

УДК 577.28.17/575.224.22(633.11):504.054

АНАЛІЗ ГЛІАДИНКОДУВАЛЬНИХ ЛОКУСІВ У МУТАНТНИХ РОСЛИН ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ, ІНДУКОВАНИХ ТЕХНОГЕННИМ ЗАБРУДНЕННЯМ ПРИРОДНОГО СЕРЕДОВИЩА

Р.А. ЯКИМЧУК

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: peoplenature@rambler.ru*

Проаналізовано алельний склад гліадинкодувальних локусів мутантних рослин *Triticum aestivum* L., індукованих техногенним забрудненням навколишнього середовища. Виявлено молекулярно-генетичні зміни в блоках компонентів алелів локусів Gli-1B, Gli-1D, Gli-2A, Gli-2B, Gli-2D, Gli-2-1A. Найбільшим поліморфізмом за алельним складом характеризувався локус Gli-2D 6-ї гомеологічної групи хромосом. Незважаючи на значні зміни у морфології й тривалості періоду вегетації досліджуваних мутантів, частина з них за основними гліадинкодувальними локусами мала однаковий генотип із вихідним сортом, що потребує додаткових молекулярно-генетичних досліджень для встановлення механізмів індукування у рослин видимих спадкових змін.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., техногенне забруднення, мутації, білкові маркери, гліадинкодувальні локуси.

В умовах нинішньої ситуації широкомасштабного забруднення навколишнього середовища, яке характеризується багатокомпонентним складом, комплексною динамікою потрапляння, розподілу та взаємодії токсикантів у середовищах і живих організмах, отримати коректні оцінки їх генетичних наслідків лише за результатами інструментального аналізу стало практично неможливим. Значно підвищити ефективність визначення мутагенної активності чинників природного середовища можна шляхом розробки й використання на практиці чутливих і надійних методів біотестування. Вони дають змогу встановити рівень небезпеки існуючого забруднення для геному живих організмів і доповнюють інструментальні методи аналізу проб ґрунту, води, донних відкладів, повітря даними про інтегральну генотоксичність з урахуванням усієї сукупності взаємодій досліджуваних чинників [7, 21]. Методи біоіндикації й біотестування для оцінювання активності фізичних і хімічних мутагенних забруднювачів мають бути швидкими у виконанні, низьковитратними, методично простими [2, 20, 22].

Об'єктами особливої уваги і вивчення на сьогодні стали віддалені генетичні наслідки комбінованого впливу мутагенів забруднених територій на біоту. Значні можливості у вивченні цієї проблеми відкриваються в разі використання біологічного контролю на основі цитогенетичних методів аналізу та обліку видимих спадкових морфологічних змін окремих організмів і цілих популяцій [23]. Цитогенетичні методи досліджен-

ня з початку ХХ ст. широко використовують для оцінювання мутаційних подій у соматичних клітинах рослинних і тваринних організмів, а з 1986 р. метод визначення частоти хромосомних аберацій був прийнятий у рекомендаціях МАГАТЕ як офіційний метод біологічної дозиметрії [1, 10, 29].

Деякі дослідники вважають, що хромосомні перебудови можуть слугувати опосередкованим показником генних мутацій. Однак на сьогодні виявлено речовини, за дії яких на живі організми позитивна кореляція між рівнями хромосомних аберацій і генних мутацій не спостерігається [13], тому тестом мутагенності речовин на організменому рівні є видимі мутації. Один із їх видів — хлорофільні мутації, на думку багатьох дослідників [5, 11, 30], можуть слугувати самостійним показником ефективності мутагенної дії того чи іншого чинника. Оскільки у пшениці частота хлорофільних мутацій низька, їх можна використовувати лише як попередній тест для оцінювання дії мутагену, а для отримання вичерпної інформації потрібен повний аналіз усіх видимих мутаційних подій [13, 14]. Однак досі залишається недостатньо дослідженим питання ідентифікації генів, що контролюють цілу низку ознак озимої м'якої пшениці. Водночас окремі з них — регуляторні гени — здатні контролювати експресію десятків генів, тому одна-єдина мутація в послідовності гена, який контролює транскрипційний фактор, може призводити до значних змін фенотипу [6].

