

МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ТА МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНІ ОЗНАКИ КСЕРОМОРФНОСТІ *TRITICUM AESTIVUM* L.

Т. З. МОСКАЛЕЦЬ¹, В. К. РИБАЛЬЧЕНКО²

¹ Білоцерківський національний аграрний університет,

² Київський національний університет імені Тараса Шевченка,
e-mail: shunyascience@ukr.net

В статті наведені результати багаторічних досліджень з визначення морфо-фізіологічних та молекулярно-генетичних ознак ксероморфності сортів та ліній *Triticum aestivum* L. Дослідження посухостійкості рослин на ювенільному етапі розвитку за проростанням зернівок на розчинах сахарози різного осмотичного тиску та проявом морфологічних ознак в польових умовах, а також генами посухостійкості DREB 1 дозволило виявити високий рівень поліморфізму вихідних зразків пшениці м'якої озимої. Такі генотипи як: Дворянка, Смоглянка, Зоряна Носівська, Л 41-95, Л 34-95, КС 21 мають високу посухостійкість і є перспективними для вирощування в зоні Центрального Лісостепу України періодично нестійкого зволоження, що характеризується частими посушливими осінніми та весняно-літніми періодами.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., ксероморфність, гени посухостійкості DREB 1, морфо-фізіологічні ознаки.

Вступ. Одним із первинних способів вирішення продовольчої і екологічної проблем щодо підвищення продуктивності та стійкості культурних видів рослин до несприятливих абіотичних й біотичних чинників є застосування морфо-фізіологічних і молекулярно-генетичних методів, які розкривають сутність генотипів перед їх широкомасштабною апробацією. Дослідження процесу толерантності рослин є одним із фундаментальних завдань в екології, фізіології рослин, селекції і генетики. Різне погіршення стану навколишнього природного середовища в результаті антропогенного впливу, глобального потепління і аридизації клімату висуває проблему адаптації та стійкості культурних рослин як одну з центральних фундаментальної та практичної екології (Johnson et al., 2010; Morgan, 2011). Посухостійкість – складна інтегрована ознака, що контролюється не за окремими властивостями рослини, а цілісною системою організму і проявляється в його здатності витримувати значне зневоднення та перегрівання, зберігаючи за цих умов нормальний ріст, розвиток та відтворення. Вона визначається, в основному, спадковими властивостями рослин, що виникли в процесі філогенезу, проте може формуватися і в процесі онтогенезу під впливом умов навколишнього природного середовища (Tardieu, 2003). Проблема одержання посухостійких сортів пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) актуальна як для України, так і всього світу. Сорт пшениці, що дає стабільний врожай за

несприятливих та вкрай несприятливих умов, є більш цінним, ніж сорт, що має високий врожай тільки у сприятливих за погодними умовами роки. Вимоги до стабільності формування урожаю набули особливої актуальності у зв'язку з тим, що сучасний клімат України характеризується потеплінням, яке супроводжується зменшенням кількості опадів (Чугаєв та ін., 2003). За таких умов змін клімату багато культурних видів рослин не встигатимуть адаптуватися, через що виявлення високо пластичних генотипів з широкими адаптивними можливостями *Triticum aestivum* L. є актуальним.

В підвищенні адаптивного потенціалу пшениці важливе значення має дослідження культурного виду на доклітинному (молекулярному, генетичному), клітинному, ауто-, дем- та синекологічному рівнях, два з яких дозволяють визначити межі екологічної толерантності в стресових умовах, зокрема, за дефіциту ґрунтової та атмосферної вологи, високих температур та інших чинників. Протистояти екстремальним умовам рослин дозволяє висока їх екологічна пластичність, наявність протекторних властивостей фізіолого-біохімічного та морфологічного характеру. Зневоднення та перегрівання призводять до порушень субмікроскопічної структури протоплазми: змінюються її колоїдно-хімічні властивості, ступінь дисперсності та обміну речовин – відбувається глибокий гідроліз білків, полісахаридів, порушується фосфорилування цукрів, а отже, і енергетичний обмін. В результаті припиняється ріст, знижується

продуктивність, іноді рослина гине (Morran, 2011; Tardieu, 2003). Здатність живих організмів пристосовуватись до дії несприятливих чинників залежить від швидкості адаптивних реакцій в процесі метаболізму, які визначають функціональну активність клітин і тканин. Дослідженнями Н.М. Сісакяна (Сісакян, 2010) виявлено, що втрата навіть 20 % води листям молодих проростків *Triticum aestivum* L. викликає зміщення ферментативної дії в бік гідролізу. Захисно-пристосувальні механізми, що забезпечують рослині можливість протистояти зневодненню або переносити водний дефіцит і високі температури, можуть діяти на різних рівнях їх організації: молекулярному, клітинному, організменому, популяційному. Механізми стійкості до водного дефіциту зазвичай ділять на: механізми уникнення стресу, тобто забезпечення нормальної оводненості рослинних тканин, і механізми толерантності, тобто прояв тих пристосувань, які дозволяють переносити стрес (наприклад, гальмування процесів росту рослини, активація інтенсивності дихання, осмотична регуляція цукрів, амінокислот, зокрема, вільного проліну, скручування листя тощо) (Johnson et. al., 2010).

