

УДК 575.113.3:577.2:633.11

## ЗВ'ЯЗОК МІЖ ГЕНАМИ КОРОТКОСТЕБЛОВОСТІ ТА МОРОЗОСТІЙКІСТЮ ОЗИМОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ

Г.О. ЧЕБОТАР, О.І. НАГУЛЯК, С.В. ЧЕБОТАР, І.І. МОЦНИЙ, Ю.М. СИВОЛАП

Селекційно-генетичний інститут—Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення Національної академії аграрних наук України  
65036 Одеса, Овідіопольська дорога, 3  
e-mail: s.v.chebotar@gmail.com

У лабораторних умовах досліджували морозостійкість ліній-аналогів озимої м'якої пшениці за генами короткостебловості (*Rht*). Показано, що наявність означених генів у генотипі не призводить до зменшення морозостійкості. Найбільш морозостійкими виявилися лінії — носії двох *Rht*-генів.

*Ключові слова:* *Triticum aestivum* L., гени короткостебловості, морозостійкість.

Реакції рослин на абіотичні стресори, такі як посуха, холод (охолодження і заморожування), засоленість ґрунту є основними чинниками, що обмежують генетичний потенціал урожайності, регулюють географічний розподіл рослин і мають критичні наслідки для сільського господарства. Морозостійкість озимої м'якої пшениці — одна з найважливіших ознак у селекційному процесі в умовах південного степу України. Згідно з даними праць [8, 30], зимові пошкодження пшениці відбуваються через замерзання рослинних тканин, у клітинах та міжклітинному просторі яких формуються кристали льоду, що заважають перебігу нормальних фізіологічних процесів.

Сьогодні активно досліджують функціонування генів, які зумовлюють морозостійкість рослин. Вивчають їх білкові продукти та взаємодії між білками, стресовими, регуляторними, транскрипційними факторами, а також регуляцію дії генів і метаболізм клітин. За даними праці [32], всі біохімічні процеси у клітинах рослин уповільнюються під час тривалої холодової експозиції. Щоб нівелювати несприятливу дію холоду, в рослинах відбувається каскад реакцій, серед яких індукція експресії транскрипційних факторів (ТФ) (CRBs, одним з яких є CBF), що активують розміщені після них гени та інші ТФ—CRT-зв'язані білки [20]. Експресія CRBs регулюється індуктором — ТФ ICE 1 (індуктор CBF експресії), який, імовірно, негативно контролюється E3-убіквітинзв'язувальним ферментом HOS1 [18, 34], що призводить до зміни генної експресії, а далі й до змін на біохімічному і фізіологічному рівнях, які підвищують морозостійкість рослин. Найпомітнішими серед цих змін є сповільнення або припинення росту рослин та накопичення кріозахисних молекул, насамперед проліну (Pro) і розчинних цукрів.

Експериментами з транскрипційного профілювання встановлено, що один із регуляторних шляхів, який активізується під дією холоду, включає CBF/DREB1 регулон [21, 27, 29, 33]. На думку Ачарда та

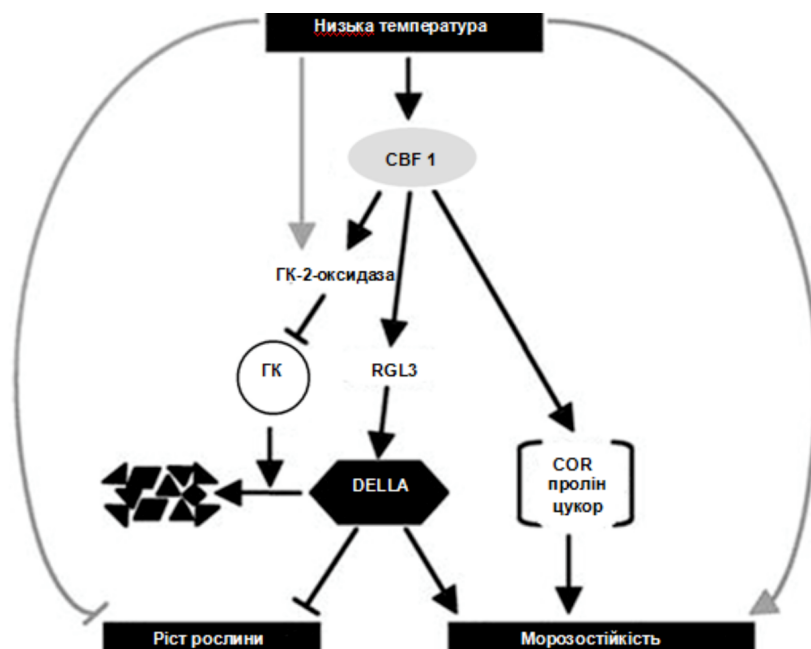


Рис. 1. Внесок DELLA-білків у CBF1-опосередковану регуляцію росту та морозостійкості (за [18])