Для вивчення проблемних питань мутаційної мінливості рослин необхідні детальні молекулярно-генетичні дослідження, які були впроваджені в лабораторну практику в 1970-х роках. Білкові маркери відіграли значну роль у вивченні генетики сільськогосподарських рослин і генетичних наслідків радіаційного забруднення навколишнього середовища внаслідок аварії на Чорнобильській АЕС [4, 8, 28]. Проте з відкриттям полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) та переходом на ДНК-маркери їх практичне застосування значно скоротилося. Недоліками білкових маркерів можна вважати порівняно низький поліморфізм, який вони забезпечують, і залежність компонентного складу ізоферментів від стадії розвитку рослин та їх фізіологічного стану. Однак для злакових культур, зокрема для пшениці, найзручнішими маркерами залишаються запасні білки ендосперму, електрофоретичний спектр яких унікальний для кожного виду, сорту, лінії, не залежить від умов вирощування, тривалості зберігання зерна [19, 31], а їх мінливість, що зумовлена низьким тиском природного добору, є зручним інструментом дослідження особливостей молекулярних механізмів генетичної відповіді на зовнішні стреси [12].

Стабільність гліадинкодувальних локусів дає змогу використовувати процеси формування генетичної мінливості й генетичної різноманітності пшениці, оцінювати генетичну варіабельність та її динаміку в часі, проводити моніторинг генетичної мінливості. Деталізований двовимірний електрофорез дає можливість ідентифікувати у зерновому протеомі щонайменше 3 тис. білків. Оцінка ж зернового протеому за аналізом транскриптів прогнозує існування 8—10 тис. білків [26]. У зв'язку з цим із використанням електрофоретичних спектрів гліадинів теоретично можна виділити й ідентифікувати більш як мільйон генотипів [15, 36]. Білки є первинними продуктами генів, які можуть маркувати власне сам ген, хромосому і геном, а також вид, сорт чи лінію, що включають цей ген [18]. Оскільки гени розміщуються в різних локусах

хромосом і в цілому утворюють геном, за білковими маркерами ідентифікованих генів можна отримати інформацію про генотип рослини і встановити молекулярні механізми індукування видимих мутацій.

Метою досліджень був аналіз алельного складу гліадинкодуювальних локусів мутантних рослин озимої пшениці, індукованих техногенним забрудненням навколишнього середовища.

Методика

Об'єктами дослідження обрано мутантні рослини озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сортів Альбатрос одеський і Зимоярка, індуковані в 2011—2013 рр. радіонуклідними забрудненнями ґрунту ближньої зони відчуження Чорнобильської АЕС та хвостосховища «Сухачівське, секція 1»; забрудненнями ґрунту іонами важких металів (за 5 км від Бурштинської ТЕС, у межах промислових зон ЗАТ «Луганські акумулятори», поблизу вул. Б. Хмельницького м. Костянтинівки); пестицидами (сховище заборонених і непридатних для використання пестицидів с. Джурин, старий яблуневий сад Інституту зрошувального садівництва ім. М.Ф. Сидоренка НААН України м. Мелітополь); токсичними відходами (полігон токсичних відходів ТОВ «Оріана Галев» м. Калуш).

Електрофорез гліадинів ендосперму зерна проводили за методом ISTA в модифікації Поперелі [16] в 10 %-му поліакриламідному гелі (ПААГ) в кислому середовищі (рН 4,0) за наявності 7 М сечовини з використанням гліцин-оцтового буферу. В 1 л буферу містилось 4 мл оцтової кислоти і 0,4 г гліцину. Для отримання розчину гліадину подрібнене зерно вміщували в пробірку типу Еппендорф місткістю 1,5 мл і додавали 250 мкл 70 %-го розчину етанолу. Вміст пробірки інтенсивно перемішували й екстрагували протягом 12 год.

