

10. Лакин Г.Ф. Биометрия.— Москва: “Высшая школа”, 1990.— 351 с.

11. Волкова Н.С. Генетичний аналіз компонентів статевої поведінки *Drosophila melanogaster*.— Автореф. дис. ... к.б.н., 03.00.15.— Київ.— 2009.— 21 с.

Резюме

Ряд популяцій *Drosophila melanogaster*, обитающих на территории Украины охарактеризованы по адаптивно значимым поведенческим признакам. Определена генетическая составляющая межпопуляционных различий по этим признакам. Для временных характеристик спаривания проанализировано влияние условий конкуренции за полового партнёра.

Низку природних популяцій *Drosophila melanogaster* України охарактеризовано за адаптивно значущими ознаками поведінки. Визначено генетичну складову міжпопуляційних розбіжностей за цими ознаками. Для часових характеристик парування проаналізовано вплив умов конкуренції за статевого партнера.

The number of *Drosophila melanogaster* populations, inhabiting the territory of Ukraine are characterized by significant adaptive behavioral traits. The genetic component of interpopulation differences in these traits determined. For the temporal characteristics of mating the effect of competition for sexual partner analyzed.

ГОНЧАРОВА Ю.К., ЛИТВИНОВА Е.В.

Всероссийский научно-исследовательский институт риса

Россия, 350921, Краснодар, Белозерный, e-mail: sergongtchar@mail.ru

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ БАЗИС ГЕТЕРОЗИСА У ГИБРИДОВ РИСА

Физиологический базис гетерозиса до сих пор дискутируется, но многие морфологические и физиологические признаки ответственные за его проявление известны. Гетерозис проявляется уже на ранних фазах развития в виде повышенной скорости мобилизации и превращения запасных веществ, как правило, метаболические процессы протекают у гетерозисных гибридов с более высокой интенсивностью. Так проявление гетерозиса у кукурузы отмечено уже на самых ранних этапах развития, более высокая экспрессия генов у гибридов кукурузы по сравнению с родительскими формами отмечена сразу после оплодотворения, на шестой день гибридный эмбрион уже превосходит по размерам не гибридные [1]. Сверхэкспрессия была характерна для 15,3% генов из 13 999 исследуемых, 8,7% генов в данном исследовании показывали уровень экспрессии более чем в два раза превышающий таковой у родительских форм [2]. Около 4% генов (экспрессирующихся в корнях, листьях и метелках) имели различный уровень экспрессии у гибридов риса по сравнению с родительскими формами. Анализ функций генов с повышенной экспрессией показал, что в основном это гены вовлеченные в регуляцию транскрипции, инициацию репликации, синтез белка и РНК, деление клеток [3]. Изучение размеров клеток гибридов

и родительских форм показало отсутствие достоверных различий, следовательно, больший размер гибридных эмбрионов связан с более высокой скоростью деления клеток [4]. У *Vicia faba* L из изученных 5500 локусов около 9% генов показывали изменение экспрессии у гетерозисных гибридов, среди них гены вовлеченные в C:N метаболизм, гормональную регуляцию, митохондриальную активность, устойчивость к стрессам, скорость деления клеток [5]. Отмечено, быстрое развитие корневой системы гибридов обеспечивающее преимущество перед сортами по интенсивности поглощения минеральных веществ, скорости формирования фотосинтетического аппарата. Гетерозисные гибриды кукурузы как правило имеют большее число, длину, разветвленность зародышевых корешков [6] Изучению наследования признаков определяющих гетерозис у риса посвящена наша работа.

Материал и методы

Нами проводились исследования скорости роста стебля и корня у пятидневных проростков риса выращенных в термостате при t 29 °С. Объектами исследования служили 6 сортов риса, (Хазар, Нарцисс, Фонтан, ВНИИР 7718, ВНИИР 7887, Лиман) и 30 гибридных комбинаций полученных при гибридизации данных сортов по полной диаллельной схеме. Продолжительность фотосинтетической активности листовой поверхности определяли в фазу цветения. Содержание пигментов (хлорофилла a, b и каротиноидов) изучали в фазах начало кущения, выметывание, цветение. Определяли после экстракции растворителями с помощью спектрофотометра (Genesys 8). Определение пигментов в листьях растений в этаноловой вытяжке проводили по формуле Лихтенталера на высечках пробочным сверлом диаметром 0,5 см из средней части верхних 2-х листьев (20 растений образца). Высечки помещали в стеклянные бюксы с притертými крышками, заполненные 25 мл этанола. Бюксы инкубировали в термостате при +45 °С в течение 24 часов. Определяли оптическую плотность растворов на спектрофотометре при длинах волн: хлорофилл a — 665 нм; хлорофилл b — 649 нм; каротиноиды — 470 нм (в 3-х кратной повторности).