співавт. [17], індукована низькою температурою експресія CBF1 гальмує ріст рослин пшениці принаймні частково через накопичення DELLA-протеїнів — білків родини ядерних репресорів росту, деградація яких стимулюється гібереловою кислотою (ГК). Під дією холоду та експресії CBF1 збільшується накопичення DELLA-білків унаслідок зменшення вмісту ГК шляхом стимуляції експресії генів, що інактивують ГК, наприклад гена ГК-2-оксидази (рис. 1) [18].

Відомо, що DELLA-білки у пшениці кодуються *Rht*-генами з четвертої групи хромосом. За наявності мутацій (алелі *Rht-B1b* та *Rht-D1b*), що призводять до формування стоп-кодонів у генах *Rht-B1* та *Rht-D1* [25], транслуються мутантні білки DELLA, стійкі до дії ГК [24], що виявляється у більшій короткостебловості рослин пшениці.

Серед локусів, розмішених на 10 з 21 хромосоми пшениці, залучених до детермінації ознаки «морозостійкість», найбільший ефект пов'язаний із хромосомами 5A і 5B [22]. Однак генетичний контроль морозостійкості забезпечується складним комплексом взаємодії генів, а накопичення DELLA-білків під дією холоду й за експресії CBF1 підштовхнуло нас до дослідження впливу алелів генів короткостебловості *Rht-B1* та *Rht-D1*, що кодують DELLA-протеїни, на розвиток рослин пшениці на стадії проростків під дією проморожування та гена *Rht8*, який не пов'язаний з DELLA-регуляцією.

Метою роботи було дослідження ефектів алелів ГК-нечутливих (*Rht-B1* та *Rht-D1*) генів короткостебловості та ГК-чутливого (*Rht8*) на морозостійкість пшениці м'якої озимої залежно від генетичного фону рекурентних сортів.

## Методика

Матеріалом для дослідження слугували короткостеблові лінії-аналоги, що різнилися за алелями генів короткостебловості: Кооператорка К-90,

Кооператорка К-70, Одеська 3 К-75, Одеська 51 К-73, Степняк 3, Степняк 2К, рекурентні батьки (Кооператорка, Одеська 3, Одеська 51, Степняк 1, Степняк 2), один із донорів *Rht*-генів (Краснодарський карлик 1). Лінії-аналоги створено у 1990-х роках В.В. Хангільдіним (СГІ—НЦНС, м. Одеса) схрещуванням із донорами генів короткостебловості — Одеська напівкарликова чи Краснодарський карлик 1 — та шестиразовим бекросуванням рекурентними формами [12]. У роботі ми використали зразок Карлик 1 (UA0102183) із Національного центру генетичних ресурсів рослин (Харків), бо не знайшли зразків насіння Краснодарського карлика 1, яке застосував В.В. Хангільдін для створення ліній. Лінії Степняк 1, Степняк 2 і Степняк 3 ми виділили з гетерогенного за морфологічними ознаками сорту Степняк за допомогою маркер-контрольованої селекції [5].

Алелі генів короткостебловості *Rht-B1*, *Rht-D1*, *Rht8* та чутливості до фотоперіоду *Ppd-D1* визначали за допомогою алельспецифічної ПЛР, як описали Чеботар та співавт. [13, 15]. Кооператорка, Одеська 3, Степняк 1 характеризувалися алелями *Rht8a Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b (aaab)*; Кооператорка К-90, Степняк 3, Одеська 51 — *Rht8c Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a (caaa)*; Степняк 2 — *Rht8x Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a (haaa)*; Кооператорка К-70, Одеська 51 К-73 — *Rht8c Rht-B1e Rht-D1a Ppd-D1a (ceaa)*; Одеська 3 К-75, Карлик 1 — *Rht8c Rht-B1b Rht-D1a Ppd-D1a (cbaa)*; Степняк 2К — *Rht8c Rht-B1a Rht-D1b Ppd-D1a (caba)*.