Деякими вченими (Johnson et al., 2010; Morran, 2011; Варавкіна, Таран, 2014; Mondini et. al., 2015; Thudi et. al., 2014) індикаційними ознаками ксероморфності прийнято вважати нагромадження низькомолекулярних гідрофільних білків і моносахаридів, які забезпечують водоутримуючу здатність цитоплазми клітин, ранній енергійний ріст коренів, їх довжину, збереження зеленого забарвлення листя (Johnson et. al., 2010; Дроздов и др., 1988). Наявність остюків, скручування прапорцевого листка, яке спостерігається, коли листя рослин вже закінчило ріст також може вказувати на водний статус рослини і, відповідно, на глибину проникнення кореневої системи (Москалець та ін., 2014), як і ксероморфна структура клітин: підвищена в'язкість та еластичність цитоплазми, високий осмотичний тиск клітинного соку; інтенсивна транспірація, кількість та розміри продихів, а також кутикулярний восковий наліт, який обумовлює відбивання променів світла в інфрачервоному діапазоні спектра (Morran, 2011; Дроздов и др., 1988). Генотипічними маркерами посухо- і солетолерантності є: вміст водорозчинних цукрів у проростках *Triticum aestivum* L., довжина колеоптиля, що детермінується алелями *GA* генів *Rht*, наявність генів *Dreb 1*, *Dreb 2* (Morran, 2011; Nakashima et. al., 2000).

Пошук способів можливого підвищення адаптивного потенціалу посухостійкості рослин є важливим у доборі популяцій за генетичними, морфо-фізіологічними, біологічними ознаками щодо дії стресу з обов'язковим врахуванням продуктивності у просторі і часі, через що метою досліджень було вивчити генотипи *Triticum aestivum* L. за комплексом морфо-фізіологічних, біологічних і молекулярно-генетичних ознак посухостійкості в умовах лісостепового екоотопу.

Матеріали і методи досліджень. Об'єктами досліджень були районовані сорти *Triticum aestivum* L.: Смуглянка, Погулянка та сорти і лінії власної селекції: Зоряна Носівська, Ювівата 60, Даушка, Л 41-95, Л 59, Л 34-95, КС 1, КС 5, КС 7, КС 14, КС 16, КС 17, КС 21, гексаплоїдного рівня різновиду *Eritrospermum*. Дослідження проводили впродовж 2007–2015 рр. в лабораторних та польових умовах стаціонарного дослідження ННДЦ Білоцерківського НАУ, розміщеного в зоні Центрального Лісостепу України періодично нестійкого зволоження. Кліматичні та погодні умови регіону характеризуються помірною континентальністю і за основними елементами погоди відповідають підзоні нестійкого зволоження. У дослідженнях застосовували загальноприйнятту для даного регіону технологію вирощування *Triticum aestivum* L. Сівбу проводили в оптимальні для зони строки – 15-25 вересня. Спосіб сівби – рядковий, норма висіву – 5,0 млн схожих насінин/га.

Роки проведення досліджень різнилися за гідротермічним режимом (2007, 2011-2013, 2015 рр. відмічались дефіцитами опадів та підвищенням температур вище середньобогаторічної норми впродовж кушення-виходу в трубку, порівняно з сприятливими достатньо вологими весняними періодами 2008-2010, 2014 рр.), що дозволило всебічно оцінити адаптивність досліджуваних сортів і ліній озимої пшениці до кліматичних умов лісостепового екоотопу (Москалець та ін., 2014).

Стійкість рослин до дефіциту вологи визначали за здатністю насіння проростати в осмотичних розчинах сахарози в діапазоні від 14 до 24 атм (Дроздов и др., 1988). Диференціацію генотипів в межах однієї групи під час аналізу схожості насіння на розчинах осмотика вивчали за депресією росту рослин (довжиною та кількістю зародкових коренів і пагонів проростків) у порівнянні з контролем. Насіння пророщували у чашках Петрі в трьохкратній повторності за температури 20° С впродовж 7 діб за відсутності світла. За здатністю проростати на розчинах сахарози усі зразки поділялись на «високостійкі» (I група) – схожість > 81–100 %;

«стійкі» (II група) – схожість 61–80 %; «середньостійкі» (III група) – схожість 41–60 %; «нестійкі» (IV група) схожість 21–40 %; «дуже нестійкі» (V група) схожість < 21 %. Молекулярно-генетичні дослідження посухостійкості проводили в Інституті молекулярної біології і генетики НАН України за допомогою уніплексних і мультиплексних полімеразних ланцюгових реакцій (ПЛР), з використанням специфічних праймерів, зокрема, гену *Dreb 1*, праймерів: P21F, P21R, P25F, PR25, P18F, P18R (Nakashima et al., 2000). Статистичну обробку даних проводили за Доспеховою (Доспехова, 1985).