Общее содержание хлорофилла измеряли при помощи прибора Chlorophyll meter (SPAD-502 или N-тестер). Прибор обеспечивает точные измерения содержания хлорофилла без повреждения листа.

Результаты и обсуждение

Изучение генетики признаков скорость роста зародышевого корня и стебля показало полигенный характер наследования данных признаков, корреляция между средним значением родителей и суммой Vr (дисперсия) + Wr (коварианса) низкая, что говорит о ненаправленном доминировании, следовательно, в популяции есть как доминантные, так и рецессивные гены, увеличивающие признаки. Оценка среднего направления доминирования показала, что доминирование в популяции направлено в сторону увеличения признаков. По признаку скорость роста зародышевого корня показано неполное доминирование большего значения признака. Расположение линии регрессии на графике Хеймана (рис. 1) говорит о сверхдоминировании

большого значения по признаку скорость роста зародышевого стебля. Влияние межлокусного взаимодействия (комплементарный эпистаз) характерно для наследования обоих признаков, однако влияние это значительно слабее по признаку скорость роста зародышевого стебля. Генетическая дисперсия по данному признаку в популяции в основном обусловлена аддитивным действием генов. Высокие корреляции между признаками число зерен на метелке и скорость роста зародышевого корешка (0,98), а также между признаками число зерен на метелке и скорость роста зародышевого стебля (0,99), позволяют рекомендовать отбор гибридных комбинаций с высокой скоростью роста на ранних стадиях развития как метод селекции на урожайность. Высокая наследуемость (87–90%) признаков определяющих темпы роста проростка на начальных этапах развития, позволяет рекомендовать производить отбор по данным признакам при создании исходного материала.

Гетерозисные гибриды имеют повышенные показатели фотосинтеза во время налива зерна, в связи с этим важнейшее значение для селекции высокопродуктивных сортов и гибридов растений имеет изучение продолжительности фотосинтеза листовой поверхности. Изучение наследования признака продолжительности работы листовой поверхности показало: контроль изучаемого признака осуществляется полигенами. Доминирование в популяции при наследовании признака направленно в сторону увеличения показателя, корреляция между средним значением родителей и суммой (дисперсия) $Vr + Wr$ (коварианса) низкая $r(Wr+Vr) = 0,16$, что говорит о ненаправленном доминировании, следовательно, в популяции есть как доминантные, так и рецессивные гены, увеличивающие данный признак. Оценка среднего направления доминирования показала, что доминирование в популяции направлено в сторону увеличения признака. Расположение линии регрессии на графике Хеймана (рис. 2) говорит о неполном доминировании большего значения признака и значительном влиянии межлокусного взаимодействия (комплементарный эпистаз). Сорта Хазар, ВНИИР 7718 и Лиман несут больше доминантных генов по изучаемому признаку. Величина признака в сортах

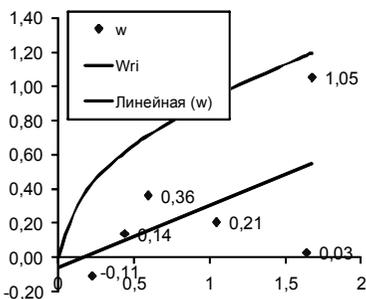


Рис. 1. Генетика признака скорость роста coleoptily

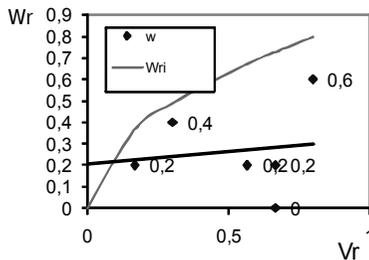


Рис. 2. Продолжительность фотосинтетической деятельности листьев

ВНИИР 7887, Фонтан, Нарцисс в основном определяется рецессивными генами. Общая комбинационная способность максимальна по данному признаку у сортов, Фонтан, ВНИИР 7887. Специфическая комбинационная способность максимальна по данному признаку в комбинациях ВНИИР 7718/Нарцисс, Нарцисс/Фонтан, Фонтан/Нарцисс. Сорта Фонтан, ВНИИР 7887, Нарцисс несут в основном рецессивные гены, увеличивающие значение данного признака и могут быть использованы в селекционных программах, направленных на улучшение признаков, характеризующих фотосинтетический потенциал.