Для досліджень насіння отримували щороку в широкорядному та ділянковому посівах. Тестування морозостійкості проводили в трьох повторностях по 60 зерен. Морозостійкість вивчали прямим лабораторним способом — проморожуванням рослин у паперових рулонах за методом Гаврилова [2], який є вдосконаленням попередніх розробок [6, 7]. Перед проморожуванням рослини загартовували. Першу фазу загартовування проводили в морозильній камері КНТ-1 за температури +2...+4 °С й цілодобового освітлення інтенсивністю 3—5 клк протягом 30 діб [2], другу фазу — протягом 1 доби при —4 °С і 2 доби при —6 °С. Рівень морозостійкості визначали прямим проморожуванням у морозильних камерах КНТ-1 за температури —13 °С протягом 1 доби. Після проморожування й відтавання проростків зразки переносили до вегетаційної камери, обрізали листки на рівні 5—6 см від верхнього краю рулону і після відрощування протягом 12—15 діб візуально оцінювали за інтенсивністю відростання їх надземних органів та кореневої системи з подальшим підрахунком на 18—20-ту добу живих і загиблих рослин. Стійкість зразків до морозу визначали за часткою живих рослин (%) і візуально в балах за шкалою від 1 (мінімальна морозостійкість) до 5 (максимальна морозостійкість).

Оскільки дані, отримані у відсотках, характеризуються біноміальним розподілом, їх некоректно використовувати для обробки параметричними статистичними методами, тому ми перераховували ці дані в одиниці допоміжної величини  $\varphi$ -Фішера за формулою  $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{\%}$ , які придатні для обробки параметричними статистичними методами, бо підлягають нормальному розподілу [10]. Дані оцінювали методом двофакторного дисперсійного аналізу (ANOVA) за допомогою програмного пакета Statistica 7 (Statsoft 2005). Для дослідження впливу алелів генів короткостебловості *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1* на проростання в лабораторних умовах та морозостійкість проростків пшениці результати, отримані за п'ять років, було розділено на групи залежно від генетичного фону вихідного сорту. Окремо на кожному з наявних генетичних фонів вивчали вплив

комбінації алелів генів короткостебловості на досліджувані ознаки. Вірогідність різниць визначали за НІР відповідного рівня значущості для певного чинника або взаємодії, як рекомендовано в праці [3].

### Результати та обговорення

У попередніх дослідженнях [14, 16] за допомогою трифакторного дисперсійного аналізу вивчено прями та плейотропні ефекти генів короткостебловості й їхніх комплексів на агрономічно важливі ознаки на генетичному фоні відомих сортів півдня України в умовах Причорноморського степу.

У цій роботі за допомогою двофакторного дисперсійного аналізу виявлено вірогідний вплив чинників «рік» та «лінія», а також їх взаємодії на візуальну оцінку морозостійкості та лабораторну оцінку рослин, що вижили після проморожування за методикою Гаврилова [2] (табл. 1). Градації чинників «рік» та «лінія» вважали фіксованими. На лабораторну схожість впливала взаємодія чинників «рік» × «лінія».

Відомо, що рослини з насіння урожаю різних років реагують на проморожування по-різному через модифікаційну мінливість [4]. Частково ці відмінності пояснюють некондиційним станом насіння, тобто погана схожість корелює з низькою морозостійкістю. Отже, в роки низької схожості насіння морозостійкість буває меншою, що підтверджено на рослинах, вирощених у 2008 р., або навпаки, як у 2009 р. (рис. 2). Проте у 2011 р. схожість насіння була високою, а морозостійкість низькою (див. рис. 2). Тому мають бути інші чинники, які б пояснювали вплив на морозостійкість чинника «рік».

Лабораторна схожість ліній з одним і двома алелями короткостебловості не відрізнялася від ліній без алелів короткостебловості або була більшою (табл. 2). На генетичному фоні сорту Кооператорка вищою схожістю насіння характеризувалися лінії Кооператорка К-90 (*Rht8c*) та Кооператорка К-70 (*Rht8c Rht-B1e*), а на інших генетичних фонах (Одеська 3, Одеська 51, Степняк) лінії з одним і двома алелями та без алелів короткостебловості за схожістю насіння вірогідно не відрізнялися. Лише лінія Степняк 2 (*Rht8x*) мала меншу схожість, ніж її аналог з двома алелями короткостебловості — Степняк 2К (*Rht8c Rht-D1b*).

Виявлено порівняно низьку морозостійкість лінії сорту Кооператорка, створеного свого часу індивідуальним доббором із південної сор-

ТАБЛИЦЯ 1. Результати дисперсійного аналізу, отримані при дослідженні ліній-аналогів за п'ять років (2008–2012)

Ознака	Джерело варіації mS			
	«рік» (df = 4)	«лінія» (df = 12)	Взаємодія «рік» × «лінія» (df = 42)	Похибка (df = 118)
Лабораторна схожість	2,4	0,2	0,13*	0,04
Візуальна оцінка	15,1*	2,3*	0,7*	0,14
Вживаність після проморожування	12,1*	1,2*	0,4*	0,12

\*Достовірно за  $p = 0,001$ .

