]. Майже всі *Pm* гени, крім *Pm38* та *Pm39* [13], забезпечують вертикальну стійкість у пшениці, яка є специфічною стосовно конкретних генів авірулентності збудника й тому швидко втрачається через еволюцію патогену, *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* [3; 14]. Тому привнесення нових генів стійкості до геному культурної пшениці, а також накопичення різних генів стійкості у одному пшеничному генотипі залишається постійно актуальним питанням [2; 14].

Досліджувані нами інтрогресивні (такі, що мають генетичний матеріал чужинного походження) лінії м'якої пшениці є похідними трьох геномно-заміщених форм м'якої пшениці – гексаплоїдних амфідиплоїдів Авролата, Авродес та Аврозис, стійких до борошністої роси. ААВВ частина геному цих форм представлена тетракомпонентом ААВВ сорту м'якої пшениці Аврора [15], а замість субгеному D м'якої пшениці форми мають диплоїдний геном U від *Aegilops umbellulata*, S від *Aegilops speltoides*, S^{sh} від *Aegilops sharonensis* відповідно [16]. Всі лінії є стійкими до польових популяцій борошністої роси, тому слід припустити, що наявні в їхніх геномах інтрогресії містять гени стійкості до цієї хвороби, оскільки сорт Аврора, реципієнт інтрогресій, є чутливим до борошністої роси [1; 17; 18]. Раніше гени стійкості в інтрогресивних лініях ми локалізували на хромосомах 3D та 6D

[17–19]. Тому саме ці хромосоми обрано для мікросателітного аналізу.

Мікросателіти або SSRs – це тандемні повтворювані послідовності ДНК розміром від 1 до 6 пар основ, які дуже поширені у геномах рослин [6; 12]. SSRs є високополіморфними кодомінантними маркерами з менделівським успадкуванням [20; 21]. У геномі пшениці мікросателіти рясно та порівняно рівномірно розподілені на всіх її хромосомах, серед них багато таких, що характеризуються геномною чи хромосомною специфічністю [8; 22–24]. Це забезпечує можливість їхнього використання як молекулярних маркерів певних локусів геному. Результатам мікросателітного аналізу геномів стійких ліній присвячено цю статтю.

Матеріали та методи

У дослідженні використовували такий рослинний матеріал: 3 лінії-похідні Аврозису, 13 ліній-похідних Авролати, 18 ліній-похідних Авродесу та їхні батьківські форми: сорт м'якої пшениці Аврора та відповідні амфідиплоїди. Всі інтрогресивні лінії є цитологічно стабільними гексаплоїдами [1; 4; 18].

Виділення ДНК з листя та етиольованих паростків досліджуваних рослин проводили за модифікованою СТАВ-методикою [25]. Полімеразну ланцюгову реакцію (ПЛР) проводили з праймерами до фланкуючих послідовностей мікросателітних повторів, специфічних до 3D та 6D хромосом [22]. Було застосовано 11 пар праймерів до 3D хромосом (*Xcfd9*, *Xcfd34*, *Xcfd55*, *Xcfd64*, *Xcfd141*, *Xcfd152*, *Xcfd201*, *Xcfd211*, *Xcfd223*, *Xwmc552*, *Xgdm72*) та 2 пари праймерів до 6D хромосом (*Xbarc96*, *Xcfd42*). Реакційна ПЛР-суміш об'ємом 30 мкл містила 250 нМ кожного праймера, 50 нг ДНК, по 0,2 мМ кожного дезокситрифосфату, 1,5 мМ MgCl₂, 1,2 у Taq-полімерази (Fermentas, Литва) у рекомендованому виробником буфері. Умови проходження ампліфікації (30 циклів, ампліфікатор Applied Biosystem 27001): початкова денатурація – 94 °С, 5 хв.; 2) денатурація – 94 °С, 30 сек.; 3) гібридизація – 60 °С та 48 °С (залежно від Tm праймерів), 30 сек.; 4) елонгація – 72 °С, 30 сек.; 5) кінцева елонгація – 72 °С, 10 хв.