Оценку образцов по продуктивности и отзывчивости на уровень минерального питания проводили на среднем и высоком фонах удобрений, так как на низком фоне, сортовые различия минимальны, поскольку недостаток азота является лимитирующим урожаем фактором. На повышенном и высоком фонах питания сорта четко различались по коэффициенту хозяйственной эффективности фотосинтеза (интегральному показателю донорно-акцепторных отношений у растений имеющему высокую корреляцию с их продуктивностью и отзывчивостью на азот). Для гибридов характерна большая отзывчивость на уровень минерального питания, поскольку все изученные нами гибридные комбинации показали повышение величины гетерозиса на высоком фоне минерального питания. Так на среднем фоне минерального питания гетерозис в гибридных комбинациях по количеству колосков на метелке составил: Серпантин/Белозерный — 43; Курчанка/Лиман — 32,3; ВНИИР 100999/ВНИИР 10132 — 21,7; Первоцвет/Регул — 21,8; Лидер/Белозерный — 17,7; Хазар/Краснодарский 424 — 14,8; Кубань/Нарцисс — 13,6%. На высоком фоне значения гетерозиса выше: Серпантин/Белозерный — 72,4; Курчанка/Лиман — 75,2; Первоцвет/Регул — 53,2; Лидер/Белозерный — 23,2; Хазар/Краснодарский 424 — 45,6; Кубань/Нарцисс — 64,3%. Максимальные преимущества гибридов над сортами по отзывчивости на уровень минерального питания отмечены на стадии созревания. Большинство гетерозисных гибридов показывают гетерозис над родительскими формами по продолжительности и величине потребления азота после цветения [8].

Изучение генетики признаков: содержание хлорофилла а, b, каротиноидов, также показало полигенный характер их наследования. В популяции есть как доминантные, так и рецессивные гены, увеличивающие признак. Доминирование в популяции направлено в сторону увеличения признаков. Отмечены внутрилукусные взаимодействия (неполное доминирование большего значения признака) и значительное влияние межлукусного взаимодействия (комплементарный эпистаз). Высокие корреляционные связи отмечены между признаками: содержание хлорофилла а и хлорофилла в (0,91); хлорофилла в и каротиноидов (0,81), содержание хлорофилла а и каротиноидов (0,95).

Высокая продуктивность или гетерозис проявляется у гибридов в результате интеграции в одном генотипе большого числа благоприятных генов

повышающих жизнеспособность, а также погашением действия леталей и полулеталей за счет их перехода в гетерозиготное состояние у гибридов первого поколения. Гетерозис не представляет собой особого, в генетическом отношении события, но является лишь высшей ступенью жизнеспособности [9]. Наиболее высокая жизнеспособность свойственна гибридам с мощным адаптивным гетерозисом, у которых благодаря достаточно полной реализации генотипа, уменьшается вариация индивидуумов по количественным признакам, и повышаются средние показатели в целом по каждому гибриду. Из всего выше перечисленного можно сделать заключение, что основным направлением работы в селекции и генетике должно стать создание методов позволяющих минимизировать количество летальных генов, а также объединить большое число положительных генов в одном генотипе. Доминирование большинства признаков повышающих адаптивность позволяет получать комплекс благоприятных генов уже в первом поколении.