П р и м і т к а. Вірогідність впливу чинників «рік», «лінія» та їх взаємодії визначено за F-критерієм Фішера для відповідного чинника або взаємодії [3].

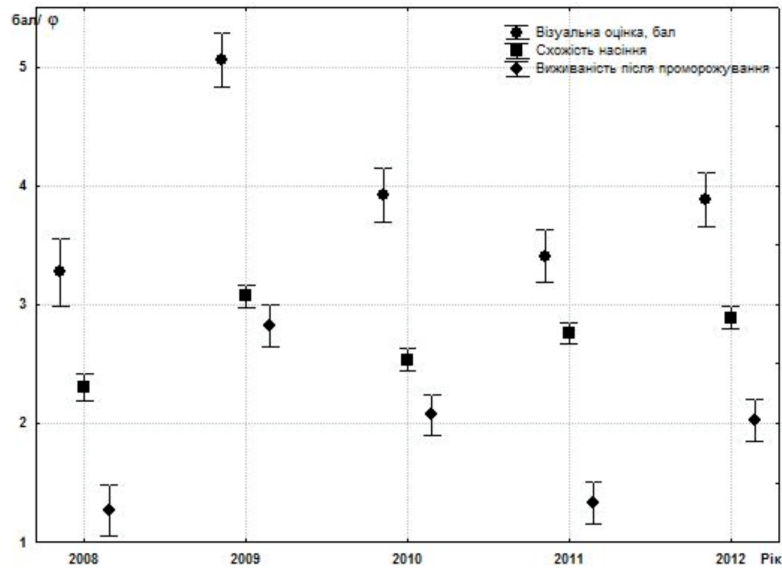


Рис. 2. Вплив чинника «рік» на схожість насіння, візуальну оцінку (бал) та виживаність рослин після проморожування (за довірчого інтервалу 95 %)

топопуляції Кримок, яка характеризувалась низькою морозостійкістю. Підтвердилась відносно висока морозостійкість відомих адаптивних сортів одеської селекції: Одеська 3, Одеська 51, Степняк (див. табл. 2).

У цілому вищу морозостійкість серед досліджених ліній мали дво-генні карлики — Кооператорка К-70 (*Rht8c Rht-B1e*), Одеська 3 К-75 (*Rht8c Rht-B1b*) і Степняк 2К (*Rht8c Rht-D1b*). Носії одного (*Rht8c*) та двох (*Rht8c Rht-B1e*) алелів короткостебловості за морозостійкістю вірогідно не відрізнялися на генетичному фоні сорту Одеська 51. Так само не було відмінностей між рекурентними формами без генів коротко-

ТАБЛИЦЯ 2. Середні значення схожості та морозостійкості сортів і ліній за роки дослідження (2008—2012)

Сорт, лінія	Лабораторна схожість		Візуальна оцінка морозостійкості, бал	Вживаність після проморожування	
	φ	%		φ	%
Кооператорка	2,52	90,7	3,4	1,75	59,1
Кооператорка К-90	2,74	96,1	3,7	1,83	63,0
Кооператорка К-70	2,79	97,0	4,5	2,40	87,0
Одеська 3	2,74	96,1	4,3	2,06	73,5
Одеська 3 К-75	2,82	97,5	4,2	2,19	79,0
Одеська 51	2,84	97,8	4,2	2,00	70,8
Одеська 51 К-73	2,78	96,8	4,0	1,88	65,2
Карлик 1*	2,62	93,4	3,4	1,23	33,3
Степняк 1**	2,74	96,1	4,0	2,03	72,2
Степняк 2**	2,62	93,4	3,5	1,62	52,5
Степняк 3**	2,68	94,8	3,4	1,52	47,5
Степняк 2К**	2,89	98,4	4,1	2,08	74,4
НІР <sub>0,01</sub>	0,21		0,4	0,33	

\*Досліджували протягом трьох років. \*\*Досліджували протягом чотирьох років.

стебловості (Кооператорка, Одеська 3, Степняк 1) та їх короткостебловими аналогами відповідно Кооператорка К-90 (*Rht8c*), Одеська 3 К-75 (*Rht8c Rht-B1b*) та Степняк 2К (*Rht8c Rht-D1b*). Водночас на генетичному фоні сорту Степняк носії алелів *Rht8x* (Степняк 2) та *Rht8c* (Степняк 3) характеризувалися меншою морозостійкістю, ніж високоросла форма (Степняк 1) і лінія з двома генами карликовості Степняк 2К.