Розділення продуктами ампліфікації відбувалось у 6 %-ому ПААГ за денатуруючих умов із додаванням 6М сечовини. Для електрофорезу брали 10–12 мкл ампліфікату і такий самий об'єм суміші нанесення (99 % формаміду, 0,025 М ЕДТА, рН 8,0, бромфеноловий синій, ксиленціанол). Зразки прогрівали 3 хв. у киплячій водянній бані, після чого одразу переносили на лід. По закінченні електрофорезу гель фарбували за допомогою нітрату срібла [26].

Результати та обговорення

Спосіб розмноження інтрогресивних ліній, як і нативних генотипів м'якої пшениці – самозапильовання [1; 18], тому лінії мають бути гомозиготними, незважаючи на те, скільки інтрогресій та яких у наявності в їхньому геномі. Беручи до уваги кодомінантну взаємодію між мікросателітними алелями, очікувалось, що генотипування інтрогресивних ліній пшениці виявить лише два генотипні варіанти: алель відповідає генотипу Аврори, алель відповідає генотипу геномно-заміщеної форми. Результати аналізу виявились іншими (табл. 1–3). Крім вказаних варіантів генотипів, спостерігали нові алелі, не властиві жодній з батьківських форм, а також генотипи, гетерозиготні за алелями мікросателітів (рис. 1, 3, 5).

Таблиця 1. Характеристика Аврозису та ліній, що походять від нього, за алелями мікросателітних локусів¹⁾

Мікросателітний локус та його хромосомна локалізація [22]	Алель, виявлений на ДНК зразків:			
	Аврозис ²⁾	res113	res141	res143
<i>Xcfd152</i> -3DS	0 ³⁾	1 ¹⁾	I1–1 ⁴⁾	I2
<i>Xcfd55</i> -3DS	1	I1	1	I2
<i>Xcfd141</i> -3DS	0	1	1	1
<i>Xcfd64</i> -3DS	2	1–2	1	1
<i>Xcfd34</i> -3DS	0	I1–1	1	1
<i>Xcfd201</i> -3DS	1	1	1	1
<i>Xcfd223</i> -3DS	1	1	1	1
<i>Xcfd211</i> -3DL	2	1–2	1–2	1
<i>Xwmc552</i> -3DL	0	1	1	1
<i>Xgdm72</i> -3DL	0	1	I1	1
<i>Xbarc96</i> -6DS	2	I1	1	2
<i>Xcfd42</i> -6DL	1	0	0	I1

Примітки: в таблицях 1–3: ¹⁾ 1 – алель генотипу Аврора; ²⁾ 2 – алель геномно-заміщеної форми, якщо він інший, ніж алель Аврори; ³⁾ 0 – ДНК зразка не утворює амплікон із праймерами до даного мікросателіту (нуль-алель); ⁴⁾ I (інший) – зразок має алель, що відрізняється від алелів 1 та 2, у різних лініях алелі I можуть бути різними (I1, I2, I3).

Порядок розташування мікросателітних локусів хромосоми 3D у таблицях відповідає їхній локалізації на хромосомі від термінального кінця короткого плеча до термінального кінця довгого плеча (рис. 2, 4, 6). Найближчими до центромери є локуси *Xcfd201*-3DS та *Xcfd223*-3DS. За цими локусами так само, як за *Xcfd55*-3DS, розташованим термінально, спектри Аврозису та Аврори не відрізняються. За локусами, розташованими на хромосомі дистально від центромери, всі лінії демонструють певні відмінності хромосоми 3D від такої Аврори, хоча жодна з них не повторює спектр Аврозису за всіма вивченими мікросателітними локусами (табл. 1). Для трьох випадків (лінія res113 локус *Xcfd64*-3DS та лінії res113, res141 за локусом *Xcfd211*-

3DL) алель Аврозису наявний у гетерозиготі з алелем Аврори, що не є зрозумілим для гомозиготних ліній. Крім того, за деякими локусами лінії характеризуються спектрами, які є відмінними від обох батьків, що ініціювали створення ліній (рис. 1). За нашими даними щодо вивчення хромосомних конфігурацій у метафазі 1 мейозу МКП різних гібридів та характеристики ліній за ознаками морфології та біохімічними генами, лінії *res141* та *res143* мають заміщення $3S^{sh}/3D$, остання лінія також має або транслокацію або заміщення за участю хромосоми $6S^{sh}$ [27]. Лінію *res113* цитологічно не вивчали. Отримані наразі дані не суперечать таким висновкам, проте й не дають можливість уточнити їх, спираючись тільки на результати мікросателітного аналізу.