Результати та їх обговорення. Екологічну стійкість генотипів *Triticum aestivum* L. до

різного термічного режиму проводили на всіх етапах росту і розвитку рослин, з використанням критеріїв оцінки посухостійкості за біологічними особливостями культурного виду, а також характером прояву генотипів на дію несприятливого чинника, оскільки механізми стійкості детерміновані не тільки генетично, але і екологічно. Різні генотипи пшениці неоднаково реагують на посуху. Вивчення морфологічних параметрів рослин пшениці дало можливість виявити певні ознаки ксероморфності (табл. 1), а подальше вирощування цих форм дозволило співставити їх з іншими критеріями та виявити кореляційні зв'язки.

Таблиця 1.
Оцінка ксероморфності генотипів *Triticum aestivum* L. за морфологічними показниками ($M \pm m$)

Table 1.
The assessment of genotype xeromorphity of *Triticum aestivum* L. based on morphological parameters ($M \pm m$)

Назва генотипу	Ознаки посухостійкості				
	восковий наліт листя	сизе забарвлення	блискуче глянцеве забарвлення листя	еректоїдність листя верхнього ярусу, величина кута, град.	довжина зародкових корінців, мм
Подолянка	–	–	+	50±2,6	41±2,1
Смуглянка	–	–	–	55±3,8	44±2,7
Носшпа 100	+	+	–	60±2,0	43±3,2
Зоряна Носівська	–	–	+	50±4,2	62±4,4
Ювівата 60	–	–	–	60±1,6	45±2,8
КС 1	–	–	–	80±1,3	49±5,1
КС 5	–	–	+	80±2,0	59±3,8
КС 14	+	+	–	70±2,5	45±4,5
КС 16	–	–	–	60±3,0	39±3,7
КС 17	–	–	+	65±2,1	38±3,2
КС 21	–	–	–	70±4,9	33±4,9
Л 41-95	+	+	–	60±3,6	43±2,4
Л 59	–	–	–	75±4,2	59±3,6
Л 34-95	–	–	–	75±3,3	38±2,8
Даушка	–	–	–	70±4,1	47±3,0

Особливість розподілу опадів в центральному Лісостепу України характеризується тим, що в осінній період дефіцит вологи в ґрунті нерідко не дозволяє одержати повноцінні сходи, тому вивчення посухостійкості у фазу проростання зернівки має не тільки теоретичне, але й практичне значення. Проростання і ріст насіння в осмотичних розчинах сахарози імітує нестачу вологи і дає можливість виявити загальний рівень фізіолого-біохімічних процесів в пророслому насінні в умовах стресу, що й визначає стійкість дорослих рослин. Дослідження посухостійкості *Triticum aestivum* L. на ювенільному етапі розвитку за проростанням зернівок на розчинах сахарози з різним осмотичним тиском дозволили виявити високий рівень поліморфізму вихідних зразків.

Встановлено, що в розчині з осмотичним тиском 14 атм проростало в середньому 84 %, 16 атм – 75 %, 18 атм – 52 %, 20 атм – 26 %, 22 атм – 12 %, 24 атм – 5 % насіння. Високу посухостійкість у цій фазі за осмотичного тиску розчинів сахарози 14-18 атм) мають: Зоряна Носівська, Ювівата 60, Л 41, КС 14, КС 16, Л 59, КС 21, КС 5, КС 7, Л 34-95. Найнижчу здатність проростати на розчинах сахарози мають Даушка, КС 1, КС 17, всі інші формували групу «середньостійких» (табл. 2). Не менш важливою для можливих безопадних критичних періодів Центрального Лісостепу є здатність зернівок довго зберігатись у пророслому стані в умовах сухого ґрунту.

Низький вміст вологи в ґрунті восени забезпечує нерідко тільки проростання зернівок.

Таблиця 2.

Оцінка сортів та ліній *Triticum aestivum* L. за схожістю, залежно від концентрації осмолітику, % пророслого насіння ($M \pm m$)

Table 2.

Evaluation of varieties and lines of *Triticum aestivum* L. based on germination, depending on the osmolite concentration, % of sprouted seeds ($M \pm m$)

п/п	Назва генотипу	Розчин сахарози, атм					
		14	16	18	20	22	24
1	Подольянка	92±3,4	88±2,6	44±3,0	16±2,2	14±2,0	8±1,0
2	Смуглянка	82±2,8	78±2,2	52±2,2	22±2,8	16±2,8	12±1,8
3	Носшпа 100	80±4,4	76±2,4	38±2,8	30±2,4	8±1,4	-
4	Зоряна Носівська	94±3,0	84±2,8	64±2,6	42±2,6	16±2,2	8±1,0
5	Ювівата 60	77±2,6	67±2,2	44±2,2	24±2,8	8±2,8	-
6	КС 1	70±2,4	64±2,8	56±2,8	26±2,2	18±1,8	-
7	КС 5	90±2,8	64±3,2	50±2,0	30±2,4	8±2,8	6±1,0
8	КС 14	82±2,0	60±2,8	52±1,8	22±2,6	16±1,4	2±1,0
9	КС 16	84±2,4	58±2,6	32±2,8	18±2,2	4±1,0	-
10	КС 17	74±2,8	76±2,0	52±2,2	40±2,6	10±2,4	12±1,2
11	КС 21	89±2,6	86±2,8	44±2,4	18±3,4	16±1,2	4±1,0
12	Л 41-95	92±3,4	88±3,4	60±2,0	22±2,8	16±1,6	10±2,2
13	Л 59	84±3,0	80±2,8	78±2,8	32±3,2	2±1,4	-
14	Л 34-95	89±2,8	84±2,8	58±2,4	16±1,8	16±2,8	8±1,0
15	Даушка	77±3,0	66±4,4	56±2,6	40±2,8	10±1,4	4±1,0