Перед нанесенням на гель 50 мкл спиртового розчину гліадину з кожної пробірки переносили в чисту пробірку, додавали 50 мкл розчину, в 1 л якого містилось 0,5 моль оцтової кислоти, 8 моль сечовини і 0,001 % піроніну Y. 20—25 мкл отриманої суміші вносили в кишені, сформовані на пластинці ПААГ. Електрофорез проводили протягом 30 хв за напруги 150 В, потім упродовж 4—5 год — за напруги 500 В. Гелі фарбували протягом 8 год сумішшю барвника Кумасі R-250, ацетону, оцтової та трихлороцтової кислот. Надлишок фарби відмивали водопровідною водою.

Алелі гліадинкодуювальних локусів ідентифікували відповідно до символіки позначень Поперелі [16].

Результати та обговорення

Найвищий стан генетичного поліморфізму за алельним складом серед світового сортименту пшениці встановлено для гліадинкодуювальних локусів Gli-1 і Gli-2. Генетична варіабельність за цими локусами має найширші межі серед усіх відомих на сьогодні та вивчених білкових і ферментних систем. Лише за електрофоретичним складом гліадинів у світовій колекції майже не трапляються сорти пшениці, які б були абсолютно ідентичними [17, 33]. Гліадини, що містяться в зерні пшениці, є гетерогенними білками, які знаходяться у формі мономерного ланцюга, формують близько 50 % білка зерна і за молекулярною масою в поліакриламідному гелі мають 4 різні форми (α -гліадин, β -гліадин, γ -гліадин,

ω -гліадин) [17]. Усі гліадини вважаються мономерами, хоча в них можуть бути дисульфідні зв'язки (ω -гліадин), а також внутрішньоланцюгові дисульфідні зв'язки [34, 35].

На основі електрофореграм гліадинкодуювальних локусів було ідентифіковано блоки компонентів алелів гліадинів 16 мутантних рослин пшениці м'якої озимої сорту Альбатрос одеський і 4 мутантів сорту Зимоярка. Ідентифікацію мутантних зразків здійснено на основі гліадинкодуювальних локусів Gli-1A, Gli-1B, Gli-1D, Gli-2A, Gli-2B, Gli-2D, Gli-2-1A (таблиця). Незважаючи на значні зміни в морфології й тривалості періодів вегетації мутантів, частина з них за гліадинкодуювальними локусами мала однаковий генотип із вихідним сортом. Так, спектри запасних білків мутантних зразків сорту Альбатрос одеський № 168/15 (низькорослий, пізньостиглий), № 266/15 (середньоранній), № 373/15 (високорослий, відсутність воскової поволоки), № 513/15 (високорослий, інтенсивний ріст, середньоранній), № 591 (низькорослий, скверхедний колос), № 628/15 (напівкарлик), № 705/15 (напівкарлик, щільний циліндричний колос) були ідентичні спектрам вихідного сорту: Gli-1A4, Gli-1B1, Gli-1D4, Gli-2A4, Gli-2B2, Gli-2D3, Gli-2-1A3. За електрофоретичним спектром гліадинів не відрізнялись від вихідної форми мутанти сорту Зимоярка № 1000/15 (спельтоїдний остистий колос, пізньостиглий) і № 1021/15 (антоціанові колоскові луски): Gli-1A5, Gli-1B4, Gli-1D1, Gli-2A1, Gli-2B1, Gli-2D2, Gli-2-1A1. Відсутність у досліджуваних зразків мутацій за основними локусами, що контролюють синтез гліадинів, може бути пов'язана з можливістю їх виникнення в інших гліадинкодуювальних локусах (Gli-5A, Gli-5B, Gli-6 (Gli-6A), Gli-7 (Gli-7D)) [32] чи локусах, які кодують низькомолекулярні і високомолекулярні глютеніни [24]. Аналогічні результати, отримані в результаті молекулярно-генетичного вивчення соматоклональних ліній пшениці, що різнилися за значними морфологічними змінами, продуктивністю і строками дозрівання [3], автори пояснили можливістю внеску у формування фенотипу соматоклонів епігенетичної мінливості. За даними автора праці [18], зміни можуть стосуватися генетичних факторів генної експресії, що регулюють накопичення білка в зерні пшениці.