Залежно від генетичного фону вихідного сорту визначали вплив тієї чи іншої комбінації алелів генів короткостебловості *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1* (чинника «генотип») на варіацію досліджених ознак. При обчисленні цього дисперсійного комплексу градації чинника «генотип» вважали фіксованими [8], оскільки вони відображають генотип лінії у вузькому розумінні — стосовно лише ідентифікованих *Rht*-генів, комбінація яких має логічну (регресійну) послідовність щодо детермінації висоти рослин зазначених ліній. Вплив чинника «рік» на всі ознаки був вірогідним на всіх генетичних фонах (табл. 3). Чинник «генотип» вірогідно впливав на досліджені ознаки на генетичних фонах сортів Кооператорка і Степняк. Взаємодія чинників «рік і генотип» робила істотний внесок у варіацію всіх ознак на генетичному фоні сорту Кооператорка, а також у варіацію ознак морозостійкості на фоні сортів Одеська 3, Степняк. Це свідчить про різноспрямовані вірогідні відмінності між середніми значеннями ознак у різні роки, що можна пояснити таким прикладом. Наявність генів короткостебловості в генотипі незалежно від

ТАБЛИЦЯ 3. Вплив чинників «рік» та «генотип» на досліджувані показники ліній озимої пшениці з використанням згрупованих за генетичним фоном вихідного сорту комбінацій алелів *Rht*-генів

Генетичний фон	Джерело варіації, mS				
	Ознака	«рік»	«генотип»	Взаємодія «рік» × «генотип»	Похибка
Кооператорка	<b>df</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>8</b>	<b>30</b>
Лабораторна схожість		0,78 <sup>*3</sup>	0,31 <sup>*3</sup>	0,1 <sup>*2</sup>	0,02
Візуальна оцінка		6,31 <sup>*3</sup>	4,28 <sup>*3</sup>	1,1 <sup>*3</sup>	0,13
Лабораторна морозостійкість		4,13 <sup>*3</sup>	1,89 <sup>*3</sup>	0,54 <sup>*2</sup>	0,13
Одеська 3	<b>df</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>20</b>
Лабораторна схожість		1,1 <sup>*3</sup>	0,05	0,09	0,06
Візуальна оцінка		3,44 <sup>*3</sup>	0,002	0,52 <sup>*2</sup>	0,11
Лабораторна морозостійкість		2,34 <sup>*3</sup>	0,13	0,34 <sup>*2</sup>	0,10
Одеська 51	<b>df</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>20</b>
Лабораторна схожість		0,42 <sup>*3</sup>	0,02	0,16 <sup>*1</sup>	0,04
Візуальна оцінка		3,11 <sup>*3</sup>	0,35	0,48	0,2
Лабораторна морозостійкість		3,42 <sup>*3</sup>	0,10	0,18	0,09
Степняк	<b>df</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>32</b>
Лабораторна схожість		1,1 <sup>*3</sup>	0,16 <sup>*1</sup>	0,08	0,05
Візуальна оцінка		8,01 <sup>*3</sup>	1,36 <sup>*3</sup>	0,29 <sup>*1</sup>	0,13
Лабораторна морозостійкість		4,95 <sup>*3</sup>	0,99 <sup>*3</sup>	0,44 <sup>*2</sup>	0,15

<sup>\*1</sup>Вірогідно за  $p = 0,05$ . <sup>\*2</sup>Вірогідно за  $p = 0,01$ . <sup>\*3</sup>Вірогідно за  $p = 0,001$ .

Примітка. Вірогідність впливу чинників «рік», «генотип» та їх взаємодії визначено за F-критерієм Фішера для відповідного чинника або взаємодії [3].

року дослідження завжди призводить до зменшення висоти рослин (це зменшення може бути різним, але висота завжди стає вірогідно меншою). Водночас вплив генів короткостебловості на морозостійкість в один із років може бути негативний, в інший рік під дією дещо інших умов середовища рослини, що різняться за наявністю генів короткостебловості, не відрізнятимуться за морозостійкістю, на третій рік вони навіть можуть перевершувати за морозостійкістю рослини без генів короткостебловості. Такі «різноспрямовані» відмінності за морозостійкістю у різні роки можуть бути зумовлені взаємодією генотипу із середовищем.

Рослини дикого типу (*aaab*) та носії *Rht8c* алеля (*caaa*) не відрізнялися за морозостійкістю на генетичному фоні сорту Кооператорка (див. табл. 2), що узгоджується з даними дослідження Файт та ін. [10], які довели відсутність впливу алелів гена *Rht8* на морозостійкість у сортів української й російської селекції та на рекомбінантно-інбредних лініях від схрещування Одеська 16 × Безоста 1. Лінія з двома генами *Rht8c Rht-B1e* була більш морозостійкою, ніж її аналоги. Навпаки, на генетичному фоні сорту Степняк меншою морозостійкістю характеризувалися лінії з *Rht8c* та *Rht8x* алелями, в той час як високорослі рослини (*aaab*) та двогенні карлики (*caba*) за цією ознакою не відрізнялися (див. табл. 2).

