

УДК 633.63:575:13

ГЕНЕТИЧНІ ТА МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНІ АСПЕКТИ ЧОЛОВІЧОЇ СТЕРИЛЬНОСТІ БУРЯКІВ

О.В. ДУБРОВНА, І.І. ЛЯЛЬКО

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України
Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: dubrovny@ukr.net

Узагальнено результати теоретичних та експериментальних досліджень генної та цитоплазматичної чоловічої стерильності буряків. Висвітлено сучасні уявлення про генетичний контроль ядерної стерильності, молекулярно-генетичні дослідження мітохондріального геному даної культури. Представлено відомості про нові типи стерильної плазми диких видів роду Beta.

Ключові слова: Beta, ядерна та цитоплазматична чоловіча стерильність, мітохондріальний геном

Під чоловічою стерильністю, яка знайшла широке застосування в генетичних дослідженнях та селекції рослин, і зокрема буряків, зазвичай розуміють нездатність рослин формувати повноцінні чоловічі гамети. Явище стерильності поряд із самонесумісністю і гетеростилією є “бар’єром”, який перешкоджає зниженню гетерозиготності гермафродитних квіток у рослин. До явища чоловічої стерильності належать усі випадки, коли пилок у рослин є нежиттєздатним або розвивається нормально, але не може висипатися з пиляків. Стерильність андроцею може бути частковою або повною. Серед усіх типів стерильності найширше застосування на практиці знайшли генна (ГЧС) та цитоплазматична чоловіча стерильність (ЦЧС). У цукрових буряків форми з генною чоловічою стерильністю використовуються на різних проміжних етапах селекційного процесу, зокрема при генетичних дослідженнях ознаки однонасінності, вибірковості запліднення, визначення комбінаційної здатності. Значну роль може відігравати генна стерильність і для підтримання життєздатності самозапильних ліній. ЦЧС використовується у виробництві для масової кастрації насінників, що дозволяє отримувати 100 % гібридного насіння з материнського компонента схрещування, та характеризується передачею суто по материнській лінії.

Генна стерильність знайдена більш ніж у 50 видів одно- і дводомних квіткових рослин. У окремих видів цей тип стерильності контролюється різною кількістю неідентичних генів, які локалізовані в негомологічних хромосомах і мають різний характер прояву. В більшості ж випадків вона обумовлюється мутацією одного домінантного ядерного гена і підпорядкована менделівським законам розщеплення.

Вивчення генетичної детермінації ядерної чоловічої стерильності буряків показало, що вона контролюється рецесивним геном a_1 (абортивності пилку) і успадковується за моногібридною схемою [1]. Згодом було отримано інше джерело ГЧС, яке виявилось неідентичним першому і контролювалося іншим

© О.В. ДУБРОВНА, І.І. ЛЯЛЬКО, 2010

рецесивним геном – a_2 [2]. Пізніше нові джерела генної стерильності були отримані Мглінцем [3]. Виявлені мутації відрізняються від описаних раніше як за фенотипичним проявом, так і за характером проходження мікроспорогенезу. Летальність пилку у виділених матеріалах, за даними автора, обумовлена дією різних рецесивних генів a_3 , a_4 , a_5 , a_6 та ap . Показано, що мутації a_3 , a_4 , a_6 , ap характеризуються моногенним типом успадкування, а ген a_5 успадковується за схемою дигенного контролю. Передбачається, що ген ядерної чоловічої стерильності a_1 знаходиться в одній групі зчеплення з геном стійкості до вірусної мозаїки Bm [4].

