

11. Stadler J.A., Schweyen R.J. The yeast iron regulon is induced upon cobalt stress and crucial for cobalt tolerance // J. Biol. Chemistry.-2002.-Vol. 277, №42.-P.39649-39654.

### Резюме

Исследовано влияние ионов переходных металлов на флавиногенез и ассимиляцию железа мутантами *P. guilliermondii* с нарушенной регуляцией биосинтеза рибофлавина. Показано, что стимуляция этих процессов ионами Co(II), Zn(II) и Cd(II) сопровождается усилением оксидативного стресса. Обсуждаются механизмы общей регуляции биосинтеза рибофлавина, метаболизма железа и реакции на оксидативный стресс.

Досліджено вплив іонів перехідних металів на флавіногенез й асиміляцію заліза мутантами *P. guilliermondii* з пошкодженою регуляцією біосинтезу рибофлавіну. Встановлено, що стимуляція обох процесів іонами Co(II), Zn(II) і Cd(II) супроводжується поглибленням оксидативного стресу. Обговорюються механізми спільної регуляції біосинтезу рибофлавіну, метаболізму заліза й відповіді на оксидативний стрес.

Influence of transition metal ions on flavinogenesis and iron assimilation by *P. guilliermondii* mutants defective in regulation of both processes has been studied. It was found that stimulation of flavinogenesis and iron acquisition by transition ions is accompanied with an enhancement of oxidative stress. Mechanisms of joint regulation of riboflavin biosynthesis, iron assimilation and oxidative stress response by *P. guilliermondii* are discussed.

### СОКОЛОВА Е.И.

Луганский национальный аграрный университет,  
Украина, 91008, г. Луганск, Луганский национальный аграрный университет,  
e-mail: [s-e-i@mail.ru](mailto:s-e-i@mail.ru)

### ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ *BP* И *TFL1* *ARABIDOPSIS THALIANA* ПО ПРИЗНАКУ «ЧИСЛО ЛИСТЬЕВ НА СТЕБЛЕ» В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Взаимодействие генов в количественной генетике вообще и количественной генетике растений в частности мало изучено. Влияют ли экологические условия на характер совместного действия генов, оставалось неизвестным. Целью данной работы было изучить характер совместного действия генов *BP* и *TFL1* у арабидопсиса Таля (*Arabidopsis thaliana* L. Heynh.) по признаку «число листьев на стебле» в разных экологических условиях.

Арабидопсис Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) – небольшое самоопыляющееся растение семейства Капустные. Арабидопсис является идеальным генетическим объектом, так как наряду с коротким жизненным циклом и малым числом хромосом ( $2n=10$ ), обладает высокой плодовитостью и миниатюрностью, которая позволяет выращивать это растение в лабораторных условиях круглый год. Арабидопсис стал первым организмом, у которого полностью секвенирован геном.

#### Материалы и методы

*A. thaliana* выращивался в лаборатории светокультуры Луганского национального аграрного университета в почвенной культуре по стандартной методике [1]. Количество листьев на стебле учитывали у каждого растения отдельно во время раскрытия первого бутона.

Исходной линией была гомозиготная линия арабидопсиса *Landsberg erecta* (*Ler*). На ее основе были получены мутантные чистые линии *bp-1* и *tfl1-2*, краткая характеристика которых приведена в табл. 1. Изучавшиеся линии имеют четкие морфологические отличия от исходной линии (табл. 1).

Характеристика линий арабидопсиса

Локус (аллель)	Название	Фенотип
<i>Ler (er)</i>	<i>Landsberg erecta (erecta)</i>	Растение зеленого цвета, лепестки белого цвета, длинные цветоножки, плоды заостренные, направлены косо вверх
<i>bp-1</i>	<i>Brevipedicullus</i>	Короткие цветоножки. Плоды повернуты вниз
<i>tfl1-2</i>	<i>Terminal flower</i>	Ось соцветия рано заканчивается цветком, укороченное соцветие

Мономутантные линии *bp-1* и *tfl1-2* отличаются от *Ler* только одним геном (*BP* и *TFL1* соответственно), поэтому все отличия между линиями *Ler* и *bp-1* можно приписывать действию гена *BP*. Точно также отличия между линиями *Ler* и *tfl1-2* обусловлены влиянием гена *TFL1*. Для изучения совместного действия генов *BP* и *TFL1* необходим двойной рецессив *bp-1,tfl1-2*, который и был получен в нашей лаборатории [2]. Двойной рецессив *bp-1,tfl1-2* сочетает в себе оба признака – повернутые вниз стручки и укороченное соцветие.

