

У статті розглядається значення системи SOS-відповіді бактерій як епігенетичної системи, яка забезпечує фенотипічну і генетичну мінливість кліток, її роль в процесах адаптації та еволюції бактерій.

In the article the role of the SOS-repair system of bacteria is considered as epigenetic system, which provides phenotypical and genetic changeability of cells. The contribution of this system to adaptation and evolution of bacteria is analysed.

ЮДАНОВА С.С.¹, ПОЗНЯК С.И.^{1,2}, МАЛЕЦКАЯ Е.И.¹

¹*Институт цитологии и генетики СО РАН,*

Россия, 630090, Новосибирск, пр. Лаврентьева, 10, e-mail: sonia@bionet.nsc.ru

²*Новосибирский государственный аграрный институт,*

Россия, 630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ У ДИПЛОИДНОЙ ЛИНИИ СОАН-5 ПРИ АПОЗИГОТИЧЕСКОМ СПОСОБЕ РЕПРОДУКЦИИ

Растения свеклы, формируют на цветоносных побегах гермафродитные цветки, что позволяет им репродуцировать семена как путем перекрестного оплодотворения, так и путем самооплодотворения. Самооплодотворение (однородительская репродукция) в обоеполюх цветках свеклы предотвращается системой генов самонесовместимости, поэтому свекла считается типичным перекрестником. Перекрестное оплодотворение внутри популяций относится к двуродительскому (зиготическому) способу семенной репродукции. Мутирование аллелей самонесовместимости (мутация самофертильности) ведет к появлению в популяции самосовместимых растений, которые формируют семена преимущественно за счет самооплодотворения (клетки зигот получают оба генома от одного родителя) [i]. Ряд исследователей показали, что в популяциях свеклы встречаются растения, способные завязывать семена без участия пыльцевого родителя [ii-5]. Такой тип семенной репродукции называют однородительским (агамоспермным или апозиготическим).

В совокупности, перекрестное оплодотворение, самооплодотворение и агамоспермия образуют единую систему репродукции у сахарной свеклы, и не всегда бывает очевидным, каким путем получены семена в ходе репродукции. Склонность растений свеклы к различным способам семенной репродукции может рассматриваться в качестве одного из вариантов внутривидового полиморфизма. В системе воспроизводства семян все три типа репродукции могут быть представлены в популяциях в различных пропорциях. В популяциях у растений достаточно высока частота перекрестного опыления, тогда как частота встречаемости самофертильных растений, напротив, очень низка. Но при изменении температурных условий произрастания (понижение температуры воздуха до 10-13 °С) самостерильные растения становятся самофертильными [iii-7]. Частота же встречаемости агамоспермии в свободно размножаемых популяциях свеклы до сих пор фактически не исследована. Однако чаще всего это явление наблюдается в инбредных материалах. Было показано, что часть семян у изолированных растений возникает апозиготически (без участия пыльцы), что стало возможным после изменения методики репродукции семян. Эту методику можно обозначить как беспыльцевой метод семенной репродукции (саморепродукция пыльцестерильных растений на изолированных участках и под изоляторами). Работы по получению семян в беспыльцевом режиме были выполнены на достаточно обширном материале и в течении многих поколений. Кроме того, было показано также, что для мелкоячеистых материалов (низкий уровень миксоплоидии) завязываемость апозиготических семян повышается с увеличением уровня миксоплоидии

и при повторном однородительском размножении. У крупноклеточных же материалов повышение уровня миксоплоидности и повторная однородительская репродукция не приводила к достоверным изменениям [iv, v].

Чтобы понять факт однородительской репродукции у мужско стерильных (мс) растений, опишем популяцию цветков, которая формируется на каждом растении. Цветки, закладываемые на цветоносных побегах, следует разделить на две группы: большая часть – цветки, семяпочки которых содержат гаплоидные зародышевые мешки; меньшая – цветки, семяпочки которых содержат зародышевые мешки с удвоенным числом хромосом. Наличие диплоидных зародышевых мешков возможно вследствие нарушений процесса мейоза, а также из-за миксоплоидности клеточных популяций растения. У части цветков, имеющих зародышевые мешки с удвоенным числом хромосом, начинает партеногенетически делиться яйцеклетка, формируя дигаплоидный эмбрион. Это событие происходит, по нашим данным, примерно за четверо суток до раскрытия цветков. Описываемая картина характерна для самонесовместимых растений свеклы. В случае же самосовместимости могут возникнуть как зиготические (гамоспермные или гибридные), так и апозиготические (агамоспермные) эмбрионы. Агамоспермия – это одна из форм инбридинга и потому между гамо- и агамоспермными (инбредными) эмбрионами, сформировавшимися на одном растении, возникают конкурентные отношения, приводящие к гибели агамоспермных эмбрионов. Поэтому, как нам представляется, при чужеродном опылении потомство растения получается исключительно за счет перекрестного оплодотворения (гамоспермный способ семенной репродукции).