Відкриття цитоплазматичної чоловічої стерильності звичайно пов'язують з ім'ям Корренса, який в 1904 році вперше повідомив про успадкування "чоловічої стерильності у жіночих рослин чабера (*Satureya hortensis* L.) при схрещуванні їх з двостатевими особинами". Нині ЦЧС виявлена більш ніж у 300 видів одно- і дводольних рослин. Вважається, що основними джерелами ЦЧС є, головним чином, внутрішньовидові, міжвидові та міжродові гібриди. Тільки у окремих видів, в тому числі буряків, знайдено спонтанну, або мутаційну, ЦЧС. Також вважають [5,6], що джерелом стерильної плазми для цукрових буряків були дикі види, зокрема *Beta maritima* L., який легко схрещується з культурними формами і досить часто залучається в селекційний процес як донор господарсько-корисних ознак. В той же час французькі дослідники, спираючись на результати рестрикційного аналізу хлДНК тринадцяти видів буряків з секцій *Corollinae*, *Patellares* і *Vulgares*, вважають, що стерильну плазму цукрові буряки одержали від столових, створених фірмою *Semaphor* (Франція) [7].

Початок широкому вивченню і практичному застосуванню ЦЧС в селекції цукро-

вих буряків започатковано в 40-х роках минулого століття американським генетиком і селекціонером Оуеном [2, 8]. Автор висунув гіпотезу про наявність у цукрових буряків двох типів цитоплазми: нормальної (N), стерильної, мутантної (S). Подальші дослідження дозволили виділити декілька її типів: $S1$, $S2$, $S3$, $S4$ [9, 10]. Згідно теорії Оуена ЦЧС-фенотип у буряків реалізується при сполученні S -типу цитоплазми і рецесивних алелів як мінімум двох ядерних генів-відновлювачів фертильності (x і z) в гомозиготному стані ($Sxxzz$). При подальших дослідженнях явища ЦЧС Оуен дійшов висновку про нерівноцінність алелів x і z . Він припускав, що практично неможливо розрізнити генотипи $Sxxzz$ і $SxxZz$ із-за слабкого ефекту гена z . Ця гіпотеза була підтримана деякими авторами [11], які також вважали, що ген z гіпостатичний щодо гена x , що ген X відновлює повну фертильність у рослин з S цитоплазмою, а ген Z – лише часткову. Теорія Оуена досить задовільно пояснює природу цитоплазматичної чоловічої стерильності, механізм її передачі по потомствах. Але практичні результати в більшості випадків значно розходяться з теоретично очікуваними за рахунок більшої кількості стерильних або напівстерильних та фертильних форм в потомствах.

У подальшому відхилення від схеми Оуена почали пояснювати складнішим успадкуванням ознаки стерильності. Так, за даними одних авторів повністю стерильні форми мають два генотипи, інші вважають, що таким формам притаманні п'ять генотипів, які важко розрізнити за фенотипом [12]. Ряд авторів [9] припускають наявність додаткових генів, що підсилюють відновлювальну дію домінантних алелів X і Z . Інші притримуються протилежної думки, допускаючи наявність гена, який пригнічує дію рецесивних генів x і z , і тим самим підсилює прояв фертильності у генотипів з

даними алелями. До таких генів деякі автори зараховують ген *G* (жовтого забарвлення коренеплоду), інші – рецесивний ген однонасінності *m* [13].

Існувала думка про наявність трьох генів стерильності, які взаємодіють з трьома генами-модифікаторами. Ця гіпотеза була підтримана і розвинута Ковальчук [14, 15], яка показала, що різний рівень деградації пиляків протягом онтогенезу у біотипів з *S*-цитоплазмою обумовлений комплексною взаємодією не менш ніж трьох генів *rf* (*rf*₁, *rf*₂, *rf*₃). Нещодавно було практично доведено наявність третього локусу *Rf* (*Rf*₃), який відновлює фертильність у буряків [16]. В той же час, спираючись на дані літератури та результати власних досліджень, Іванов і співав. [17] дійшли висновку, що у цукрових буряків система генетичного контролю ознаки ЦЧС відрізняється дуже складним успадкуванням. На їхню думку кількість ядерних генетичних факторів, що беруть участь у формуванні чоловічої стерильності у цієї культури, необмежений.