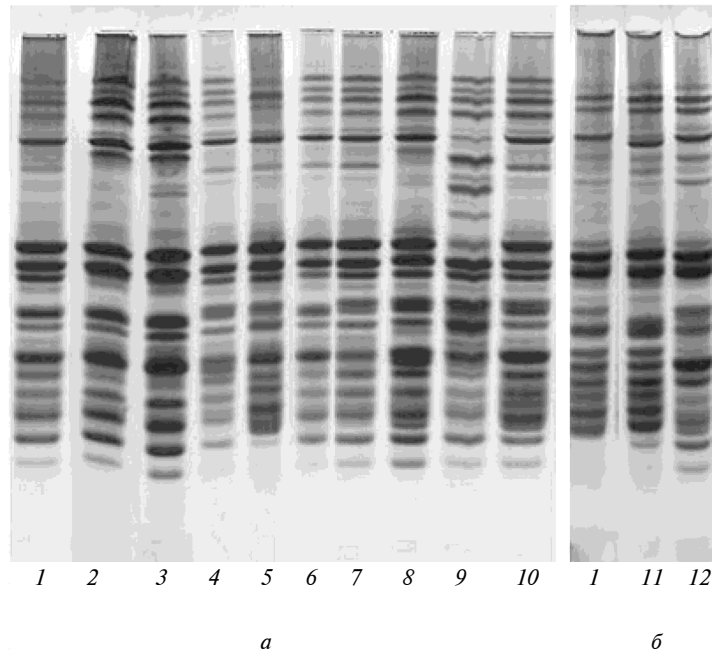
Гени гліадинів мають універсальні структурні особливості: наявність повторюваного домену чи доменів та одного або двох поліглутамінових доменів. Такі домени складаються з великої кількості тринуклеотидних повторень CAA або CAG, що кодують глутамін [25]. Повторення триплетів у поліглутаміновому домені утворюють внутрішньогенні мікросателіти. Як відомо, мікросателітні послідовності можуть спричинювати проходження нерівного кросинговеру, а також проковзування полімераз при реплікації, що є основним джерелом мутацій у мікросателітних локусах [27]. Такі мутації можуть зумовлювати зміни у послідовностях гліадинових генів, що виражається в їх поліморфізмі [12]. У низці досліджених мутантів, індукованих техногенним забрудненням навколишнього середовища, виявлено мутації в окремих локусах генів запасних білків. У мутантних зразків сорту Альбатрос одеський у переважній більшості спадкові зміни стосуються компонентів блоків алелів гліадинкодуювального локусу Gli-2D (рисунок, а). Зокрема у мутантів № 416/15 (високорослий, скверхедний колос із деформованими остями) і № 511/15 (високорослий, пізньостиглий, довгий колос, листок, що стирчить) виявлено алель Gli-2D2; у зразка № 873/15 (довгий нещільний колос) — алель Gli-2D4; у мутантів № 893/15 (високорослий, інтенсивний

АНАЛІЗ ГЛІАДИНКООДИРУЮЩИХ ЛОКУСОВ

Генетичні формули за гліадинкодуючими локусами мутантів озимої пшениці, індукованих техногенним забрудненням навколишнього середовища

