

31. Xu Z.C., Zxu J. An approach for predicting heterosis based on an additive, dominance and additive - additive model with environment interaction // *Heredity*. – 1999. – V. 82. – Pt. 5. – P 510 – 517.
32. Yu S.B., Li J.X., Xu C.G. et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1997. – V. 94. – P. 9226 – 9231.

Резюме

Изложена осцилляторная гипотеза гетерозиса, согласно которой взаимопереход противоположных состояний осциллирующей-флуктуирующей среды создаёт поочередно условия для выражения то одних, то других генетических противоположностей гибрида и порождает таким путём гетерозис.

Викладена осциляторна гіпотеза гетерозису, за якою взаємоперехід протилежних станів осцилюючого-флуктуючого середовища створює почергово умови для прояву то одних, то других генетичних протилежностей гібриду і породжує у такий спосіб гетерозис.

It is described oscillatory hypothesis of heterosis by which mutual transition between opposite states of oscillating-fluctuating environment creates alternately conditions for manifestation of one and second genetic opposites of hybrid and originates in this way heterosis.

ДУБОВЕЦ Н.И., СЫЧЕВА Е.А., СОЛОВЕЙ Л.А., ШТЫК Т.И., БОНДАРЕВИЧ Е.Б.

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,

Беларусь, 220027, Минск, ул. Академическая, 27, e-mail: N.Dubovets@igc.bas-net.by

КЛЕТОЧНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ РЕКОМБИНАНТНОГО ГЕНОМА ТЕТРАПЛОИДНЫХ ТРИТИКАЛЕ

Исследования последних лет, проведенные на различных растительных системах как естественного, так и искусственного происхождения с применением молекулярных технологий, показали, что генезис аллополиплоидных форм сопровождается кардинальными геномными преобразованиями и модификациями. Часть этих изменений происходит на ранних стадиях формирования аллополиплоида и обеспечивает его цитологическую и генетическую диплоидизацию [1]. Другие изменения возникают спорадически на протяжении длительного периода жизни полиплоидных видов, и их роль сводится к повышению генетической изменчивости, пластичности и адаптивности таксона. К числу последних относится уникальная способность аллополиплоидных видов скрещиваться между собой с образованием рекомбинантных геномов [2, 3]. Закономерности формирования таких геномов на хромосомном уровне были изучены нами на примере тетраплоидных пшенично-ржаных амфидиплоидов и изложены в предыдущей публикации [4]. Было показано, что в ходе стабилизации хромосомного состава тетраформ межгеномные рекомбинации возникают на двух уровнях: на уровне целых хромосом и уровне их сегментов. Данная статья посвящена результатам исследования клеточных механизмов, обеспечивающих образование межгеномных рекомбинаций.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили озимые тетраплоидные пшенично-ржаные амфидиплоиды F₁ (ABRR, 2n=4x=28), синтезированные на основе скрещивания гексаплоидных

тритикале (AABBRR, $2n=6x=42$) с диплоидной аллоплазматической рожью *S. cereale* L. ($2n=2x=14$).

Идентификацию индивидуальных хромосом пшеницы и ржи в мейозе осуществляли с использованием разработанной нами модификации С-бэндинга [5]. На стадии метафазы I анализировалось не менее 30 клеток для каждой гибридной формы, на стадии анафазы I – 60 клеток в целом на популяцию гибридов F₁.

Для выявления взаимосвязи поведения гомеологичных хромосом в мейозе с частотой трансмиссии их через гаметы и последующего включения в кариотип тетраплоидных тритикале было проведено кариотипирование потомства F₁₀ данных гибридных форм.