В наших модельних дослідах прокльонуті зернівки через 2-3 доби досягали рівня вихідної їх вологості і навіть після 9-12 денного періоду зберігання в сухому стані мали схожість на рівні 76-55%. Центральний Лісостеп України зони періодично нестійкого зволоження характеризується частими посушливими осінніми та весняно-літніми періодами. В умовах обезводнення ґрунту велике значення відіграють зародкові корені, розвиток яких визначає закладання та ріст вузлових корінців, а також і рослини в цілому.

В сухі роки продуктивність *Triticum aestivum* L. має сильну позитивну кореляцію ($r=0,82 \pm 0,06$) з кількістю зародкових коренів, у вологі роки цей зв'язок дещо слабший ($r=0,64 \pm 0,11$). Тому як ксеноморфну ознаку рослин можна використовувати кількість зародкових корінців, оскільки здатність рослин формувати потужну кореневу систему відіграє важливу роль у забезпеченні рослин вологою та поживними речовинами. Максимальну кількість зародкових коренів формують: Подольянка, Даушка, Смуглянка, КС 1, КС 16, довжина яких – 4,9 – 5,2 см.

Враховуючи те, що посухостійкі форми, як правило, є низьковрожайними, в результаті поєднання цих двох протирічних властивостей в рослині дозволяє виділити цінні генотипи *Triticum aestivum* L. для селекційного процесу. Це, зокрема, Зоряна Носівська, константні лінії: Л 41-95, Л 34-95, КС 21 – характеризуються задовільним наливам зерна в посушливі роки, що є важливою ознакою продуктивності та посухостійкості. Зерно зазначених генотипів є добре виповненим і вирівняним з червонуватим

відтінком зерна, борозенчастим округлої форми. Ювівата 60, КС 1, КС 7 формують довгі колеоптилі (6,5-7,8 см) з тенденцією утворення великих за розміром первинних листочків і швидкого темпу проростання, що сприяє прискореному розвитку надземної та підземної частин рослин.

В результаті проведених нами досліджень встановлено, що морфологічними та фізіологічними ознаками ксероморфності сортів та ліній *Triticum aestivum* L., що сформувалися філогенетично та в процесі індивідуального росту і розвитку рослин є: розмір зернівок і довжина колеоптиля (коефіцієнти кореляції $r=0,69-0,74$), площа листя на початку вегетації і вага біомаси до фази цвітіння, інтенсивність і тривалість процесу фотосинтезу (забезпечує краший налив зерна під час дефіциту вологи ґрунту і повітряної посухи в період після цвітіння). Розмір та кількість продихів на одиницю площі теж є провідними в регулюванні водного статусу рослин пшениці (коефіцієнт кореляції останніх з показником високої та середньої посухостійкості є більшим $r=0,73$), нагромадження абсцизової кислоти (коефіцієнт кореляції якого з урожайністю культури становить $r=0,8 \pm 0,62$). Інтегрованими індикаторами посухостійкості виступають і анатомічні ознаки листя, такі як: восковий наліт, опушеність, скручування, сизе забарвлення – ознаки зниження фотоінгібуванн. Висока життєздатність під час куціння і тривале зелене забарвлення надземної частин рослин, наявність остюків, еректоїдність листя верхнього ярусу, червоне забарвлення зерна підтверджують потенціал ксероморфності *Triticum aestivum* L.

Так, дослідження проростання зернівок на розчинах сахарози з різним осмотичним тиском дозволили виявити високий рівень сортового поліморфізму. За одержаними результатами генотипи ранжували за загальним балом стійкості на групи. Підвищення осмотичного тиску в діапазоні 16–24 атм. викликало падіння активності проростання у групи високостійких генотипів (КС 5, КС 17, КС 21, Л 41-95, Зоряна Носівська, Л 59-95) усього на 5 %, в групі стійких (КС 1, КС 7, Поліська 90 х К 6477/91, КС 14) – 16 %, середньостійких (Л 4696/96, Ювівата 60) – до 30 % і в групі чутливих (Даушка, КС 16) – понад 48 %. Варто відмітити, що рослини лісостепового еко типу з групи високостійких проростають більшою кількістю зародкових корінців і утворюють добре розвинутий колеоптиль, формують вузлову кореневу систему раніше, ніж генотипи полісько-лісостепоного та поліського еко типів. Молекулярно-генетичні дослідження генотипів *Triticum aestivum* L., проведених за допомогою уніплексних і мультиплексних полімеразних ланцюгових реакцій, дозволили ідентифікувати їх за генами посухостійкості, ключову роль в активації яких, як і синтезі стресових білків, під впливом стрес-

чинників (зокрема, посухи), відіграють продукти генів *Dreb 1s* (*dehydration responsive element binding factors 1*). В дослідженні використовувалися геном-специфічні праймери генів *Triticum aestivum* L., локалізованих на третій хромосомі. Результати ампліфикацій з наборами праймерів наведені на рисунках 1-5.