Для ліній на генетичному фоні сортів Одеська 3 та Одеська 51 вплив чинника «генотип» не був вірогідним для всіх ознак, тому об'єднання даних за цим чинником некоректне. Вони були об'єднані за принципом взаємодії чинників «рік» та «генотип», що виявляється в неоднозначній спрямованості впливу чинника «генотип» на досліджені ознаки в різні роки (табл. 4).

Лише у 2008 р. лінія без генів короткостебловості на генетичному фоні сорту Одеська 3 характеризувалася вірогідно меншими схожістю та морозостійкістю, ніж її короткостебловий аналог — Одеська 3 К-75 (*Rht8c Rht-B1b*). В інші роки відмінності між лініями були невірогідними, проте 2008 р. характеризувався найнижчим рівнем морозостійкості для них. Лінія Одеська 3 К-75 мала більшу морозостійкість, ніж її високоросла форма у 2008 та 2012 р.

На генетичному фоні сорту Одеська 51 лінія з *Rht8c Rht-B1e* алелями характеризувалась найнижчою схожістю насіння в 2011 р., її схожість була вірогідно нижчою, ніж високорослого аналога (див. табл. 4). Водночас у цей рік спостерігалася й найнижча морозостійкість для цієї лінії, що може бути пов'язано з некондиційним станом насіння. В інші роки відмінностей як за схожістю, так і за морозостійкістю рослин на цьому генотипі не виявляли.

Літературні дані підтверджують відсутність зв'язку між ГК-чутливим геном короткостебловості (*Rht8c*) та морозостійкістю через CBF регулон [11, 17]. Ген *Rht8c* не пов'язаний з ГК сигналізацією та синтезом DELLA-білків. У свою чергу, ГК-нечутливі гени короткостебловості *Rht-B1*, *Rht-D1* можуть бути залучені в адаптацію до низьких температур. Із мутантних алелів цих генів відбувається трансляція N-термінально скорочених DELLA-протеїнів, стійких до убіквітинації, опосередкованої ГК [25]. Серед досліджених ліній саме носії двох генів короткостебловості (наприклад, *Rht8c Rht-B1e* або *Rht8c Rht-D1b*), один з яких був ГК-нечутливим, характеризувалися вищими показниками морозостійкості за методикою Гаврилова [2]. Однак можливо, що вплив ГК-нечутливих генів

ТАБЛИЦА 4. Средние значения признаков для каждого з пяти років дослідження (2008—2012)

Алелі генів <i>Rht8</i> , <i>Rht-D1</i> , <i>Rht-D1</i> , <i>Ppd-D1</i>	Лабораторна схожість, ф					Візуальна оцінка, бал					Лабораторна морозостійкість, ф									
	08	09	10	11	12	08	09	10	11	12	08	09	10	11	12					
<i>aaab</i>	1,80	3,14	2,88	2,97	2,90	Одеська 3					3,13	5,13	4,40	4,24	4,38	0,97	3,14	2,45	1,82	1,92
<i>cbaa</i>	2,28	2,99	2,86	2,94	3,04	3,27	5,13	3,83	3,72	5,26	1,60	2,84	2,09	1,89	2,53					
НІР <sub>0,05</sub> *			0,40					0,56										0,54		
<i>saaa</i>	2,35	3,14	2,72	3,02	2,95	Одеська 51					3,00	5,27	4,33	3,80	4,69	0,96	2,84	2,31	1,53	2,35
<i>seaa</i>	2,63	3,14	2,63	2,44	3,07	3,73	4,80	4,02	3,04	4,41	1,14	2,56	2,48	0,88	2,35					
НІР <sub>0,05</sub>			0,37					0,75										0,66		

\*Розраховано як НІР взаємодії [3].



короткостебловості на морозостійкість є мінорним, тому не виявляється однаково в усі роки, а модифікується під дією умов навколишнього середовища.