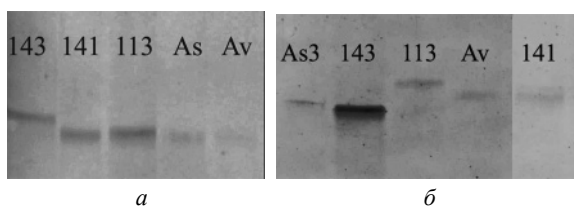


Рис. 1. Електрофоретичні спектри ліній-похідних Аврозису за мікросателітним локусом *Xcfd55*-3D (а) та *Xbarc96*-6D (б): Av – Аврора; As – Аврозис; номери зразків відповідають номерам стійких ліній *res*

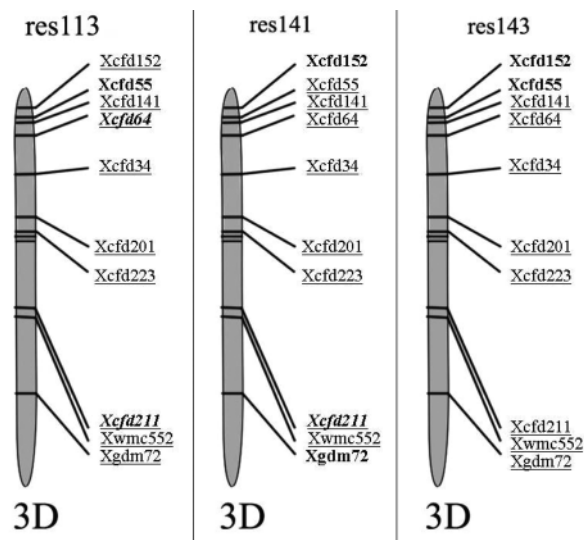


Рис. 2. Схематичне зображення скринюваних 3D хромосом для ліній-похідних Аврозису. На рис. 2, 4, 6 верхні числа – номери ліній. Справа від хромосоми – назви мікросателітних локусів. Шрифт написання відповідає алелю, яким локус представлений у геномі цієї лінії: *Xcfd* – нуль алель; *Xcfd* – алель Аврори; *Xcfd* – інший алель; *Xcfd* – алель геномно-заміщеної форми; *Xcfd* – гетерозигота

Для ліній-похідних Авродесу, як і у попередньому випадку, локуси *Xcfd201*-3DS та *Xcfd223*-3DS були мономорфними (табл. 2). Тільки за двома локусами, *Xcfd34*-3DS та *Xcfd211*-3DL, Авродес характеризувався специфічним алелем, останній локус був представлений цим алелем у 10 ліній з 18. За іншими локусами з ДНК Авродесу ампліфікації не відбувалося. Найбільш подібні до Авродесу за алельним складом вивчених мікросателітів лінії *res4*, *res39* та *f04* 1112. Вони повністю збігаються з ним за алелями довгого плеча хромосоми 3D, а за коротким плечем відрізняються за 1–2 локусами. Цілком можливо, що вказані лінії мають $3S/3D$ заміщення або транслокацію довгого плеча хромосоми 3S на хромосому 3D. Найподібнішими до генотипу Аврора за винятком одного локусу для кожної, виявилися лінії *res53*, *res55* та *res70*. Крім алелів 1 та 2, властивих Аврорі та Авродесу, відповідно, у ліній спостерігали появу трьох інших алелів, I–III (рис. 3) Нові алелі властиві переважно локусам, розташованим на хромосомі дистально (рис. 4). Наявність одного і того ж алеля I у різних ліній (як, наприклад, для локусів *Xcfd64*-3DS, *Xwmc552*-3DL) може свідчити про його давнє походження у гібридному матеріалі та стабілізацію в геномі кількох ліній, які пішли від однієї й тієї самої гібридної рослини. Крім алельного поліморфізму, у лініях за локусами *Xcfd152*-3DS, *Xcfd55*-3DS, *Xcfd64*-3DS та *Xwmc552*-3DL спостерігали гетерозиготність за окремими алелями. Пояснити це явище, як і для ліній Аврозису, складно. Найправдоподібнішим видається припущення про появу стійкої гетерозиготності через виникнення гетерогенних дуплікацій за рахунок внутрішньохромосомних перебудов, які відбувалися під час становлення рослинних ліній. Таку стійку гетерозиготність ми спостерігали раніше при вивченні ліній Аврозису за спектрами бета-амілази [28].