В результаті наших досліджень встановлено, що в усіх зразках наявні гени посухостійкості *Dreb*, локалізовані в хромосомі 3В, про що свідчить наявність амплікону 717 п.н. Для пар праймерів P25F/P25R (3А) та P22F/P25R (3D) (рис. 2, 5) встановлені очікувані амплікони, розміром 596 п.н. для всіх сортів і ліній *Triticum aestivum* L., що свідчить про відсутність поліморфізму ДНК, який проявляють ці праймери. Проте для КС 1, КС 17, Даушки (див. рис. 1, 4) не виявлено цих ампліконів для пар праймерів P21F/P21R (3А) та P20F/P20R (3D), що свідчить про поліморфізм генів *Dreb* у даних геномах і відмінність цих зразків за ознаками стійкості до посухи, засолення, низьких температур тощо. Амплікон 789 п.н. є нехарактерним для даних геномів, тому що він виявляється в зразку *Ae. cylindrica*.

Таблиця 3.

Диференціація зразків пшениці м'якої озимої за посухостійкістю на ювенільному етапі розвитку, пророщених на розчині сахарози 14 атм ($M \pm m$)

Table 3.

Differentiation of soft winter wheat samples by drought in the juvenile stage of development, germinated in a solution of sucrose 14 atm ($M \pm m$)

№ п/п	Назва генотипу	Кількість зародкових коренів, шт.	Середня довжина зародкових коренів, см	Максимальна довжина зародкових коренів, см	Середня довжина колеоптиля, см
1	Подольанка	5,0±1,1	5,6±0,5	8,0±1,5	4,5±1,5
2	Смуглянка	5,2±0,6	4,7±0,2	6,9±0,4	4,1±0,8
3	Носшпа 100	4,4±0,8	3,3±0,4	5,6±0,5	5,8±0,4
4	Зоряна Носівська	4,6±1,0	2,8±1,0	6,0±0,3	7,1±0,6
5	Ювівата 60	4,3±0,4	3,7±0,5	6,2±1,0	6,0±0,7
6	КС 1	5,0±0,4	4,1±0,6	6,7±1,2	4,9±0,4
7	КС 5	4,0±2,0	5,0±0,4	5,9±0,8	4,6±0,4
8	КС 14	4,2±2,1	3,8±1,8	7,4±2,0	5,4±0,6
9	КС 16	5,2±0,5	2,9±1,2	6,6±0,4	4,7±1,0
10	КС 17	4,0±0,8	3,1±1,4	7,1±0,6	5,1±1,2
11	КС 21	3,7±1,2	4,8±1,5	6,9±0,5	4,9±1,0
12	Л 41	4,6±0,5	3,6±0,6	5,7±0,5	5,6±1,4
13	Л 59	4,4±0,6	4,2±0,8	5,3±0,5	6,5±0,5
14	Л 34-95	4,5±1,0	5,3±0,4	6,4±1,0	4,1±2,4
15	Даушка	5,0±0,8	3,4±0,3	6,7±1,2	5,7±1,8

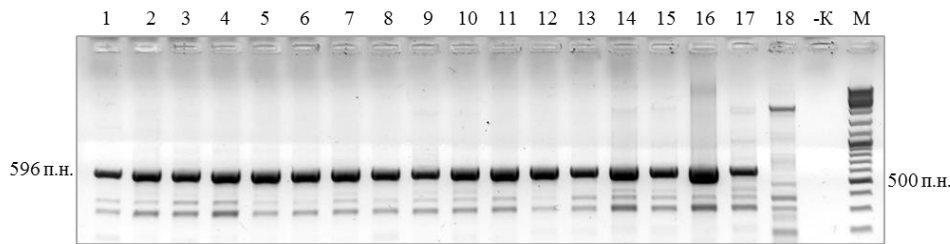


Рис. 1. Электрофореграма результатів ампліфікації з використанням алель-специфічних праймерів P25F/P25R (3A) сортів та ліній *Triticum aestivum* L.

Примітка: 1 – КС 1; 2 – Ювівата 60; 3 – КС 5; 4 – Л 41-95 – КС 14; 6 – КС 17; 7 – КС 16; 8 – Л 59; 9 – Зоряна Носівська; 10 – КС 21; 11 – Даушка; 12 – КС 7; 13 – Л 34-95; 14 – Дворянка; 15 – Трізо; 16 – Куяльник; 17 – Смуглянка; 18 – *Aegilops cylindrica*; -К – негативний контроль (без ДНК); М – маркер молекулярної маси GeneRuler™ DNA Ladder Mix

Fig. 1. Electroforegram of amplification results using allele-specific primer P25F / P25R (3A) of varieties and lines of *Triticum aestivum* L.