Селекційний номер	Походження мутанта	Генотип за гліадинкодуючими локусами						
		Gli-1A	Gli-1B	Gli-1D	Gli-2A	Gli-2B	Gli-2D	Gli-2-1A
Альбатрос одеський								
2955/15	Вихідний сорт (контроль)	4	1	4	4	2	3	3
173/15	5 км від Бурштинської ТЕС	4	1	4	4	2	3	1
168/15	Те саме	4	1	4	4	2	3	3
266/15	« «	4	1	4	4	2	3	3
308/15	« «	4	1	4	4	2	3	1
373/15	Сховище, с. Джурин	4	1	4	4	2	3	3
416/15	Те саме	4	1	4	4	2	2	3
511/15	« «	4	1	1	1	2	2	3
513/15	« «	4	1	4	4	2	3	3
591/15	Сховище ТОВ «Оріана Галев», м. Калуш	4	1	4	4	2	3	3
628/15	Те саме	4	1	4	4	2	3	3
687/15	« «	4	1	4	3	1	3	3
705/15	« «	4	1	4	4	2	3	3
873/15	Рекультивована ділянка сховища ТОВ «Оріана Галев», м. Калуш	4	1	4	4	2	4	3
893/15	Те саме	4	1	4	4	2	1	1
965/15	Яблуневий сад, м. Мелітополь	4	1+3	4	4	2	1	3
967/15	с. Чистоголівка	4	1	4	4	2	1	3
Зимоярка								
2975/15	Вихідний сорт (контроль)	5	4	1	1	1	2	1
3906/14	Яблуневий сад, м. Мелітополь	5	1	1	1	1	3	1
7148/13	Хвостосховище «Сухачівське, секція 1»	5	4	1	3	2	2	1
1000/15	вул. Б. Хмельницького, м. Костянтинівка	5	4	1	1	1	2	1
1021/15	ЗАТ «Луганські акумулятори»	5	4	1	1	1	2	1

ріст, пізньостиглий, відсутність воскової поволоки, нещільний колос), № 965/15 (напівостистий скверхедний колос, інтенсивний ріст) та № 967/15 (напівостистий довгий нещільний колос, інтенсивний ріст, середньоранній) ідентифіковано алель Gli-2D1. Серед досліджуваних зразків сорту Зимоярка в мутанта № 3906/14 (напівостистий нещільний колос) (див. рисунок, б) виявлено алель Gli-2D3.



Електрофореграми гліадинів зерна мутантних рослин озимої пшениці сортів Альбатрос одеський (а) та Зимоярка (б), індукованих техногенним забрудненням навколишнього середовища:

1 — контроль; 2 — № 173/15 (Gli-2-1A1); 3 — № 308/15 (Gli-2-1A1); 4 — № 416/15 (Gli-2D2); 5 — № 511/15 (Gli-1D1, Gli-2A1, Gli-2D2); 6 — № 687/15 (Gli-2A3, Gli-2B1); 7 — № 873/15 (Gli-2D4); 8 — № 893/15 (Gli-2D1, Gli-2-1A1); 9 — № 965/15 (Gli-1B1+3, Gli-2D1); 10 — № 967/15 (Gli-2D1); 11 — № 3906/14 (Gli-1B1, Gli-2D3); 12 — № 7148/13 (Gli-2A3, Gli-2B2)

Деякі мутанти відрізнялись від вихідного сорту мутаціями блоків алелів одразу кількох локусів запасних білків. У переважній більшості вони стосувались гліадинкодуювальних локусів 6-ї гомеологічної групи хромосом. Так, зразки № 511/15 і № 687/15 сорту Альбатрос одеський включають мутантні алелі відповідно Gli-1D1, Gli-2A1, Gli-2D2 та Gli-2A3, Gli-2B1. У мутантної форми № 965/15, що характеризується інтенсивним ростом і напівостистим скверхедним колосом, разом зі зміною в локусі Gli-2D в гліадиновому спектрі в межах локусу Gli-1B виявляється гетерозиготність (1+3). Мутації відразу в кількох гліадинкодуювальних локусах виявлено також і в мутантів сорту Зимоярка. Зокрема зразок № 3906/14 (напівостистий нещільний колос) відрізнявся від вихідного сорту наявністю алелів Gli-1B1, Gli-2D3, а зразок № 7148/13 (скверхедний остистий колос) — наявністю алелів Gli-2A3, Gli-2B2.