Серед ліній-похідних Авролати локуси *Xcfd201*-3DS та *Xcfd223*-3DS знову виявилися майже мономорфними за винятком наявності нуль-алеля для деяких ліній (табл. 3). Проте наявність нуль-алеля може бути лише опосередкованим свідченням генетичних особливостей, оскільки чинником відсутності ампліфікації може бути не тільки зміни у нуклеотидній послідовності. За набором алелів жодна лінія не відповідає хромосомі 3U Авролати, тому стверджу-

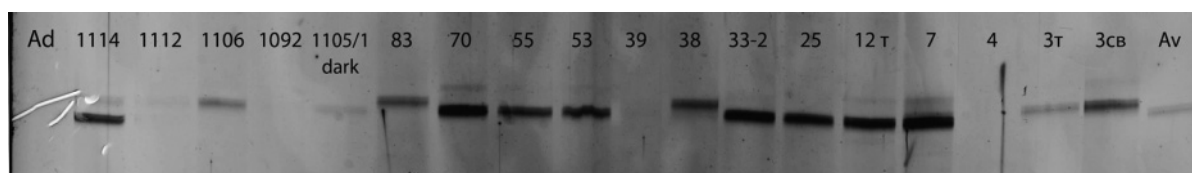


Рис. 3. Електрофоретичні спектри ліній-похідних Авродесу за мікросателітним локусом *Xcfd152*-3D: Av – Аврора; Ad – Авродес; номери зразків відповідають номерам стійких ліній *res*

Таблиця 2. Характеристика Авродесу та ліній, що походять від нього, за алелями мікросателітних локусів

Мікросателітний локус та його хромосомна локалізація [22]	Алель, виявлений на ДНК зразків:									
	Авродес	res3-св	res3-г	res4	res7	res12-1	res25	res33-2	res38	res39
<i>Xcfd152</i> -3DS	0	I1	I2	0	1	1	1	1	I2	0
<i>Xcfd55</i> -3DS	0	I1-1	0	0	I2	I1	0	1	0	1
<i>Xcfd141</i> -3DS	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>Xcfd64</i> -3DS	1	I1-1	1	1	I2	1	I2	1	1	1
<i>Xcfd34</i> -3DS	2	1	1	0	2	I1	1	0	I1	0
<i>Xcfd201</i> -3DS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Xcfd223</i> -3DS	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Xcfd9</i> -3DL	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0
<i>Xcfd211</i> -3DL	2	1	2	2	1	1	2	1	2	2
<i>Xwmc552</i> -3DL	0	I1	I1	0	1	I1	I1	I1	0	0
<i>Xgdm72</i> -3DL	0	1	1	0	I1	1	0	1	1	0
<i>Xbarc96</i> -6DS	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0
Мікросателітний локус та його хромосомна локалізація [22]	res53	res55	res70	res83	1105-1	1092	1106	1112	1114	
<i>Xcfd152</i> -3DS	1	1	1	I2	1	0	1	0	I3-1	
<i>Xcfd55</i> -3DS	1	1	1	0	I2	I2	I2	0	I1-1	
<i>Xcfd141</i> -3DS	1	1	1	0	0	1	1	0	1	
<i>Xcfd64</i> -3DS	1	1	1	1	I3	I3	I3	I3	1	
<i>Xcfd34</i> -3DS	2	1	I2	2	1	2	I1	2	0	
<i>Xcfd201</i> -3DS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Xcfd223</i> -3DS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Xcfd9</i> -3DL	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Xcfd211</i> -3DL	2	1	1	1	2	2	2	2	I1	
<i>Xwmc552</i> -3DL	I1	1	1	0	1	I1	1	0	I2-1	
<i>Xgdm72</i> -3DL	1	I2	1	0	1	1	0	0	1	
<i>Xbarc96</i> -6DS	0	1	1	0	1	1	1	I1	I2-1	