Note: 1- KC 1; 2 - Yuvivata 60; 3 - KC 5; 4 - L 41-95 - COP 14; 6 - KC 17; 7 - KC 16; 8 - l 59; 9 - Zoryana Nosivska; 10 - CS 21; 11 - Daushka; 12 - KC 7; - 13 L 34-95; 14 - Dvoryanka; 15 - Trizo; 16 - Kuyalnyk; 17 - Smuglyanka; 18 - *Aegilops cylindrica*; -K - negative control (without DNA); M - molecular weight marker GeneRuler™ DNA Ladder Mix

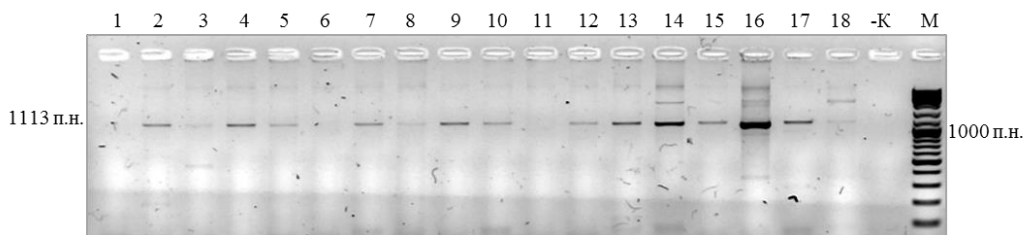


Рис. 2. Электрофореграма результатів ампліфікації з використанням алель-специфічних праймерів P21F/P21R (3A) сортів та ліній *Triticum aestivum* L.

Примітка: 1 – КС 1; 2 – Ювівата 60; 3 – КС 5; 4 – Л 41-95 – КС 14; 6 – КС 17; 7 – КС 16; 8 – Л 59; 9 – Зоряна Носівська; 10 – КС 21; 11 – Даушка; 12 – КС 7; 13 – Л 34-95; 14 – Дворянка; 15 – Трізо; 16 – Куяльник; 17 – Смуглянка; 18 – *Aegilops cylindrica*; -К – негативний контроль (без ДНК); М – маркер молекулярної маси GeneRuler™ DNA Ladder Mix

Fig. 2. Electroforegram of amplification results using allele-specific primer P21F / P21R (3A) varieties and lines *Triticum aestivum* L

Note: 1- KC 1; 2 - Yuvivata 60; 3 - KC 5; 4 - L 41-95 - COP 14; 6 - KC 17; 7 - KC 16; 8 - l 59; 9 - Zoryana Nosivska; 10 - CS 21; 11 - Daushka; 12 - KC 7; - 13 L 34-95; 14 - Dvoryanka; 15 - Trizo; 16 - Kuyalnyk; 17 - Smuglyanka; 18 - *Aegilops cylindrica*; -K - negative control (without DNA); M - molecular weight marker GeneRuler™ DNA Ladder Mix

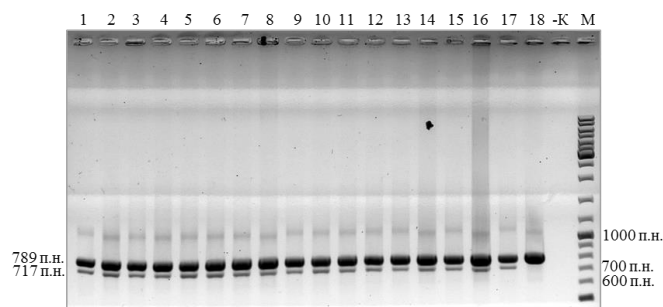


Рис. 3. Электрофореграма результатів ампліфікації з використанням алель-специфічних праймерів P18F/P18R (3B) сортів та ліній *Triticum aestivum* L.

Примітка: 1 – КС 1; 2 – Ювівата 60; 3 – КС 5; 4 – Л 41-95 – КС 14; 6 – КС 17; 7 – КС 16; 8 – Л 59; 9 – Зоряна Носівська; 10 – КС 21; 11 – Даушка; 12 – КС 7; 13 – Л 34-95; 14 – Дворянка; 15 – Трізо; 16 – Куяльник; 17 – Смуглянка; 18 – *Aegilops cylindrica*; -К – негативний контроль (без ДНК); М – маркер молекулярної маси GeneRuler™ DNA Ladder Mix

Fig. 3. Electroforegram of amplification results using allele-specific primer P18F/P18R (3B) varieties and lines *Triticum aestivum* L

Note: 1- KC 1; 2 - Yuvivata 60; 3 - KC 5; 4 - L 41-95 - COP 14; 6 - KC 17; 7 - KC 16; 8 - l 59; 9 - Zoryana Nosivska; 10 - CS 21; 11 - Daushka; 12 - KC 7; - 13 L 34-95; 14 - Dvoryanka; 15 - Trizo; 16 - Kuyalnyk; 17 - Smuglyanka; 18 - *Aegilops cylindrica*; -K - negative control (without DNA); M - molecular weight marker GeneRuler™ DNA Ladder Mix