Результаты и обсуждение

Кариотип тетраплоидных пшенично-ржаных гибридов F₁ содержит диплоидный набор хромосом ржи (RR) и два гаплоидных набора (A и B) хромосом пшеницы. Предполагая у них только гомологичную конъюгацию хромосом, в метафазе I мейоза следует ожидать образования 7 бивалентов (7RR) и 14 унивалентов (7IA + 7IB). Однако у всех включенных в эксперимент растений фактический уровень бивалентного спаривания хромосом превосходил теоретически ожидаемый. В образовании гетероморфных бивалентов с различной частотой принимали участие хромосомы всех гомеологичных групп пшеничного компонента кариотипа (табл.1). В первый год эксперимента самой высокой частотой спаривания характеризовались гомеологи 1 группы, на втором месте по частоте спаривания находились гомеологи 6-й группы, затем - гомеологи 2 и 3-й групп.

В подавляющем большинстве случаев гетероморфные биваленты у исследованных гибридов были открытого типа, и лишь небольшое количество МКП содержали закрытые биваленты, сформированные гомеологами 2 и 3-й гомеологичных групп. Помимо гомеологичного спаривания хромосом пшеницы в материале второго года вегетации зарегистрировано два случая (0,56 % от общего числа проанализированных МКП) образования пшенично-ржаных открытых бивалентов.

Таким образом, характерной особенностью процесса формирования гамет AABBRR гибридов на стадии метафазы I является наличие спаривания гомеологов A и B геномов пшеницы. При этом гетероморфные биваленты формируют хромосомы всех гомеологичных групп, однако частота их встречаемости зависит от структурного сходства гомеологов. Об этом свидетельствует тот факт, что наиболее низкий уровень спаривания отмечен для гомеологов 4, 5 и 7-й групп, синтения которых в ходе эволюции пшениц была нарушена образованием видоспецифической циклической транслокации между хромосомами 4A, 5B и 7B [6].

Наблюдаемое у AABBRR гибридов спаривание гомеологичных хромосом пшеницы обеспечивает правильную их сегрегацию во время деления клетки и увеличивает тем самым вероятность образования функциональных гамет. Не включенные в состав бивалентов гомеологи на стадии анафазы I могут отходить к одному из полюсов клетки (редукционный тип деления унивалентов) и включаться в одно из дочерних ядер, либо расщепляться на хроматиды (эквационный тип), что, по мнению ряда авторов [7], приводит к их элиминации. В исследованном нами материале среди хромосом пшеницы наиболее часто по эквационному типу расходились 1B (46,43%), 7B (32,14%), 5B (25,00%) и 4A (21,43%). Унивалентные 3B, 4B и 6B хромосомы расщеплялись на хроматиды с одинаково низкой частотой (3,57%). Исходя из этих данных, можно ожидать, что в ходе формирования рекомбинантного генома тетраформ элиминации из кариотипа в первую очередь будут подвержены хромосомы 4A, 5B и 7B, которые наряду с высокой частотой эквационного деления крайне редко образуют биваленты.

Таблица 2.

**Соотношение конфигураций, образуемых хромосомами А и В геномов пшеницы, в метафазе I мейоза
ABRR гибридов F₁ (%)**

Гибрид	Количество клеток с гомеологичной конъюгацией хромосом, %														
	всего	в том числе с гетероморфным бивалентом													
		1A/1B		2A/2B		3A/3B		4A/4B		5A/5B		6A/6B		7A/7B	
		о/б	з/б	о/б	з/б	о/б	з/б	о/б	з/б	о/б	з/б	о/б	з/б	о/б	з/б
2005 год															
№14	62,50	41,51	-	24,53	-	15,09	3,77	1,89	-	7,55	-	35,85	-	11,32	-
№73	56,77	51,28	-	17,95	2,56	23,08	2,56	2,56	-	2,56	-	33,33	-	10,26	-
№75	42,86	50,00	-	21,43	-	7,14	-	-	-	7,14	-	14,29	-	-	-
№81	62,00	47,46	-	18,64	3,39	18,64	1,70	5,09	-	5,09	-	27,12	-	11,86	-
№82	76,90	37,04	-	18,52	-	14,82	-	3,70	-	3,70	-	37,04	-	11,11	-
2006 год															
№16	80,00	34,88	-	23,26	-	13,95	-	2,33	-	-	-	23,26	-	2,33	-
№20	88,46	41,43	-	21,43	4,29	10,00	4,29	2,86	-	-	-	18,57	-	-	-
№23	82,14	40,00	-	12,00	4,00	12,00	4,00	-	-	-	-	28,00	-	-	-
№35	91,84	31,43	-	18,57	7,14	8,57	4,29	7,14	-	-	-	21,43	-	1,43	-
№49	90,00	46,67	-	28,89	4,44	11,11	-	-	-	-	-	8,89	-	-	-
№57	50,00	45,00	-	20,00	2,50	5,00	-	-	-	2,50	-	25,00	-	-	-
№60	76,92	34,09	-	20,45	4,55	18,18	6,82	2,27	-	-	-	13,64	-	-	-
№61	50,00	38,89	-	16,67	5,56	13,89	-	-	-	-	-	25,00	-	-	-
№78	76,67	30,30	-	30,30	3,03	15,15	-	3,03	-	-	-	18,18	-	-	-
№80	70,97	36,36	-	33,33	-	16,67	-	-	-	-	-	19,44	-	-	-