Литература

1. *Stephanie Meyer and Stefan Scholten* Equivalent Parental Contribution to Early Plant Zygotic Development // *Current Biology*.— 2007.— Vol.17.— P. 1686–1691.
2. *Meyer S., Pospisil H., Scholten S., Aasland R., Gibson T.J., Stewart A.F.* Heterosis associated gene expression in maize embryos 6 days after fertilization exhibits additive, dominant and overdominant pattern // *Trends Biochem Sci*.— 2007.— Vol.20.— P. 56–59.
3. *Bao J., Lee S., Chen C., Zhang X., Zhang Y., Liu S., Clark T., Wang J., Cao M., Yang H., Wang S.M., Yu J.* Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its parental cultivars. *Plant Physiol*.— 2005.— Vol.138.— P. 1216–1231.
4. *Hoecker N., Keller B., Piepho H.P., Hochholdinger F.* Manifestation of heterosis during early maize (*Zea mays* L.) root development // *Theor Appl Genet*.— 2005.— Vol.12.— P. 421–429.
5. *Scholten S., Lorz H., Kranz E.* Paternal mRNA and protein synthesis coincides with male chromatin decondensation in maize zygotes // *Plant J*.— 2002.— Vol.32.— P. 221–231.
6. *Peng S.* Single-leaf and canopy photosynthesis of rice // *Redesigning rice photosynthesis to increase yield*.— Philippines.— 2000.— P. 213–228.
7. *Струнников В.А., Струнникова Л.В.* Природа гетерозиса, методы его повышения и закрепления в последующих поколениях без гибридизации // *Известия АН. Серия биологическая*.— 2000.— №6.— С. 679–687.

Резюме

В статье приведены данные по генетике признаков определяющих физиологический базис гетерозиса: скорость роста на ранних этапах развития, продолжительность фотосинтетической деятельности листьев, содержание хлорофилла а, b, каротиноидов, отзывчивость на уровень минерального питания. Доминирование большинства признаков повышающих адаптивность позволяет получать комплекс благоприятных генов уже в первом поколении.

In the article carrying out data on genetics of trait providing physiological basis heterosis in rice hybrid: speed of growth on early development stage, duration photosynthesis of leaf, contents of chlorophyll a,b and carotenoides, effectiveness of mineral nutrients. Dominance of majority traits that increased adaptability permit us receive complex of favourable gene in first generation.

ГОРЕНСКАЯ О.В., ¹ПОВАР М.В., ²ГАВРИЛОВ А.Б.

¹Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина,
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы, 4, e-mail: olgavg@bk.ru

²Метрологический центр военных эталонов ВС Украины, Харьков

АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЯ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ПРЕДИМАГИНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У ДРОЗОФИЛЫ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ МАЛЫХ ДОЗ СВЕРХВЫСОКОЧАСТОТНОГО ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ

В то время как живые организмы были окружены электромагнитными полями (ЭМ) естественных источников миллионы лет и в процессе эволюции успели к ним адаптироваться, искусственно созданные электромагнитные поля антропогенного происхождения являются новым фактором окружающей среды и множество различных аспектов действия их на биологические объекты остается не изученными [3, 8]. Дрозофила, как классический генетический объект, является наиболее удобной моделью для изучения многих аспектов действия данного физического фактора. В частности, в опытах на дрозофиле, показано изменение характера проявлений адаптивно важных признаков после воздействия электромагнитных полей, но полученные разными авторами результаты значительно различаются [9, 10]. Более того, не изученными остаются механизмы действия малых доз сверхвысокочастотного (СВЧ) излучения на клетку и геном, и зависимость полученных эффектов от генотипа особей. Одной из компонент адаптивной ценности у дрозофилы является скорость предимагинального онтогенеза. Этот признак непосредственно связан с активностью генов, что подтверждается показанной ранее тесной отрицательной корреляцией с показателем степени политемии гигантских хромосом [7]. Кроме того, длительность личиночного развития насекомых зависит от баланса в гемолимфе основных гормонов онтогенеза, которые являются и важнейшими звеньями эволюционно консервативной стресс-реакции [5]. Целью данной работы было изучение влияния малых доз СВЧ облучения на динамику предимагинального онтогенеза и зависимость эффекта от стадии развития зародыша и генотипа. Исследование этих вопросов является актуальным и в свете современных проблем экологической генетики.

Материалы и методы

В работе использовалась неселектированная линия дикого типа *Canton-S* (*C-S*) и линии с замещенным генотипом *white*_{*C-S*}, *white*^{*apricot*}_{*C-S*}, *white*^{*satsuma*}_{*C-S*} (мутации *white*, *white*^{*apricot*}, *white*^{*satsuma*} соответственно перенесены на генетический фон линии дикого типа *Canton-S* путем возвратных насыщающих скрещиваний [1]) *Drosophila melanogaster*. Данные плейотропные мутации фенотипически проявляются в изменении цвета глаз у имаго. Мух выращивали на стандартной сахарно-дрожжевой среде при температуре 24±0,5 °С. В качестве объекта воздействия использовали 2-х часовые синхронизиро-