Згідно гіпотези Аульченка із співав. [18] у контролі ЦЧС крім генів *Rf*₁ – *Rf*₂ (відповідно *X* і *Z* за Оуеном) бере участь ядерний ген *Mut*, який в рецесивному гомозиготному стані сприяє конверсії нормальної плазми в стерильну. Авторами показано, що у різних ліній буряків ядерні фактори конверсії не ідентичні. Наявність ядерного гена-мутатора підтримано й іншими авторами [19]. Варто зазначити, що тривалий час панувала думка про неможливість зворотного переходу *S* плазми в *N* стан. Останнім часом з'явилися повідомлення, що у агамоспермних рослин такий перехід не є винятковим явищем [11].

Проте незважаючи на те, що ЦЧС інтенсивно досліджували протягом багатьох років та наявність значної кількості теоретичних припущень, до цього часу не отримано чіткого експериментального підтвер-

дження для жодного з них. Треба зазначити, що всі вони не суперечать моделі Оуена, а є її модернізацією і вказують на те, що вона носить загальний характер, та підтверджують складнішу генетичну обумовленість ознаки ЦЧС. Це скоріш за все пов'язано з тим, що основна увага дослідників приділялася вивченню ядерних генів, що детермінують ознаку стерильності. Проте успадкування ЦЧС лише за материнською лінією вже саме по собі припускає відмінності не тільки в ядерному геномі, але й органелах цитоплазми, які мають власну ДНК.

Завдяки інтенсивному розвитку молекулярних методів досліджень, було однозначно визначено, що виникнення ЦЧС у рослин різних систематичних груп пов'язано з реорганізацією саме геному мітохондрій [20]. Порівняльний аналіз мітохондріального геному рослин буряків з *S* та *N* цитоплазмою виявив значну кількість перебудов у геномі стерильних форм, що відповідає основному положенню концепції генетичного контролю ЦЧС – існування двох типів цитоплазми – *N* та *S*.

Аналіз мітохондріального геному у рослин буряків з *S* та *N* цитоплазмою показав, що вони відрізняються за набором низькомолекулярних кільцевих надспіралізованих молекул ДНК, які були позначені як "а" (1,6 тпн), "b" (1,45 тпн), "с" (1,4 тпн), "d" (1,3 тпн) [21]. Співвідношення цих плазмідоподібних молекул може змінюватися протягом онтогенезу або під впливом навколишнього середовища. Із використанням молекулярних методів ідентифікації типів цитоплазми фертильних і стерильних рослин показано, що різні фертильні форми відзначаються різними комбінаціями плазмід, проте у них завжди присутнє мінікільце "с". У мітохондріальному геномі стерильних рослин, крім одиноких випадків, спостерігається лише мінікільце "а" [22, 23]. Використання рес-

трикційного аналізу, методів блот-гібридизації та секвенування для ідентифікації типів цитоплазми показало, що різниця між фертильними та стерильними рослинами не обмежується відмінністю лише в наборах мінікільцевих молекул ДНК, вони розрізняються також і за основною мітохондріальною ДНК.

Як правило, мітохондріальний геном S-типу цитоплазми відрізняється від N-типу множинними перебудовами (дуплікаціями, делеціями, інсерціями) у ділянках декількох генів. Відмінності мітохондріальних геномів рослин буряків з S та N цитоплазмами пов'язані з рекомбінаціями у ділянці генів *cob* (апоцитохром b), *cox1* та *coxII* (субодиниці цитохромоксидази c), *atpA*, *atp6* та *atp9* (α - та β -та субодиниці F_1F_0 -фактора АТФазного комплексу) [24], *nadI* (нітратдегідрогеназа) [25], *rnr26* (26S рибосомна РНК), *rps3*, *orf324*, *orf215* [17,26]. Проте, за даними Кубо та співав. [22], виявлено різницю лише між геном *cox1*, що може обумовлювати виникнення стерильності. У той же час, спираючись на результати власних досліджень, Хворостов із співав. [23] дійшли висновку, що одним з основних кандидатів на роль гена, що відповідає за розвиток ЦЧС, є ген *cob*.