Анализ хромосомного состава потомства ABRR гибридов показал, что в F10 полностью завершилась стабилизация хромосомного состава почти всех гомеологичных групп, за исключением 1 и 6-й, причем 4 и 7-я группы, как это и ожидалось, были представлены парами 4В и 7А хромосом, в то время как 5-я – парой 5В. Из этого следует, что частота трансмиссии унивалентных хромосом через гаметы может определяться иными, не исследованными в данной работе факторами. Что касается 1 и 6-й гомеологичных групп, характеризующихся низкой скоростью стабилизации, то в исследованном материале они были представлены как парами гомологов А и В геномов, так и гетерологичными парами. Особо следует отметить наличие в кариотипах растений реципрокной транслокации между гомеологами 1-ой группы, суть которой сводится к взаимному обмену дистальными участками длинных плеч 1А и 1В хромосом (1AS.1AL-1BL).

Выводы

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что для тетраплоидных тритикале характерна высокая частота спаривания гомеологичных хромосом пшеницы, что создает предпосылки для образования межгеномных рекомбинаций на уровне сегментов хромосом. С наибольшей вероятностью эти предпосылки реализуются в гомеологичных группах с низкой скоростью стабилизации хромосомного состава, где длительное время сохраняются гетерологичные пары хромосом. В группах с высокой скоростью стабилизации хромосомного состава межгеномные рекомбинации осуществляются на уровне целых хромосом, причем их направление может, в частности, определяться типом деления унивалентных хромосом в анафазе I мейоза.

Література

1. *Feldman M., Liu B., Segal G., Abbo S., Levy A.A., Vega J.M.* Rapid elimination of low-copy DNA sequences in polyploidy wheat: a possible mechanism for differentiation of homoeologous chromosomes // *Genetics*. – 1997. – Vol. 147, №3. – P. 1381-1387.
2. *Levy A. A., Feldman M.* The impact of polyploidy on grass genome evolution // *Plant Physiology*. – 2002. - Vol. 130, № 4. - P. 1587-1593.
3. *Feldman M., Levy A.A.* Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes / M. Feldman, // *Cytogenet. Genome Res.* – 2005. – Vol. 109, № 1-3. – P. 250-258.
4. *Дубовец Н.И., Сычева Е.А., Соловей Л.А., Штык Т.И., Бондаревич Е.Б.* Рекомбинантный геном как источник внутривидовой дивергенции и видообразования у полиплоидных злаков // *Факториї експериментальної еволюції організмів: зб. наук. пр./ Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова; редкол.: М.В.Роїка [и др.].* – К.: Логос, 2006. – Т. 3. – С.22-27.
5. *Сычева Е.А.* Методика дифференциального окрашивания мейотических хромосом злаков // *Весці Акад. Навук Беларусі, Сер. Біял. Навук.* – 2000. - №2. – С. 44-46.
6. *Maestra B., Naranjo T.* Structural chromosome differentiation between *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* and *T. aestivum* // *Theor. Appl. Genet.* – 1999. – Vol.98, №5. – P. 744-750.
7. *Щапова А.И., Кравцова Л.А., Потапова Т.А., Силкова О.Г.* Роль хромосом ржи в генетическом контроле эквационного деления унивалентов у пшенично-ржаных ди-моносомиков // *Генетика.* – 1998. – Т. 34, №8. – С. 1168-1170.