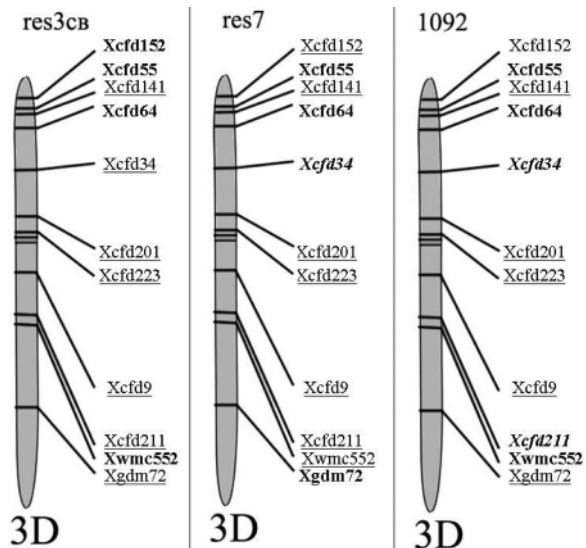
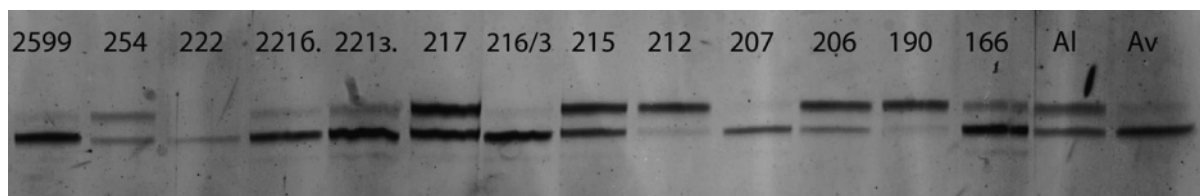


Рис. 4. Схематичне зображення скринуваних 3D хромосом для ліній-похідних Авродесу

вати наявність заміщення 3U/3D, спираючись лише на результати мікросателітного аналізу, не можна. Всі поліморфні локуси мають принаймні два нові алелі, а три з них (*Xcfd64*-3DS, *Xcfd34*-3DS та *Xwmc552*-3DL) – по три (рис. 5, 6). Жодна лінія за набором алелів не була подібною генотипу Аврора, що свідчить про значну зміну цієї хромосоми 3D, яка належить до складу геному інтрогресивних ліній, стосовно однойменної хромосоми прабатьківського генотипу. Порівняно з лініями-похідними Авродесу лінії-похідні Авролати виявилися більш різноманітними щодо відсутності подібності до однієї з батьківських форм ініціального гібриду (табл. 2, 3).

Хромосому 6D вивчено лише за двома мікросателітними локусами: по одному на кожне плече на лініях-похідних Авродесу та Авролати і за одним – на лініях Авродесу (табл. 1–3). Серед трьох ліній Авродесу жодна не повторювала

Рис. 5. Електрофоретичні спектри ліній-похідних Авролати за мікросателітним локусом *Xcfd211*-3D: Av – Аврора; Al – Авролата; номери зразків відповідають номерам стійких ліній res, що походять від Авролати

Таблиця 3. Характеристика Авролати та ліній *res*, що походять від неї, за алелями мікросателітних локусів