У мітохондріях цукрових буряків з S-цитоплазмою також спостерігаються специфічні послідовності мтДНК, які відсутні у рослин із звичайною плазмою, крім того виявлено зміни рівня експресії деяких мітохондріальних генів. Так, Кубо і співав. [27] ідентифіковано новий ген (*trnC2-GCA*) *tRNA*(Cys), який не відповідає жодному відомому гену *tRNA* (Cys) вищих рослин. Подальші дослідження явища ЦЧС у буряків, проведені російськими вченими, показали, що мтДНК S-типу характеризується ширшим спектром структурних відмінностей від мтДНК N-типу. Деякі з цих відмінностей пов'язані з регуляторними та кодуєчими ділянками функціонально значимих

генів і здатні впливати на їхню експресію [24]. Зазначається, що досі не знайдено проміжного стану між мітохондріальними геномами S і N-типів та не з'ясовано як це може позначитися на експресії ознаки чоловічої стерильності.

Нещодавно японські вчені повідомили про повну розшифровку нуклеотидних послідовностей мітохондріальних геномів цукрових буряків з N та S цитоплазмами [26, 27]. Показано, що довжина мтДНК становить для N-типу 368799 пн та 501020 пн для S-типу. Послідовності утворюють кільцеві структури, так звані "мастер хромосоми". Узагальнюючи отримані експериментальні дані, автори дійшли висновку, що обидва геноми значною мірою збігаються. Проте в геномі рослин з ЦЧС знайдено біля 24 замін нуклеотидів у 11 генах, але не виявлено гена *orf246*, який присутній у геномі з нормальною цитоплазмою. Однак, на думку авторів, жоден із них не відповідає за чоловічу стерильність. В той же час дослідники встановили, що геном форм з ЦЧС, на відміну від геному фертильних біотипів, має чотири ORFs (*S ATP6 presequence*, *S cox2-2*, *S orf324* та *S orf119*). Саме їх автори вважають потенціальними кандидатами на гени, що обумовлюють чоловічу стерильність. В той же час Брагін і співав. [28], виходячи з результатів власних досліджень, стверджують, що присутність відкритої рамки зчитування *orf 324* не корелює з фертильністю пилку і ця послідовність не може визначати ЦЧС, хоча і може відігравати суттєву роль у підтримці структури або реалізації функцій мтДНК.

Останнім часом отримано нові дані [24] про структуру мтДНК цукрових буряків, рекомбіногенні варіації у її складі, субгеномні форми, а також про ряд молекулярних маркерів, специфічних для S- і N-типів, та гетероплазмію мтДНК на рівні точкових замін. Аналіз структури мітохондріально-

го геному, проведений Брагіним із співав. [28], виявив різну копійність послідовностей в ДНК мітохондрій рослин з *N*- та *S*-типом (за термінологією авторів *Svulg*) цитоплазми і наявність послідовностей ДНК *N*-типу у рослин з *S*-типом і навпаки.

За даними японських дослідників [26] значна різниця мітохондріальних геномів рослин цукрових буряків з *N*- та *S*-типом цитоплазми обумовлена перебудовами, основна частина яких представлена короткими повторами в термінальних ділянках. Специфічною для мтДНК форм з ЦЧС є ділянка, яка займає 13,6 % геному і відсутня у мтДНК *N*-типу. При цьому в даній ділянці 7,6 % є послідовностями, які були відомі раніше, 17,9 % – ядерною ДНК, 4,6 % – мітохондріальними епісомами, 0,1 % – пластидною ДНК. Крім того, аналіз показав, що додаткові послідовності ядерного походження можуть бути включеними в межах унікальних послідовностей.

Існує думка, що ЦЧС виникає внаслідок експресії специфічних мітохондріальних генів, які контролюють білки, що перешкоджають нормальному функціонуванню мітохондрій [29, 30]. Проте вірно зазначити, що причини і механізми виникнення ЦЧС-індукуючих генів вивчені недостатньо. Є припущення, що ці гени виникають у результаті високої рекомбінаційної активності, притаманної мітохондріальному геному [30]. Залучення молекулярних методів дослідження дозволило Брагіну і співав. [28] виявити в мтДНК *S* –типу наявність *N*-специфічних ділянок, чим вони і пояснюють явище реверсії до нормального фенотипу. На їхню думку *S* варіант геному утворився з *N* типу в процесі онто- або філогенезу.