Материал и методы

В качестве материала использована линия мсСОАН-5 (из коллекции лаб. популяционной генетики растений ИЦиГ СО РАН), обработанная 5-азациитидином, в результате воздействия которого у растений снижается уровень миксоплоидности клеточных популяций и уменьшается средний размер клеток. Исследование проводили в трех последовательных апозиготических поколениях. Растения размножали на изолированных участках в беспыльцовом режиме. Семена убирала индивидуально с каждого растения, взвешивали. Сравнение вариантов опыта проводили с помощью статистического критерия G для многопольных таблиц. Использование этого метода обусловлено методической ограниченностью критерия χ^2 [vi] (Weber, 1986). Проведено также определение всхожести плодов. С этой целью от каждого растения брали 100 плодов, промывали 2 суток в проточной воде и проращивали в течении 10 суток. Сравнение всхожести семян (сравнение выборочных долей), полученных апозиготическим способом, осуществляли с помощью параметрического критерия u , с Φ преобразованием долей – $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{p}$, где p – доля всхожих плодов. Критерий u подсчитывали по формуле

$$u = |\varphi_1 - \varphi_2| \sqrt{\frac{n_1 \cdot n_2}{n_1 + n_2}} \text{ [vii].}$$

Результаты и обсуждение

Во всех вариантах опыта наблюдается очень широкая изменчивость по завязываемости семян от 0 до более 300 г на растение (рис. 1, табл. 1). Статистическое сравнение показывает, что с "углублением" однородительской репродукции наблюдается высоко достоверное увеличение завязываемости семян (табл. 1): $G_{I,II,III} = 66,06$ ($P > 0,999$) при сравнении всех трех поколений; $G_{I,II} = 27,92$ ($P > 0,99$) при сравнении первого и второго поколений; $G_{I,III} = 36,88$ ($P > 0,999$) при сравнении второго и третьего поколений.

Таблица 1.

Семенная продуктивность растений в трех поколениях однополой (апозиготической) репродукции

Поколение	масса семян* (г)													Итого
	10	20	30	40	50	60	70	100	125	150	200	300	>300	
I	6	8	6	5	8	3	14	5	6	5	3	2	0	71
II	0	3	7	6	6	5	5	5	6	2	2	4	1	52
III	2	0	1	1	2	4	6	3	2	7	12	12	3	55

* "10 г" – завязываемость от 0 до 10 г; "20 г" – от 10 до 20 г, "30" г – от 20 до 30 г и т.д.

Проращивание плодов показало, что получаемые апозиготическим способом семена имеют довольно высокий уровень всхожести, который в сильной степени зависит от условий года (табл. 2).

Таблица 2

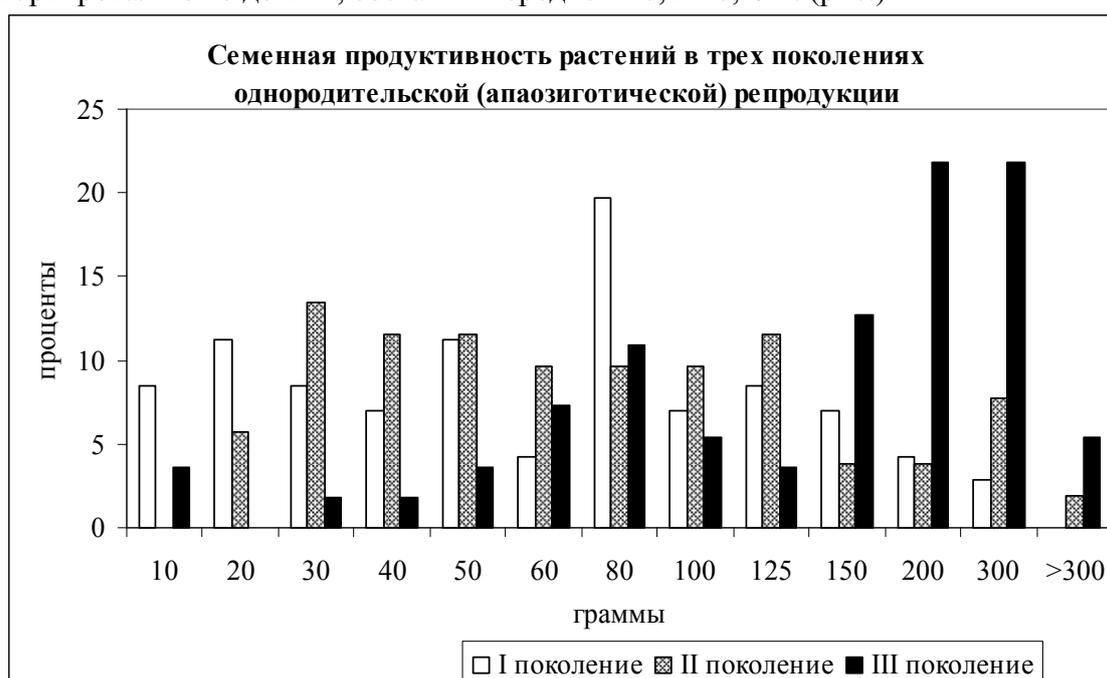
Всхожесть семян (сравнение выборочных долей).