Мікросателітний локус та його хромосомна локалізація [22]	Алель, виявлений в ДНК зразків:													
	Авролата	166	190	206	207	212-2	215	216-3	217	221-1	221-2	222	254	2599
<i>Xcfd152</i> -3DS	0	I1	1	1	I1	I2	1	1	1	1	1	I1	I1	I2
<i>Xcfd55</i> -3DS	1	I1	1	I1-1	1	I1	1	I1	1	I1	I1	I1	0	I1
<i>Xcfd141</i> -3DS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Xcfd64</i> -3DS	0	1	1	I1	1	1	1	1	I2	1	1	I3	I1	1
<i>Xcfd34</i> -3DS	0	1	I1	I1	I2	0	1	I1	1	0	I1	1	I3	0
<i>Xcfd201</i> -3DS	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>IXcfd223</i> -3DS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Xcfd9</i> -3DL	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>Xcfd211</i> -3DL	2	1	I1	2	1	I1	2	1	2	1	1	1	2	1
<i>Xwmc552</i> -3DL	2	I1	1	1	I1	1	1	I2	1	I2	I3	I2	I2	1
<i>Xgdm72</i> -3DL	0	I1	I1	1	1	1	I2	1	I2	1	1	1	I2	1
<i>Xbarc96</i> -6DS	0	I1	1	1	I1	1	1	I1	1	I1	1	I1	I1	I2
<i>Xcfd42</i> -6DL	0	0	0	0	0	0	1	I1	1	0	I2	I1	0	I2

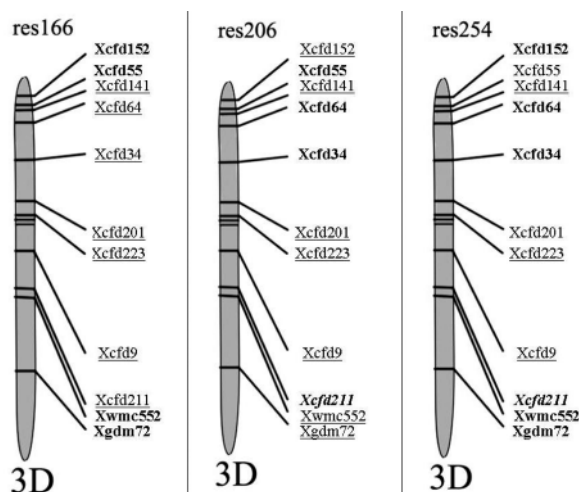


Рис. 6. Схематичне зображення скринуваних 3D хромосом для ліній-похідних Авролати

алельний склад Аврори або Аврозису за вивченими локусами. Отже, хромосома 6D в генотипі стійких ліній відрізняється від нативної хромосоми 6D генотипу Аврори, проте не є хромосомою 6S^{sh}. За локусом *Xbarc96*-6DS Аврора та Авродес мають однаковий алель, п'ять ліній із 18 мають інший алель: у трьох зареєстровано нуль-алель, в одній – інший I1 та одна лінія є стійкою гетерозиготою за участю I2. Це дає підстави припустити, що хромосома 6D у таких лініях задіяна в інтрогресивних перебудовах. Серед 13 ліній-похідних Авролати дві, *res215* та *res217*, не відрізняються від Аврори, проте жодна за обома локусами не подібна до Авролати. За локусом *Xcfd42*-6DL (довге плече) до Авролати

подібні 3 лінії. Решта 8 ліній характеризуються алелями I за одним чи обома локусами. Такі результати показують, що хромосома 6D може бути задіяною в інтрогресивних перебудовах у всіх вивчених лініях.

Висновки

Рівень алельної мінливості за вивченими мікросателітними локусами хромосом 3-ої та 6-ої гомеологічної групи пшеницевих виявився однаковим для трьох досліджених груп інтрогресивних ліній. Алельний поліморфізм серед ліній виходить за межі батьківських форм ініціальних гібридів, тому не може бути пояснений лише прямою інтрогресією чужинного хроматину до геному м'якої пшениці. Чинником виникнення нових алелів мікросателітних локусів можуть бути внутрішньохромосомні перебудови у генотипі гібридних рослин, які фіксувалися під час стабілізації інтрогресивних ліній пшениці. Результати мікросателітного аналізу мають обмежене значення для доказу факту інтрогресії цілої хромосоми, її плеча або частини плеча без даних вивчення хромосомних конфігурацій у M1 мейозу гібридів між інтрогресивною лінією та нативним генотипом м'якої пшениці (Аврора). Отримані результати є підставою для скринування популяцій, що розщеплюються, від схрещування ліній, стійких до борошністої роси, з генотипом Аврора для пошуку зв'язку між генами стійкості до борошністої роси та певним мікросателітним локусом, який у такому випадку слугуватиме молекулярним маркером гену стійкості.