Серед диких видів буряків *Beta maritima*, *Beta macrocarpa* і *Beta cicla* виділено чоловічостерильні форми з новими типами цитоплазми – *E*, *G* і *H*-типами, які відрізняються від описаної Оуеном.

У природних популяціях *Beta maritima*, розповсюджених на західно-європейському узбережжі Середземного моря, практично всі рослини з *G* цитоплазмою стерильні, незалежно від ядерного геному. В мтДНК *G*-типу виявлені множинні мутації генів *nad 9*, *cox II*, які призводять до змін у спектрах їхньої транскрипції та трансляції [31]. За даними Таузет і співав. [32] у генетичному контролі ЦЧС буряків з *G*-типом плазми беруть участь два мітохондріальних локуси з епістатичною взаємодією. Один із цих локусів – *RfG*(1), на думку дослідників, контролює відновлення фертильності пилку у стерильних форм. Молекулярно-генетичний аналіз цього локусу із застосуванням AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) та мікросателітних маркерів показав, що він знаходиться на 8-й хромосомі і не зчеплений з генами – відновлювачами фертильності. Показано також, що за дії даних локусів відбуваються зміни у циклі дихання. При порівнянні *S* -стерильних рослин із рослинами з *G* плазмою встановлено, що у останніх вдвічі знижений рівень цитохромоксидази, але підвищена активність альтернативної оксидази [31,33].

Системи ЦЧС буряків *E*- та *H*-типів досі практично не вивчені, хоча розповсюджені досить широко. Зазначено лише, що структура мтДНК цих типів відрізняється від *G*- та *O*-типів, а відновлення фертильності у таких форм спостерігається дуже рідко [31].

Поряд з отриманням чоловічостерильних форм традиційними методами селекції, для створення нових вихідних матеріалів сучасних гібридів все більшого поширення набувають біотехнологічні підходи. Відомо, що умови культури *in vitro* є потужним чинником дестабілізації геному, який призводить до появи ЧС мутацій. Ельконін та співав. [34] повідомляють про отримання у сорго в культурі *in vitro* нових

джерел стерильності, яка регулюється онтогенетично (ОРЧС). На основі чоловічостерильних регенерантів ними отримані лінії із стерильністю, прояв якої контролювався протягом всього онтогенезу [35] – молоді пагони рослин характеризувалися практично повною чоловічою стерильністю. Показано, що таке онтогенетичне відновлення чоловічої фертильності контролюється ядерними генами. Експресія чоловічої стерильності у ліній з ОРЧС залежить від температури під час мікроспорогенезу – максимально чітко виявляється в прохолодних умовах, підвищення середньодобової температури на 2-3 градуси призводить до значного підвищення рівня чоловічої фертильності.

На сучасному етапі проводяться спроби отримання стерильних форм у різних видів рослин за допомогою методів генетичної інженерії [36, 37]. За їхньою допомогою створено чоловічостерильні рослини рису, ріпаку, буряків та ряду інших культур [36]. Показано можливість створення чоловічостерильних форм у ріпаку на основі антисенсових конструкцій гена *Ver1*, що визначає життєздатність пилоквих зерен. У трансгенних рослин виявили деградацію тапетума та недорозвинуті пилкові зерна [36]. Запропоновано спосіб отримання ЧС форм у вищих рослин за використання конструкцій гена генеративних клітин рослин або його функціональних еквівалентів у конструкції з промоторами, що специфічні для тапетума і пилку [38, 39]. Проте результати цих досліджень також поки що не знайшли використання в практиці сільського господарства.

Останнім часом форми з генетичною чоловічою стерильністю у різних видів рослин одержують з культури соматичних клітин, за допомогою методів клітинної інженерії, при обробці калюсних культур різними розчинами антибіотиків [34, 35, 40–42]. Отримані форми з ГЧС у сор-

го при обробці калюсних культур різними розчинами стрептоміцину [40]. Індуковані мутації ЧС зберігалися у поколіннях A_1 та BC_1 , але в багатьох сім'ях виявляли генетичну нестабільність. Дослідження мутантів з ГЧС, отриманих в основному методами генної інженерії, дозволило ідентифікувати низку ядерних генів, що контролюють розвиток пиляків і пилку [43].