Отже, наявність генів короткостебловості в генотипі рослин пшениці не призводить до зменшення морозостійкості, яку визначають за методом Гаврилова [2]. Частіше двогенні карлики є більш морозостійкими за своїх аналогів з одним або без *Rht*-генів. Це може бути пов'язано з накопиченням додаткових DELLA-протеїнів окрім тих, що спеціально накопичуються за експресії *CBF1* під дією низької температури. Більша кількість репресорів росту ефективніше уповільнює ріст і цим частково нівелює шкідливий вплив низьких температур. Відомо також про репресію біосинтезу ГК, яку спричинюють розчинні цукри [26, 28, 31]. У свою чергу, саме цукри накопичуються як кріозахисні молекули, що також уповільнює деградацію DELLA-протеїнів за участю ГК. Отже, хоча прямого впливу наявності генів короткостебловості на морозостійкість не виявлено, проте складність взаємозв'язків процесів росту, розвитку і пристосування рослин до умов навколишнього середовища не виключає опосередковану роль ГК-нечутливих генів короткостебловості в адаптації до низьких температур. Можливий також інший, досі не відомий шлях для участі DELLA-протеїнів у адаптації до низьких температур.

1. Гаврилов С.В. Морозостійкість проростків генотипів озимої пшениці в паперових рулонах при різних дозах мінерального підживлення // 36. наук. праць СГП—НЦНС. — 2002. — Вип. 2 (42). — С. 76—81.
2. Гаврилов С.В. Удосконалення прямих методів оцінки морозо- і зимостійкості в селекції озимої пшениці // Там само. — 2003. — Вип. 4 (44). — С. 100—105.
3. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. — М.: Колос, 1973. — 336 с.
4. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). — Кишинев: Штиинца, 1988. — 768 с.
5. Моцний І.І., Чеботар Г.О., Файт В.І. та ін. Дискримінація та характеристика за біологічними і агрономічними ознаками ліній сорту пшениці м'якої Степняк // Вісн. аграрної науки. — 2013. — Вип. 5. — С. 49—53.
6. Мусич В.Н. Об оценке озимых зерновых культур на морозостойкость в зоне Юго-западного селекцентра методом прямого промораживания // Экспресс-информ. Юго-западного селекцентра. — Одесса, 1976. — Вып. 1. — С. 157—164.
7. Надь М. Экспресс-метод определения относительной морозостойкости пшеницы путем промораживания проростков // Методы определения устойчивости к абиотическим факторам среды при селекции зерновых культур. — Радзиков, 1988. — С. 31—33.
8. Орлюк А.П., Гончарова К.В. Адаптивный і продуктивний потенціал пшениці. — Херсон: Айлант, 2002. — 275 с.
9. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. — Минск: Вышейш. шк., 1973. — 320 с.
10. Урбах В.Ю. Биометрические методы. — М.: Наука, 1964. — 415 с.
11. Файт В.И., Чеботарь С.В., Мокану Н.В., Пилипенко М.В. Эффекты аллелей гена *Rht8* по агрономическим признакам у озимой мягкой пшеницы в условиях степи юга Украины // Цитология и генетика. — 2007. — 41, № 2. — С. 30—36.
12. Хангильдин В.В. Создание аналогов старых селекционных сортов как метод консервации генов адаптивности для использования в селекции // Материалы II совещания «Изогенные линии и генетические коллекции». — Новосибирск: ИЦИГ СО РАН, 1993. — 194 с.
13. Чеботар Г.О., Моцний І.І., Чеботар С.В., Сиволап Ю.М. Вплив алелів генів короткостебловості та гена *Ppd-D1* на агрономічні ознаки м'якої пшениці // 36. наук. праць СГП—НЦНС. — 2010. — Вип. 16 (56). — С. 148—160.
14. Чеботарь Г.А., Моцный И.И., Чеботарь С.В., Сиволап Ю.М. Прямые эффекты генов короткостебельности на генетическом фоне известных сортов пшеницы юга Украины // Цитология и генетика. — 2012. — 46, № 6. — С. 44—52.
15. Чеботарь Г.А., Чеботарь С.В., Моцный И.И. и др. Молекулярно-генетический анализ линий-аналогов мягкой пшеницы, различающихся по высоте растений // Вестн. Одес. нац. ун-та. — 2009. — 14, вып. 8. — С. 61—71.