Нарівні з гліадинкодуювальним локусом Gli-1A виявлено локус Gli-2-1A, який локалізується також в 1A хромосомі [9]. Генотипи окремих мутантних зразків, такі як № 173/15 (короткий щільний колос, широкий листок) та № 308/15 (низькорослий, короткий скверхедний колос, пізньостиглий), відрізняються від рослин вихідного сорту Альбатрос одеський за локусом Gli-2-1A і включають алель Gli-2-1A1, а мутант № 893/15 одночасно включає алелі Gli-2D1, Gli-2-1A1.

Отже, в результаті електрофоретичного вивчення запасних білків мутантних зразків пшениці м'якої озимої, що індуковані хронічним впливом техногенних мутагенних чинників навколишнього середовища,

виявлено молекулярно-генетичні зміни в блоках компонентів алелів гліадинкодуювальних локусів Gli-1B, Gli-1D, Gli-2A, Gli-2B, Gli-2D, Gli-2-1A. Найбільшим поліморфізмом за алельним складом характеризувався локус Gli-2D 6-ї гомеологічної групи хромосом. Найменшу кількість алельних варіацій ідентифіковано в гліадинкодуюальному локусі Gli-1D 1-ї гомеологічної групи хромосом. Відсутність генетичних змін у локусі Gli-1A досліджуваних мутантних зразків пшениці може свідчити про його низьку мутабельність в умовах техногенного забруднення природного середовища. Незважаючи на значні зміни у морфології й тривалості періодів вегетації досліджуваних мутантів, частина з них за основними гліадинкодуювальними локусами мала однаковий генотип із вихідним сортом, що потребує додаткових молекулярно-генетичних досліджень для встановлення механізмів індукування у рослин видимих спадкових змін.

1. Бебешко В.Г., Базыка Д.А., Логановский К.Н. Биологические маркеры ионизирующих излучений // Укр. мед. часопис. — 2004. — № 1. — С. 85—104.
2. Берестина А.В., Рассказова М.М., Чиж Т.В. Использование *Lemna minor* L. в качестве тест-объекта для оценки химического и радиационного загрязнения // Междунар. конф. «Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных сред». Тез. докл. (Москва, 4—6 февраля 2013). — М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2013. — С. 22.
3. Бишимбаева Н.К., Амирова А.К., Парменова А.К. и др. Исследование соматональных линий пшеницы при помощи биохимических маркеров, характеризующих генотип // KazNU Bulletin. Biology series. — 2012. — 55, № 3. — С. 37—40.
4. Вдовиченко Ж.В., Васильківський С.П. Білкові та ДНК-маркери у сучасній селекції рослин // Матеріали III Міжнар. наук.-практ. конф., присвяченої 15-річчю створення Українського інституту експертизи сортів рослин «Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку» (Київ, 7 червня 2017). — Вінниця: Нілан-ЛТД, 2017. — С. 22—24.
5. Гераськин С.А., Фесенко С.В., Алексахин Р.М. Воздействие аварийного выброса Чернобыльской АЭС на биоту // Радиационная биология. Радиоэкология. — 2006. — 46, № 2. — С. 178—188.
6. Гончаров Н.П., Сорочаева И.Д. Доместикация пшеницы // Природа. — 2014. — № 2. — С. 45—53.
7. Горшкова Т.А., Удалова А.А., Гераськин С.А. и др. Биоиндикация состояния природной среды в районе расположения Дальневосточного центра по обращению с радиоактивными отходами // Изв. вузов. Ядерная энергетика. — 2014. — № 4. — С. 130—139.
8. Кальченко В.А., Рубанович А.В., Федотов И.С. Генетические эффекты, индуцированные Чернобыльской аварией, в половых клетках сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) // Генетика. — 1993. — 29, № 7. — С. 1205—1212.
9. Каримов А.Я. Исследование индекса генетической схожести и идентификация сортов мягкой пшеницы способом гліадинового маркера // Соврем. проблемы науки и образования. — 2009. — № 6. — С. 13—21.
10. Ковалева О.А. Цитогенетические аномалии в соматических клетках млекопитающих // Цитология и генетика. — 2008. — 42, № 1. — С. 58—72.
11. Мамедова А.О. Биоиндикация качества окружающей среды на основе мутационной и модификационной изменчивости растений // Там же. — 2009. — 43, № 2. — С. 61—64.
12. Михайлик С.Ю., Мартиненко В.С., Антонюк М.З. Варіабельність внутрішньогенних мікросателітних повторів генів α -, β - та ω -гліадинів в інтрогресивних лініях пшениці // Фактори експерим. еволюції організмів. — 2016. — 19. — С. 33—37.
13. Моргунов В.В., Логвиненко В.Ф. Мутационная селекция пшеницы. — К.: Наук. думка, 1995. — 624 с.
14. Моргунов В.В., Якимчук Р.А. Генетичні наслідки аварії на Чорнобильській АЕС. — К.: Логос, 2010. — 400 с.
15. Новосельская-Драгович А.Ю., Беспалова Л.А., Шишкина А.А. и др. Изучение генетического разнообразия сортов мягкой озимой пшеницы по гліадинкодующим локусам // Генетика. — 2015. — 51, № 3. — С. 324—333.
16. Попереля Ф.О. Три основні генетичні системи якості зерна озимої м'якої пшениці // Реалізація потенційних можливостей сортів і гібридів Селекційно-генетичного інституту в умовах України: зб. наук. праць СГІ. — Одеса, 1996. — С. 117—132.