У буряків перетворення мітохondріального геному також виявлено в культурі *in vitro* [25,44]. Значні зміни мтДНК, пов'язані з нуклеотидними послідовностями генів *atpA* та *atpB*, виявлено у процесі тривалого культивування калюсних культур, отриманих від чоловічостерильної та фертильної форм [44]. У чоловічостерильного генотипу методом блот-гібридизації з *atpA* показана наявність додаткового фрагмента 3,9 тпн. У фертильного генотипу після зондування з *atpB* виявлено відсутність фрагмента 2,1 тпн, що обумовлює мінливість мтДНК. Реорганізацію геному мітохондрій виявлено у однієї з 30 рослин, регенерованої з калюсу, отриманого від ЦЧС лінії цукрових буряків. У регенеранта зникли рестрикційні фрагменти, характерні для S- цитоплазми, і з'явилися нові, притаманні N-цитоплазмі [25].

Підсумовуючи, варто зазначити, що, завдяки поєднанню традиційних та сучасних молекулярних методів досліджень, у вивченні механізмів чоловічої стерильності рослин, і зокрема буряків, досягнуто значного прогресу, що наблизило дослідників до розкриття молекулярно-генетичних механізмів ЧС та надало можливість визначити певні гени, які з великою долею імовірності можуть відповідати за розвиток ЦЧС. Варто зауважити, що нещодавно отримано нові результати стосовно структури та функції клітин тапетуму, змін розподілу Ca^{2+} , активності АТФази, будови цитоскелету та апоптозу клітин пиляків, що, на думку авторів, дасть мож-

ливість розкрити механізми чоловічої стерильності вищих рослин [45]. Виділено та секвеновано нуклеотидну послідовність гена *Ms45*, яка визначає стерильність, а також амінокислотну послідовність білків MS45, що кодується цим геном. Запропоновано метод регуляції чоловічої фертильності у стерильних форм за допомогою індукцибельних промоторів, які дозволяють “включати” та “виключати” експресію генів, що відповідають за фертильність рослин [37]. Проте залишається ще багато питань, які потребують свого вирішення і тому дослідження в цьому напрямку є важливими як для вирішення теоретичних питань спеціальної генетики буряків, так і для практичної селекції цієї важливої сільськогосподарської культури.