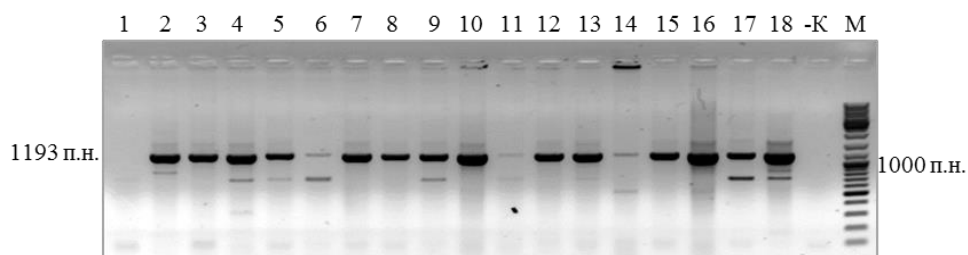


Рис. 4. Електрофореграма результатів ампліфікації з використанням алель-специфічних праймерів P20F/P20R (3D) сортів та ліній *Triticum aestivum* L.
Примітка: 1 – КС 1; 2 – Ювівата 60; 3 – КС 5; 4 – Л 41-95 – КС 14; 6 – КС 17; 7 – КС 16; 8 –Л 59; 9 – Зоряна Носівська; 10 – КС 21; 11 – Даушка; 12 – КС 7; 13 –Л 34-95; 14 –Дворянка; 15 – Трізо; 16 – Куяльник; 17 – Смуглянка; 18 – *Aegilops cylindrica*; -К – негативний контроль (без ДНК); М – маркер молекулярної маси GeneRuler™ DNA Ladder Mix

Fig. 4. Electroforegram of amplification results using allele-specific primer P20F/P20R (3D) varieties and lines *Triticum aestivum* L

Note: 1- KC 1; 2 - Yuvivata 60; 3 - KC 5; 4 - L 41-95 - COP 14; 6 - KC 17; 7 - KC 16; 8 - L 59; 9 - Zoryana Nosivska; 10 - CS 21; 11 - Daushka; 12 - KC 7; - 13 L 34-95; 14 - Dvoryanka; 15 - Trizo; 16 - Kuyalnyk; 17 - Smuglyanka; 18 - *Aegilops cylindrica*; -K - negative control (without DNA); M - molecular weight marker GeneRuler™ DNA Ladder Mix

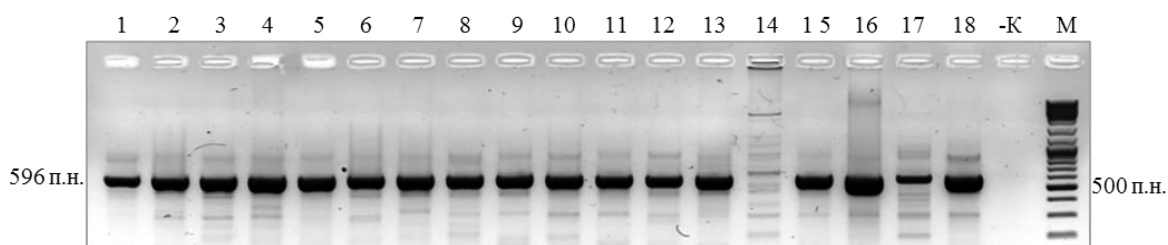


Рис. 5. Електрофореграма результатів ампліфікації з використанням алель-специфічних праймерів P22F/P25R (3D) сортів та ліній *Triticum aestivum* L.
Примітка: 1 – КС 1; 2 – Ювівата 60; 3 – КС 5; 4 – Л 41-95 – КС 14; 6 – КС 17; 7 – КС 16; 8 –Л 59; 9 – Зоряна Носівська; 10 – КС 21; 11 – Даушка; 12 – КС 7; 13 –Л 34-95; 14 –Дворянка; 15 – Трізо; 16 – Куяльник; 17 – Смуглянка; 18 – *Aegilops cylindrica*; -К – негативний контроль (без ДНК); М – маркер молекулярної маси GeneRuler™ DNA Ladder Mix

Fig. 5. Electroforegram of amplification results using allele-specific primer P22F/P25R (3D) varieties and lines *Triticum aestivum* L

Note: 1- KC 1; 2 - Yuvivata 60; 3 - KC 5; 4 - L 41-95 - COP 14; 6 - KC 17; 7 - KC 16; 8 - L 59; 9 - Zoryana Nosivska; 10 - CS 21; 11 - Daushka; 12 - KC 7; - 13 L 34-95; 14 - Dvoryanka; 15 - Trizo; 16 - Kuyalnyk; 17 - Smuglyanka; 18 - *Aegilops cylindrica*; -K - negative control (without DNA); M - molecular weight marker GeneRuler™ DNA Ladder Mix

Таким чином, аналіз одержаних нами результатів підтверджує, що наявні у стійких до водного дефіциту сорти та лінії *Triticum aestivum* L. мають наявні гени посухостійкості *Dreb*, володіють високою і середньою здатністю проростати на розчинах осмолітика за тиску 14-20 атм та характеризуються низкою морфобіологічних показників (сизий восковий наліт надземної фітомаси, щупле зерно, еректоїдність листя верхнього ярусу, тривала фотосинтетична здатність тощо).