17. Рибалка О.І. Якість пшениці та її поліпшення. — К.: Логос, 2011. — 496 с.
18. Рибалка О.І. Геноміка, транскриптоміка, протеоміка і біоінформатика на службі сучасної селекції пшениці // 36. наук. праць СГІ. — 2013. — **61**, № 21. — С. 18–38.
19. Тоболова Г.В. Идентификация сортов пшеницы различных партий семян элиты в Тюменской области // Аграр. вестн. Урала. — 2012. — **59**, № 5. — С. 63–64.
20. Удалова А.А. Биологический контроль радиационно-химического воздействия на окружающую среду и экологическое нормирование ионизирующих излучений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Обнинск, 2011. — 31 с.
21. Удалова А.А., Гераськин С.А., Дикарев В.Г., Дикарева Н.С. Оценка цито- и генотоксичности природных вод в районе расположения хранилища радиоактивных отходов с помощью *Allium*-теста // Радиационная биология. Радиоэкология. — 2014. — **54**, № 1. — С. 97–106.
22. Федорова А.И., Калаев В.Н., Плахотина А.Ю. Биоиндикация мутагенного эффекта радона с использованием ядрышкового теста в клетках корней традесканции // Вестн. ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. — 2004. — № 2. — С. 151–156.
23. Цветнова О.Б., Щеглов А.И., Столбова В.В. К вопросу о методах биодиагностики в условиях радиоактивного загрязнения // Радиационная биология. Радиоэкология. — 2014. — **54**, № 4. — С. 423–431.
24. Чеботарь С.В., Благодарова Е.М., Куракина Е.А. и др. Генетический полиморфизм локусов, определяющих хлебопекарное качество украинских сортов пшеницы // Вавилонский журн. генетики и селекции. — 2012. — **16**, № 1. — С. 87–98.
25. Anderson O.D., Greene F.C. The α -gliadin gene family // Theor. Appl. Genet. — 1997. — **95**, N 1–2. — P. 59–65.
26. Clarke B., Hoobbs M., Skylas D., Appels R. Genes active in developing wheat endosperm // Genomics. — 2000. — **1**, N 1. — P. 44–55.
27. Ellegren H. Microsatellites: simple sequences with complex evolution // Nature Rev. Genet. — 2004. — **5**, N 6. — P. 435–445.
28. Geras'kin S.A., Volkova P.Yu. Genetic diversity in Scots pine populations along a radiation exposure gradient // Sci. Total Environ. — 2014. — N 496. — P. 317–327.
29. IAEA technical reports series N 260. Biological dosimetry: chromosomal aberration analysis for dose assessment. — Vienna: IAEA, 1986.
30. Kolar F., Pawar N., Dixit G. Induced chlorophyll mutations in *Delphinium malabaricum* (Huth) Munz. // J. Appl. Horticulture. — 2011. — **13**, N 1. — P. 18–24.
31. Lafiandra D., Masci S., D'Ovidio R. et al. The genetics of wheat gluten proteins // Wheat gluten: proceedings of the 7th International Workshop Gluten 2000 held at the University of Bristol (Bristol, 2–6 April 2000). — Cambridge, 2000. — P. 3–10.
32. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M. et al. MacGene 2008. Catalogue of Gene Symbols for Wheat / <http://www.grs.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes>.
33. Metakovsky E.V. Gliadin allele identification in common wheat. II. Catalogue of gliadin allele in common wheat // J. Genet. Breed. — 1991. — N 45. — P. 325–344.
34. Muller S., Wieser H. Disulphide bonds of alfa-type gliadins // J. Cereal Sci. — 1995. — N 22. — P. 21–27.
35. Muller S., Wieser H. The location of disulphide bonds in monomeric gamma-gliadins // Ibid. — 1997. — N 26. — P. 169–176.
36. Novoselskaja-Dragovich A.Yu., Fisenko A.V., Yankovsky N.K. et al. Genetic diversity of storage protein genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars from China and its comparison with genetic diversity of cultivars from other countries // Gen. Resour. Crop Evol. — 2011. — **58**, N 4. — P. 533–543.