Перелік літератури

1. Owen F.V. Inheritance of cross and self sterility and self fertility in *Beta vulgaris* L. // J.Agr.Res. – 1942. – Vol. 64, № 12. – P. 679–698.
2. Owen F.V. Mendelian male sterility in sugar beet // J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. – 1952. – Vol. 7, № 2. – P. 372–376.
3. Mglinets A.V. Cytological and genetic investigation of abnormal pollen development in sugar beet // J. Sugar beet res. – 2000. – Vol. 37, № 4. – P. 143–151.
4. Friesen T.L., Meiland J.J., Aasheim M.L., Hunger S., Borehardt D.C., Lewellen R.T. Identification of a SCAR marker associated with Bm the beet mosaic virus resistance gene, on chromosome 1 of sugar beet // Plant Breed. – 2006. – Vol. 125, №2. – P. 167–172.
5. Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Мири геномов органелл. – Минск: Тэхналогія, 2003. – 494 с.
6. Sadoch Z., Goc A., Wierzchoslawski R., Dalke L. Cytoplasmic male sterility in hybrids of sterile wild beet (*Beta vulgaris*, ssp.maritima) and O-type fertile sugar beet (*Beta vulgaris* L.): molecular analysis of mitochondrial and nuclear genomes // Mol.Breed. – 2003. – Vol. 11, № 2. – P. 137–148.
7. Bonavent J.F., Bessone L., Geny A., Berville A., Denizof J.P., Brian C. A possible origin for the sugar beet cytoplasmic male sterility source Owen // Genome. – 1989. – Vol. 32, №2. – P. 322–327.
8. Owen F.V. Cytoplasmically inherited male-sterility in sugar beet // J. Agr. Res. – 1945. – № 19. – P. 423–440.
9. Kinoshita T., Mikami T. Classification of male sterile cytoplasmic types in sugar beet // J. Fac. Agr.Hokkaido Univ. – 1996. – Vol. 64, № 3. – P. 219–228.
10. Toshikazu K., Naoki O., Masakatsu T. Селекция линий сахарной свеклы с ЦМС и разными цитоплазмами. 2. Селекция семенных родительских линий ЦМС с разной цитоплазмой // Proc.Jap. Soc.Sugar Beet Technol. – 1997. – № 8. – P. 42–47.
11. Ошевнев В.П., Грибанова Н.П. Улучшение компонентов гибридов сахарной свеклы в процессе поддерживающей селекции и первичного семеноводства // Докл. Рос. акад.с.-х. наук. – 2003. – № 1. – С. 11–15.
12. Дубровна О.В., Лялько И.И., Парий Ф.Н. Генетический контроль морфологических признаков свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Цитология и генетика. – 2003. – Т. 37, № 4. – С. 57–72.
13. Чугункова Т.В., Дубровна О.В., Лялько І.І. Генетичні і цитогенетичні основи гетерозису у рослин. – К.: Логос, 2006. – 258 с.
14. Ковальчук Н.С. Процесс восстановления фертильности пыльцы у сахарной свеклы с ЦМС S-типа // Вісник аграрної науки. – 2000. – № 4. – С. 39–43.
15. Ковальчук Н.С. Генетический анализ ядерного контроля ЦМС у сахарной свеклы // Вісник аграрної науки. – 2000. – № 9. – С. 30–34.
16. Hjerdin-Panagopoulos A., Kraft T., Rading I. Three QTL regions of Owen CMS in sugar beet // Crop Sci. 2004. – Vol. 42. – P. 540–544.
17. Иванов М.К., Ревенко А.С., Дымшиц Г.М. Структурные вариации митохондриального генома сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) в районах гена *gps3* и *orf215*, ассоциированные с признаком цитоплазматической мужской стерильности // Молекуляр. биология. – 2004. – Т. 38, № 3. – С. 413–419.
18. Аульченко Ю.С., Вепрев С.Г., Арсенович Т.И. Изменение типа цитоплазмы сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) при инбридинге. 11. Сегрегационный анализ родословной // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 7. – С. 943–950.
19. Вепрев С.Г., Хворостов И.Б., Дымшиц Г.М. Изменение типа цитоплазмы у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) при инбридинге. II. Влияние гибридизации // Генетика. – 2003. – Т. 39, № 6. – С. 796–804.
20. Budar F., Pelletier G. Male sterility in plants : occurrence, determinism, significance and use // C. R. Acad. Sci. III. – 2001. – Vol. 324, № 6. – P. 543–550.