16. Чеботар Г.О. Алелі генів короткостебловості *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1*, нечутливості до фотоперіоду *Ppd-D1* м'якої пшениці та їх ефекти на агрономічні ознаки: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Одеса, 2012. — 21 с.
17. Achard P., Genschik P. Releasing the brakes of plant growth: how GAs shutdown DELLA proteins // J. Exp. Bot. — 2009. — **60**, N 4. — P. 1085—1092.
18. Achard P., Gong F., Cheminant S. et al. The cold-inducible CBF1 factor-dependent signaling pathway modulates the accumulation of the growth-repressing DELLA proteins via its effect on gibberellin metabolism // Plant Cell. — 2008. — **20** (8). — P. 2117—2129.
19. Beck E.H., Fettig S., Knake C. et al. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress // J. Biosciences. — 2007. — **32**. — P. 501—510.
20. Browse J., Xin Z. Temperature sensing and cold acclimation // Curr. Opin. Plant Biol. — 2001. — **4**. — P. 241—246.
21. Fowler S., Thomashow M.F. Arabidopsis transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway // Plant Cell. — 2002. — **14**. — P. 1675—1690.
22. Galiba G., Pecchioni N., Vagujfalvi A. et al. Localization of QTLs and candidate genes involved in the regulation of frost resistance in cereals // Proc. of the Intern. Congr. «In the Wake of the Double Helix: From the Green Revolution to the Gene Revolution» (27—31 May 2003). — Bologna, Italy. — P. 253—266.
23. Gilmour S.J., Fowler S.G., Thomashow M.F. Arabidopsis transcription activators CBF1, CBF2 and CBF3 have matching functional activities // Plant Mol. Biol. — 2004. — **54**. — P. 767—781.
24. Peng J., Carol P., Richards D.E. et al. The Arabidopsis GAI gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses // Genes Dev. — 1997. — **11**. — P. 3194—3205.
25. Peng J.R., Richards D.E., Hartley N.M. et al. «Green revolution» genes encode mutant gibberellin response modulators // Nature. — 1999. — **400**. — P. 256—261.
26. Perata P., Matsukura C., Vernieri P., Yamaguchi J. Sugar repression of a gibberellin-dependent signaling pathway in barley embryos // Plant Cell. — 1997. — **9**. — P. 2197—2208.
27. Rabbani M.A., Maruyama K., Abe H. et al. Monitoring expression profiles of rice genes under cold, drought, and high-salinity stresses and abscisic acid application using cDNA microarray and RNA Gel-Blot analyses // Plant Physiol. — 2003. — **133**. — P. 1755—1767.
28. Radley M. The effect of the endosperm on the formation of gibberellins in barley embryos // Planta. — 1967. — **86**. — P. 218—223.
29. Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways // Curr. Opin. Plant Biol. — 2000. — **3**. — P. 217—223.
30. Sleper D.A., Poehlman J.M. Breeding Field Crops 5<sup>th</sup> edition. — Blackwell Publishing, 2006. — 424 p.
31. Smith M.T., Briggs D.E. Externally applied gibberellic acid and  $\alpha$ -amylase formation in grains of barley (*Hordeum disticbon*) // Phytochemistry. — 1980. — **19**. — P. 1025—1033.
32. Stitt M., Hurry V. A plant for all seasons: alterations in photosynthetic carbon metabolism during cold acclimation in Arabidopsis // Curr. Opin. Plant Biol. — 2002. — **5**. — P. 199—206.
33. Thomashow M.F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes regulatory mechanisms // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1999. — **50**. — P. 571—599.
34. Viswanathan C., Zhu J.-K. Molecular genetic analysis of cold-regulated gene transcription // Phil. Trans. Royal. Soc. Lond. B. Biol. Sci. — 2002. — **357**. — P. 877—886.

Отримано 20.09.2013

СВЯЗЬ МЕЖДУ ГЕНАМИ КОРОТКОСТЕБЕЛЬНОСТИ И МОРОЗОСТОЙКОСТЬЮ  
ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Г.А. Чеботарь, О.И. Нагуляк, С.В. Чеботарь, И.И. Моцный, Ю.М. Сиволап

Селекционно-генетический институт—Национальный центр семеноведения и сортоизучения Национальной академии аграрных наук Украины, Одесса

В лабораторных условиях исследовали морозостойкость линий-аналогов озимой мягкой пшеницы по генам короткостебельности (*Rht*). Показано, что наличие указанных генов в генотипе не приводит к уменьшению морозостойкости. Наиболее морозостойкими оказались линии — носители двух *Rht*-генов.

Г.А. ЧЕБОТАРЬ, О.И. НАГУЛЯК, С.В. ЧЕБОТАРЬ, И.И. МОЦНЫЙ, Ю.М. СИВОЛАП

THE RELATIONSHIP BETWEEN DWARFING GENES AND FROST RESISTANCE OF  
BREAD WINTER WHEAT

*G.O. Chebotar, O.I. Nagulyak, S.V. Chebotar, I.I. Motsnyy, Yu.M. Sivolap*

Plant Breeding and Genetics Institute—National Center of Seed and Cultivar Investigations  
National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine  
3 Ovidiopolska road, 65036, Odesa, Ukraine

The frost resistance of winter bread wheat lines-analogues with dwarfing genes were investigated in the laboratory conditions. Existence of the dwarfing genes in the genotype does not lead to a decrease in frost resistance, on the contrary the most frost resistant lines carried two dwarfing genes.

*Key words:* *Triticum aestivum* L., dwarfing genes, frost resistance.