Резюме

Експериментально доказано, що в ході формування рекомбінантного генома тетраплоїдних тритикале основним механізмом утворення міжгеномних рекомбінацій на рівні сегментів хромосом є кроссоверні обміни між гомеологами. Показано, що частота спарювання гомеологічних хромосом знаходиться в прямій залежності від їх структурного подібності. Встановлено, що частота трансмісії через гамети унивалентних хромосом пшениці і, відповідно, типи

межгеномных рекомбинаций на уровне целых хромосом могут определяться (наряду с прочими факторами) типом деления унивалентов в анафазе I мейоза.

It was experimentally proved that crossover exchanges between homeologues are a major mechanism of forming intergenomic recombinations at the chromosome segment level during formation of recombinant genome in tetraploid triticale. The pairing frequency of homeologous chromosomes was shown to depend directly on their structural similarity. It was revealed that the transmission frequency via gametes of univalent wheat chromosomes and, accordingly, types of intergenomic recombinations at the level of entire chromosomes can be determined (along with other factors) by the type of univalent division during anaphase I of meiosis.

КИРПИЧЁВА И.В.

Луганский национальный аграрный университет,
Украина, 91008, г. Луганск, ЛНАУ, кафедра биологии растений,
e-mail: kirinopsis@rambler.ru

ВЛИЯНИЕ МУТАЦИИ *angustifolia (an3-1)* НА СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

В современных генетических исследованиях *A. thaliana* является самым популярным и удобным растительным объектом. Однако несмотря на огромное собрание морфологических мутантов, только некоторые из них использованы для генетических исследований развития листа.

Листья – это ключевые органы для понимания морфогенеза у растений [6]. Изучение листьев *A. thaliana* позволяет понять фундаментальные механизмы контроля развития листа, а также изучить эволюцию развития листа [9]. Лист обладает особенно высокой пластичностью. Изменчивость листьев наблюдается не только у разных видов, но и у одного и того же растения. Она обусловлена совокупностью внешних и внутренних факторов, определяющих его развитие [5].

Гены *ANGUSTIFOLIA (AN)* считаются ключевыми в регулировании полярности клеток и ширины листовой пластинки. Сейчас известны различные гены *AN*, определяющие формирование узких листьев, но за счет разных механизмов [8]. Настоящая работа посвящена морфологической характеристике строения листьев у мутанта *an3-1* в сравнении с диким типом.

Материалы и методы

Семена экотипа Landsberg (La0) и мутантной линии *an3-1* (N241) получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (NASC) [7]. В соответствии с едиными правилами генетической номенклатуры в тексте использовано следующее сокращение названия мутации: *an* – *angustifolia* (в пер. с лат. узкие листья) [1]. Растения выращивали в почвенной культуре в лаборатории светокультуры на кафедре биологии растений Луганского НАУ по известной методике [4]. Все наблюдения и измерения проводили в период начала цветения. Для измерений с каждого растения брали самый крупный розеточный лист и самый крупный стеблевой лист.

Результаты и обсуждение

В большинстве случаев по форме листьев между растениями разных экотипов принципиального различия нет. Среди множества образцов *A. thaliana* экотип Landsberg широко известен и часто используется в различных генетических исследованиях. В настоящей работе экотип Landsberg использован в качестве дикого (нормального) типа (WT), стандарта, с которым сравнивалась мутантная линия *an3-1*.

Для растений дикого типа свойственна гетерофиллия (изменение формы листьев в пределах одного и того же растения). Длинночерешковые округлые листья