Таким образом, мы располагали четырьмя линиями, которые представляют собой четыре генотипа – *BP-1BP-1TFL1-2TFL1-2* (исходная линия *Ler*); *bp-1bp-1TFL1-2TFL1-2* (линия *bp-1*); *BP-1BP-1tfl1-2tfl1-2* (линия *tfl1-2*); *bp-1bp-1tfl1-2-tfl1-2*. Растения всех четырех линий выращивались в одном ящике. Всего в ящике 196 посадочных мест, таким образом, высаживалось по 49 семян каждой линии. Растения в ящике размещались квадратным способом рендомизированно. Было проведено два опыта, отличающихся условиями выращивания – в одном продолжительность освещения составляла 24 часа, в другом – 12 часов.

#### Результаты и обсуждение

Ниже представлены результаты эксперимента с 24-часовым режимом освещения. Выживаемость растений была высокая, в результате мы располагали большими выборками (табл. 2). Коэффициент вариации, показывающий относительную изменчивость признака по всем линиям, был высоким (значительным, т.к. более 25%).

Таблица 2

Элементарные статистики гомозиготных линий *Ler*, *bp-1*, *tfl1-2* и *bp-1,tfl1-2* по признаку «число листьев на стебле» при круглосуточном освещении

Линии	Объем выборки	Среднее фенотипическое значение	Ошибка среднего значения	Дисперсия	Коэффициент вариации, %
<i>Ler</i>	49	2.09	0.11	0.58	36.55
<i>bp-1</i>	47	1.53	0.09	0.34	38.14
<i>tfl1-2</i>	49	1.72	0.10	0.47	40.08
<i>bp-1,tfl1-2</i>	45	2.07	0.17	1.34	55.94

Анализ эффектов замены аллелей *BP-1* на *bp-1* и *TFL1-2* на *tfl1-2* свидетельствует о том, что оба гена влияют на изученный признак, причем оба действуют в одном направлении; мутантные аллели *tfl1-2* и *bp-1* являются минус-аллелями, так как уменьшают число листьев на стебле (табл. 3).

Таблица 3

Эффекты замены аллелей *BP-1* на *bp-1* и *TFL1-2* на *tfl1-2* (круглосуточное освещение)

	Генотипы		Разность, шт.	Разность, %	t-критерий Стьюдента
	<i>TFL1-2TFL1-2</i>	<i>tfl1-2tfl1-2</i>			

Генотип <i>BP-1BP-1</i>	2.09±0.11	1.72±0.10	-0.37±0.15	-17.78	2.44*
Генотип <i>bp-1bp-1</i>	1.53±0.09	4.73±0.17	0.53±0.19	34.91	2.82**
Разность, шт.	-0.56±0.14	0.35±0.20			
Разность, %	-26.66	20.34			
t-критерий Стьюдента	3.94***	1.76			

Эпистатическое отклонение определялось по формуле [3]:

$i^{ab} = \overline{AABB} + \overline{aabb} - \overline{aaBB} - \overline{AAbb}$ . Ошибка эпистатического отклонения:

$S_{i^{ab}} = \sqrt{s^2_{\overline{AABB}} + s^2_{\overline{aabb}} + s^2_{\overline{aaBB}} + s^2_{\overline{AAbb}}}$ . Эпистатическое отклонение оказалось равным  $i^{ab} = 0.91 \pm 0.25$  шт.

Достоверность эпистаза устанавливалась с использованием упрощенного t-критерия, равного частному от деления генетического параметра, взятого по модулю, на его ошибку репрезентативности  $t = \frac{i^{ab}}{S_{i^{ab}}}$  [3];  $t = 0.91 / 0.25 = 3.69$ .

Если значение t больше или равно двум, то параметр, как у нас, считается значимым. Знак  $i^{ab}$  указывает на направление эпистаза. В нашем случае имеет место положительный эпистаз.

Относительная оценка силы эпистаза (I) определялась по формуле  $I = (i^{ab} / \overline{AABB}) \times 100\%$ .  $I = (0.91 / 2.09) \times 100\% = 43.4\%$ . Итак, в данном эксперименте мы наблюдаем достоверный положительный эпистаз.

Параллельно с этим экспериментом в другом ящике выращивались растения с 12-часовым освещением. Для обоих экспериментов использовались семена с одного поколения, одновременно поставленные на проращивание и высаженные в один день.