Параметры выборок				u		
год	число растений	всхожесть, %	φ	2004	2005	2006
2004	12	39,2	1.353			
2005	14	71,1	2.006	1,67		
2006	17	41,8	1.406	0.01	1.66	
2008	24	80,5	2.227	2.47*	0.68	2.59**

* – критическое значение $u_{0.05} = 1,96$; ** – критическое значение $u_{0.01} = 2,58$.

Примечание. Исследуемые растения относились ко второму апозиготическому поколению и были получены путем посева на репродукцию в разные годы семян одного и того же исходного материнского растения из первого апозиготического поколения.

Исследуемые растения относились ко второму апозиготическому поколению и были получены путем посева на репродукцию в разные годы (2004 – 2008 гг.) семян от одного и того же исходного материнского растения из первого апозиготического поколения. В данной выборке (67 растений) были представлены как сростноцветковые (СЦ), так и раздельноцветковые (РЦ) фенотипы. У каждого растения была определена абсолютная масса плодов и всхожесть. Показано, что значения абсолютной массы варьировали от 6 до 24 г, составив в среднем $10,2 \pm 0,19$ г. (рис.)



Это свидетельствует о том, что исследованные растения ближе к РЦ-фенотипу, чем к СЦ. С технологической точки зрения многие СЦ-растения являются скорее одностростковыми, чем многостростковыми. Размах по всхожести был также довольно значителен и колебался по годам: 2004 г. – от 5 до 70%; 2005 г. – от 7 до 95%; 2006 г. – от 13 до 92% и 2008 г. – от 62 до 99%. Как показывают наблюдения, очень близкими по уровню всхожести были семена, полученные в 2004 и 2006 гг. и семена, полученные в 2005 и 2008 гг.

Данная работа выполнена при поддержке интеграционного гранта СО РАН №99 и гранта РФФИ 09–04–00092.

Литература

- ⁱ. Owen F.W. Inheritance of cross- and self-sterility and self-fertility in *Beta vulgaris* L. // J. Agric. Res. 1942. Vol. 64. P. 679–698.
- ⁱⁱ. Фаворский Н.В. Материалы по биологии и эмбриологии сахарной свеклы // Доклады ВАСХНИЛ. 1928. № 3. С. 3–11.
- ⁱⁱⁱ. Харечко-Савицкая Е.И. Метод получения семян при самоопылении аутостерильных рас свеклы // Докл. АН СССР. 1938. Т. 18. С. 469–474.
- ^{iv}. Yudanova S.S. Mixoploidy and apozygoty in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // Sugar Tech, 2003, V.5(3). P. 173-178.
- ^v. Юданова С.С., Малецкая Е.И. Связь эпигеномной изменчивости семенной продуктивностью при апозиготическом способе размножения сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Достижения и проблемы генетики, селекции та биотехнологии. Збірник наукових праць. Логос, Киев, 2007. Т. 2. С. 221–225.
- ^{vi}. Weber E. Prüfen von Abhängigkeiten // Grundriss der Biologischen Statistik. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, 1986. P. 200-219.
- ^{vii}. Урбах В.Ю. Параметрические критерии различия // Биометрические методы. М: «Наука», 1964. 415 с.

Резюме

С помощью одностросткового метода семенной репродукции можно получать достаточно большое количество семян с растения. Линия мсСОАН 5 в течение трех поколений одностростковой репродукции значительно увеличила семенную продуктивность. Получаемые семена имеют довольно высокий уровень всхожести, который в сильной степени зависит от условий года.

The good seed productivity can be obtained by uniparental (apozygotic) mode of seed reproduction. A line мсСОАН-5 during 3 generation by uniparental seed reproduction essentially increased a seed productivity. These seeds have an enough high germination level. Although this level depend on weather condition during vegetation.