Література

- Жиров Е. Г. Геномы пшеницы : исследование и перестройка : дис. на соиск. уч. степени докт. биол. наук / Е. Г. Жиров. – Краснодар, 1989. – 366 с.
- Jauhar P. P. Alien gene transfer and genetic enrichment of bread wheat / P. P. Jauhar ; ed. by A. B. Domania // ICARDA : Biodiversity and wheat improvement. – 1993 – Ch. 3.3. – P.103–119.
- Michelmore R. W. Clusters of resistance genes in plants evolve by divergent selection and birth-and-death process / R. W. Michelmore, B. C. Meyers // Genome Res. – 1998. – Vol. 8. – P. 1113–1130.
- Терновская Т. К. Перестройка генома мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) для ее генетического анализа и интро-

- грессии гено : дис. на соиск. уч. степени докт. биол. наук / Терновская Т. К. – К., 1999. – 417 с.
5. Dvorak J. Triticeae genome structure and evolution / J. Dvorak // Plant Genetics and Genomics : Crops and Models. – Vol. 7 : Genetics and Genomics of the Triticeae. – Springer Verlag, 2009. – P. 685–711.
 6. Maxwell J. J. Genetic characterization and mapping of wheat powdery mildew resistance genes from different wheat germplasm sources. – A dissertation submitted to the Graduate Faculty of North Carolina State University In partial fulfillment of the Requirements for the degree of Doctor of Philosophy – UMI Number: 3345417 – Raleigh, North Carolina, 2008. – 139 p.
 7. Allelic series of four powdery mildew resistance genes at the Pm3 locus in hexaploid bread wheat / P. Srichumpa, S. Brunner, B. Keller, N. Yahiaoui // Plant Physiol. – 2005 – Vol. 139. – P. 885–894.
 8. Powdery mildew resistance genes in wheat : identification and genetic analysis / Ash. Alam, F. Xue, Ch. Wang, W. Ji // J. of Mol. Biology Research. – 2011. – Vol. 1, № 1. – P. 20–39.
 9. Identification and mapping of a new powdery mildew resistance gene on chromosome 6D of common wheat / H. Ma, Z. Kong, B. Fu. et al. // Theor. Appl. Genet. – 2011. – Vol. 123, № 7. – P. 1099–1106.
 10. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). 9. Gene MIZec1 from the *Triticum dicoccoides*-derived wheat line Zecoi-1 / V. Mohler, J. F. Zeller, G. Wenzel, S. L. K. Hsam // Euphytica. – 2005. – Vol. 142. – P. 161–167.
 11. Qiu Y. C. Microsatellite mapping of a *Triticum urartu* Tum. derived powdery mildew resistance gene transferred to common wheat (*Triticum aestivum* L.) / Y. C. Qiu, R. H. Zhou, X. Y. Kong // Theor. Appl. Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 1524–1531.
 12. Microsatellite marker identification of a *Triticum aestivum*-*Aegilops umbellulata* substitution line with powdery mildew resistance / Z. Zhu, R. Zhou, X. Kong et al. // Euphytica. – 2006. – Vol. 150. – P. 149–153.
 13. McIntosh R. A. et al. Catalogue of gene symbols for wheat : 2011 Supplement. – Режим доступу: www.shigen.nig.ac.jp/wheat. – Назва з екрана.
 14. Wei F. Genome Dynamics and Evolution of the Mla (Powdery Mildew) Resistance Locus in Barley / F. Wei, R. A. Wing, R. P. Wise // The Plant Cell. – 2002. – Vol. 14. – P. 1903–1917.
 15. Терновская Т. К. Выделение тетраплоидного компонента AABB из мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 / Т. К. Терновская, Е. Г. Жиров // Докл. ВАСХНИЛ. – 1979. – № 3. – С. 8–10.
 16. Жиров Е. Г. Геномная инженерия у пшеницы / Е. Г. Жиров, Т. К. Терновская // Вестник с.-х. науки. – 1984. – № 10. – С. 58–66.
 17. Жиров Е. Г. Передача пшенице *Triticum aestivum* L. хромосомы *Aegilops sharonensis* Eig., придающей ей устойчивость к мучнистой росе / Е. Г. Жиров, Т. К. Терновская // Генетика. – 1993. – Т. 29, № 4. – С. 639–645.