Выживаемость и в этом эксперименте была высокая (табл. 4).

Таблица 4

Элементарные статистики гомозиготных линий *Ler*, *bp-1*, *tfl1-2* и *bp-1,tfl1-2* по признаку «число листьев на стебле» (освещение в течение 12 часов)

Линии	Объем выборки	Среднее фенотипическое значение	Ошибка среднего значения	Дисперсия	Коэффициент вариации, %
<i>Ler</i>	49	2.71	0.09	0.42	23.78
<i>bp-1</i>	47	2.89	0.13	0.75	29.91
<i>tfl1-2</i>	49	2.53	0.09	0.42	25.64
<i>bp-1,tfl1-2</i>	45	2.07	0.12	0.61	37.76

Эффекты замены аллелей *BP-1* на *bp-1* и *TFL1-2* на *tfl1-2* не достоверно изменяют число листьев на стебле (табл. 5).

Таблица 5

Эффекты замены аллелей *BP-1* на *bp-1* и *TFL1-2* на *tfl1-2* (12-часовое освещение)

	Генотипы		Разность, шт.	Разность, %	t-критерий Стьюдента
	<i>TFL1-2TFL1-2</i>	<i>tfl1-2tfl1-2</i>			
Генотип <i>BP-1BP-1</i>	2.71±0.09	2.53±0.09	-0.18±0.13	-6.77	1.40
Генотип <i>bp-1bp-1</i>	2.89±0.13	2.07±0.12	-0.83±0.17	-28.58	4.81***

Разность, шт.	0.18±0.16	-0.46±0.15			
Разность, %	6.61	-18.33			
t-критерий Стьюдента	1.15	3.14**			

Оценка взаимодействия генов в данном случае дала следующие результаты:  $i^{ab} = -2.87 \pm 0.57$  шт. при  $t=2.98$ . Эпистатическое отклонение достоверно, однако, оно имеет знак «-» (при 24-часовом дне наблюдался положительный эпистаз).

Налицо изменение направления совместного действия генов – в одних условиях наблюдается положительное взаимодействие генов, в других – отрицательное взаимодействие.

По результатам работы были сделаны следующие **выводы**:

1. При выращивании в условиях круглосуточного освещения между генами *BP* и *TFL1* наблюдается положительный эпистаз.

2. При выращивании гомозиготных линий арабидопсиса в условиях 12-часового освещения между генами *BP* и *TFL1* наблюдается отрицательный эпистаз.

3. В разных экологических условиях может происходить изменение направления совместного действия генов.

#### Литература

1. Соколов І.Д., Шеліхов П.В., Соколова Т.І., Наумов С.Ю., Сич О.І., Сігідіненко Л.І. Генетика. Практикум: Навч. посібник для студентів вищих навчальних закладів. – 4-е вид., виправлене та доповнено – К.: Арістей, 2003. – 176 с.
2. Сігідіненко Л.І. Створення нових ліній арабідопсису (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.), що марковані мутантними генами // Автореф. дис. ... канд. біол. наук. К., 2008. – 20 с.
3. Соколова Е.И. Новый метод оценки эпистатического взаимодействия генов в количественной генетике растений и его сравнение с другими методами // Вісник українського товариства генетиків і селекціонерів. Т. 5. № 1-2, 2007, С. 77-84.

#### Резюме

Анализ совместного действия генов *Arabidopsis thaliana BP* и *TFL1* по признаку «число листьев на стебле» показал, что при выращивании в условиях круглосуточного освещения между генами *BP* и *TFL1* наблюдается положительный эпистаз; в условиях 12-часового освещения – отрицательный эпистаз. Таким образом, в разных экологических условиях может происходить изменение направления совместного действия генов.

Аналіз сумісної дії генів *Arabidopsis thaliana BP* і *TFL1* за ознакою «число листя на стеблі» показав, що при вирощуванні в умовах цілодобового освітлення між генами *BP* і *TFL1* спостерігається позитивний епістаз; в умовах 12-годинного освітлення – негативний епістаз. Таким чином, в різних екологічних умовах може відбуватися зміна напрямку сумісної дії генів.

The analysis of joint action of *Arabidopsis thaliana BP* and *TFL1* genes on the basis “number of leaves on a stem” has indicated that positive epistasis is observed between *BP* and *TFL1* genes during cultivation on the condition of twenty-four hour lighting; negative epistasis is observed on the condition of twelve-hour lighting. Thus, change of direction of genes’ joint action may be the result of different ecological conditions.