Висновки. Таким чином, результати багаторічних досліджень з визначення адаптованих до стресових умов генотипів *Triticum aestivum* L. з використанням морфологічних, фізіологічних, молекулярно-генетичних методів діагностики дають змогу об'єктивно ідентифікувати генетичний матеріал на стійкість до умов недостатнього зволоження. Зокрема, дослідження

посухостійкості рослин на ювенільному етапі розвитку за проростанням зернівок на розчинах сахарози різного осмотичного тиску та проявом морфологічних ознак в польових умовах, а також генами посухостійкості *Dreb 1* дозволило виявити високий рівень поліморфізму вихідних зразків *Triticum aestivum* L. Такі генотипи як: Дворянка, Смуглянка, Зоряна Носівська, Л 41-95, Л 34-95, КС 21 мають високу посухостійкість і є перспективними для вирощування в зоні Центрального Лісостепу України періодично нестійкого зволоження, що характеризується частими посушливими осінніми та весняно-літніми періодами.

Список літератури:

1. B. Wei, R. Jing, C. Wang, J. Chen, X. Mao, X. Chang, J. Ji. *Dreb1* genes in wheat (*Triticum aestivum* L.): development of functional markers and gene mapping based on SNPs // Mol Breeding (2009) 23:13–22.

2. Johnson A. B., Denko N., Barton M. C. Hypoxia 1. Колесніченко О.В. та ін. Морфологічні та анатомічні особливості будови пагонів *Castanea sativa* Mill. в умовах ґрунтової посухи // Агроекологічний журнал. – 2010. – №4. – 84.
3. Mondini L., Nachit M., Pagnotta M. Allelic variants in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum) DREB genes conferring tolerance to abiotic stresses // Mol Genet Genomics. 2015. Vol. 290(2). P. 531.
4. Morran S. Improvement of stress tolerance of wheat and barley by modulation of expression of DREB/CBF factors // Plant Biotechnology Journal. – 2011. – Vol. 9. – P. 230.
5. Nakashima K., Shinwari., Sakuma Y. et al. Organization and expression of two Arabidopsis DREB 2 genes encoding DRE binding proteins involved in dehydration gene expression // Plant Mol. Biol. 2000. Vol. 42. P. 657–665.
6. Tardieu F. Virtual plants: modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit // Trends Plant Sci. – 2003. – Vol. 8 – P. 9–14.
7. Thudi M, Upadhyaya HD, Rathore A, Gaur PM, Krishnamurthy L, Roorkiwal M, et al. Genetic Dissection of Drought and Heat Tolerance in Chickpea through Genome-Wide and Candidate Gene-Based Association Mapping Approaches. 2014. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0096758>.
8. Варавкіна В., Таран Н. Інтенсивність ростових процесів проростків озимої пшениці (*Triticum aestivum*) різної селекції за умов високого осмотичного тиску // ВКНУ імені Тараса Шевченка. Серія Проблеми регуляції фізіологічних функцій та біологія. – К.: КНАУ ім. Т. Г. Шевченка, 2014. – №4. – С. 423–428.
9. Доспехова Б.А. Методика полевого опыта / за ред. Б. А. Доспехова. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
10. Дроздов С.Н. и др. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. – ВИР, 1988. – 226 с.
11. Ионова Е.В., Некрасов Е.И. Физиологические методы оценки засухоустойчивости сортов и линий озимой пшеницы // Зерновое хозяйство России. – 2013. – № 5. – С. 12–21.
12. Москалец Т.З., Москалец В.В., Ключевич М.М. Синекологічні аспекти формування високопродуктивних фітоценозів зернових і зернобобових ультур: монографія. – Херсон: Гринь Д.С., 2014. – 514 с.
13. Практикум по росту и устойчивости растений / Полевой В.В., Чиркова Т.В., Лутова Л.А. и др. – С.-Петербург, 2001. – 212 с.
14. Сісакян Н. М. <http://fizrast.ru/fotosintez/intensivnost/voda.html>.
15. Чугаєв С. В. та ін. Оцінка сортів пшениці м'якої озимої на посухостійкість у східній частині Лісостепу України // Вісник ЦНЗ АПВ Харківської області. 2013. – Вип. 14. – С. 154.

MORPHO-PHYSIOLOGICAL AND MOLECULAR GENETIC FEATURES OF TRITICUM AESTIVUM L. XEROMORPHYTY

T. Z. Moskalets, V. K. Rybalchenko

*The article presents the results of years of research to determine the morpho-physiological and molecular genetic features of xeromorphic cultivars and lines *Triticum aestivum* L. Research drought resistance of plants to the juvenile stage of germination caryopsides for sucrose solutions at different osmotic pressure and manifestation of morphological characters in the field, and genes drought DREB 1 resistance revealed a high level of polymorphism initial samples of wheat soft winter. Such genotypes as noblewoman, Dvorianka, Zoriana Nosivska, Л 41, Л 34-95, КС 21 have high drought tolerance and is looking to grow in the area of the central Forest-steppe of Ukraine periodically unstable wetting, characterized by frequent arid autumn and spring and summer.*

*Key words: *Triticum aestivum* L., genes of drought DREB 1, morpho-physiological characteristics.*

Одержано редколегією 05.05.2015