 18. Антонюк М. З. Створення та генетичне маркування ліній пшениці з хромосомами трьох видів егілопсу : дис. на здобуття ступеня канд. біол. наук / Антонюк М. З. – К., 1995. – 163 с.
 19. Антонюк М. З. Поліморфізм за SSR-локусами 3D хромосоми серед генотипів пшениці – реципієнтів чужинного гена стійкості до борошнистої роси (Pm) / М. З. Антонюк, М. В. Бодильова, Т. С. Сфіменко // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2010. – Т. 8. – № 1. – С. 10–17.
 20. Lapitan N. Molecular markers, genomics, and genetic engineering in wheat / N. Lapitan, P. P. Jauhar ; ed. by Taylor & Francis Group // Genetic resources, chromosome engineering and crop improvement. – 2006. – Vol. 2. – Ch. 4. – P. 99–114.
 21. Xie Ch. Chromosomal location of a *Triticum dicoccoides*-derived powdery mildew resistance gene in common wheat by using microsatellite markers / Ch. Xie, Q. Sun, Zh. Ni // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 106. – P. 341–345.
 22. Roder M. S. A Microsatellite Map of Wheat / M. S. Roder, V. Korzun, K. Wendehake // Genetics. – 1998. – Vol. 149. – P. 2007–2023.
 23. Molecular markers and their applications in wheat breeding : review / P. K. Gupta, R. K. Varshney, P. C. Sharma, B. Ramesh // Plant Breeding. – 1999. – Vol. 118. – P. 369–390.
 24. Roder M. S. Wheat Microsatellites : Potential and Implications / M. S. Roder, X.-Q. Huang, M. W. Ganai // Biotechnology in Agriculture and Forestry. – 2004. – Vol. 55. – P. 255–266.
 25. Heslop – Harrison J. S. CTAB technique for DNA extraction from leaves samples. – Режим доступу: PHN4@le.ac.uk. – Назва з екрана.
 26. Benbouza H. Optimization of a reliable, fast, cheap and sensitive silver staining method to detect SSR markers in polyacrylamide gels / H. Benbouza, J.-M. Jacquemin, J.-P. Baudoin // Biotechnol. Agron. Soc. Environ. – 2006. – Vol. 10. – P. 77–81.
 27. Antonyuk M. Z. Genome structure of introgressive lines *Triticum aestivum* / *Aegilops sharonensis* / M. Z. Antonyuk, M. V. Bodylyova, T. K. Ternovskaya // Cytology and Genetics. – 2009. – 43. – № 6. – С. 58–67.
 28. Геномний стрес в інтрогресивних лініях як наслідок дії гаметоцидної хромосоми 4S¹ / М. З. Антонюк, О. С. Маньковська, М. В. Бодильова, Т. К. Терновська // Фактори експериментальної еволюції організмів. Зб. наукових праць. – К. : Логос, 2009. – Т. 6. – С. 34–39.

T. Shtefyuk, M. Antonyuk, T. Ternovska

MICROSATELLITE ANALYSIS OF COMMON WHEAT INTROGRESSIVE LINES, RESISTANT TO POWDERY MILDEW

The results of polymorphism analysis of microsatellite loci of resistant to powdery mildew wheat introgressive lines are presented. These lines are developed from genome substitution forms of common wheat (Aurosis, Aurodes and Aurolata) and contain in their genomes small but different amounts of alien genetic material from Aegilops species. Recurrent genotype Aurora is susceptible to powdery mildew; therefore, resistance of introgressive lines must be associated with introgression of genes for resistance to powdery mildew from the genomes of Aegilops species into the genome of common wheat Aurora. Screening of wheat introgressive lines for allele composition at microsatellite loci specific to 3D and 6D chromosomes give a possibility to identify introgressive rearrangements in the genomes of plants.

Keywords: common wheat, powdery mildew, introgressive lines, microsatellite analysis.

Матеріал надійшов 11.09.2012