Отримано 15.08.2017

АНАЛИЗ ГЛИАДИНКОДИРУЮЩИХ ЛОКУСОВ МУТАНТНЫХ РАСТЕНИЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ, ИНДУЦИРОВАННЫХ ТЕХНОГЕННЫМ ЗАГРЯЗНЕНИЕМ ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЫ

Р.А. Якимчук

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Проанализирован аллельный состав глиадинкодирующих локусов мутантных растений *Triticum aestivum* L., индуцированных техногенным загрязнением окружающей среды. Выявлены молекулярно-генетические изменения в блоках компонентов аллелей локусов Gli-

АНАЛИЗ ГЛИАДИНКОДИРУЮЩИХ ЛОКУСОВ

1B, Gli-1D, Gli-2A, Gli-2B, Gli-2D, Gli-2-1A. Наибольшим полиморфизмом по аллельному составу характеризовался локус Gli-2D 6-й гомеологической группы хромосом. Несмотря на значительные изменения в морфологии и длительности периода вегетации исследуемых мутантов, часть из них по основным глиадинкодирующим локусам имела одинаковый генотип с исходным сортом, что требует дополнительных молекулярно-генетических исследований для установления механизмов индуцирования у растений видимых наследственных изменений.

ANALYSIS OF GLIADIN-ENCODING LOCI IN MUTANT PLANTS OF WINTER WHEAT, INDUCED BY TECHNOGENIC CONTAMINATION OF NATURAL ENVIRONMENT

R.A. Yakymchuk

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The analysis of allelic composition of gliadin-encoding loci of mutant plants of *Triticum aestivum* L., induced by technogenic contamination of natural environment, was made. Molecular-genetic changes in the blocks of allele components of loci Gli-1B, Gli-1D, Gli-2A, Gli-2B, Gli-2D, Gli-2-1A were found. Locus Gli-2D of the 6th homeologous chromosome group is characterized with the highest polymorphism as to allelic composition. Despite serious changes in morphology and the duration of vegetation period of the studied mutants, some of them have the same as an initial variety genotype by the main gliadin-encoding loci, which requires additional molecular-genetic research to define the induction mechanisms of visible inherited changes in plants.

Key words: *Triticum aestivum* L., technogenic contamination, mutations, protein markers, gliadin-encoding loci.