21. Powling A., Ellis T. Studies on the organelle genomes of sugar-beet with male-fertile and male-sterile cytoplasms // Theor. Appl. Genet. – 1983. – Vol. 65, № 4. – P. 323–328.
22. Kubo T., Nishizawa S., Mikami T. Alteration in organization and transcription of the mitochondrial genome of cytoplasmic male sterile sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // Mol. Gen. Genet. – 1999, № 2. – P. 283–290.
23. Хворостов И.Б., Иванов М.К., Морозов И.В., Дымшиц Г.М. Ассоциированные с цитоплазматической мужской стерильностью перестройки митохондриального генома сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) в области гена *cob* // Молек. биология. – 2001. – Vol. 35, №5. – С. 824–826.
24. Иванов М.К., Ревенко А.С., Малецкая Е.И., Малецкий С.И., Дымшиц Г.М. Вариации структуры и спектров транскрипции митохондриальной ДНК в пыльцестерильных апоизоготических потомствах сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 11. – С. 1511–1521.
25. Dikalova A.E., Dudareva N.A., Kubalakova M., Salganic R.I. Rearrangement in the sugar beet mitochondrial DNA induced by cell suspension, callus cultures and regeneration // Theor. Appl. Genet. – 1993. – Vol. 86, № 6. – P. 699–704.
26. Satoh M., Kubo T., Mikami T. The Owen mitochondrial genome in sugar beet (*Beta vulgaris* L.): possible mechanisms of extensive rearrangements and the origin of the mitotype-unique regions // Theor. Appl. Genet. – 2006. – Vol. 113, № 3. – P. 477–484.
27. Kubo T., Nishizawa S., Sugawara A., Stshoda N., Estiati A., Micami T. The complete nucleotide sequence of the mitochondrial genome of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) reveals a novel gene for t-RNA(Cys) (GCA) // Nucleic Acids Research. – 2000. – Vol. 28, № 13. – P. 2571–2576.
28. Брагин А.Г., Петров В.В., Краснов А.А., Иванов М.К., Дымшиц Г.М. Анализ структуры митохондриального генома сахарной свеклы методом ПЦР в реальном времени // Структура и экспрессия митохондриального генома растений : Мат-лы Всероссийской научн. конф., Иркутск, 3–7 сентября, 2006. Иркутск. – 2006. – С. 17–22.
29. Chase C.D., Gabay-Laughnan S. Cytoplasmic male sterility and fertility restoration by nuclear genes // Molecular Biology and Biotechnology of Plant Organelles / Eds Daniell H., Chase C.D. – Springer, 2004. – P. 593–621.
30. Hanson M.R., Bentolila S. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development // Plant Cell. – 2004. – Vol. 16 (Suppl.). – P. 154–169.
31. Ducos E., Touzet P., Boutry M. The male sterile G cytoplasm of wild beet displays modified mitochondrial respiratory complex // Plant. – 2001. – Vol. 26, №2. – P. 171–180.
32. Touzet P., Hueber N., Burkholz A., Barnes S., Cuguen J. Genetic analysis of male fertility restoration in wild cytoplasmic male fertility G of beet // Theor. Appl. Genet. – 2004. – Vol. 109, № 1. – P.240–247.
33. Nishizawa S., Mikami T. Kubo T. Mitochondrial DNA phylogeny of cultivated and wild beets: relationships among cytoplasmic male-sterility-inducing and nonsterilizing cytoplasms // Theor. Appl. Genet. – 2005. – Vol. 111, № 2. – P. 250–255.
34. Эльконин Л.А., Тырнов В.С. Генетический контроль цитоплазматической мужской стерильности растений: состояние проблемы и современные подходы для ее исследования // Генетика. – 2000. – Т.36, №4. – С. 437–450.
35. Эльконин Л.А., Беляева Е.В., Носова О.Н. Исследование новых источников мужской стерильности у сорго, полученных в культуре *in vitro*. // Тез. докл. III съезда ВОГиС Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития. Москва, 6–12 июня 2004. – М., 2004. – Т.1. – С.133.
36. Zhang J., Singh M., Swoboda I., Bhalla P. Agrobacterium – mediated transformation and generation of male sterile lines of Australian canola // Austral. J. Agr. Res. – 2005. – Vol. 56, №4. – P. 353–361.
37. Albertsen M., Beach L.R., Howard J., Huffman G. Nucleotide sequences mediating male sterility and method of using same: Заявка 696895 Австралия, НПК6 С 12N 015/29, C07/K 014/415. Pioneer Hi-Breed International Ins. № 10891/95. Опубл. 24.09.98. 33.
38. Freistaat B., Rostsch T., Goetz M. Promoter system and production and use of the same : Пат. 7012173 США, МПК⁷ С 12 N 15/29 №10/009966. Оп.2006
39. Singh IM., Bhalla P., Xu H.-L., Swoboda I. Novel nucleic acid molecules and uses therefore : Пат.797707 Австралия, МПК⁶ с12 N 015/82 Melbourne – №200245914. Оп.10.02.05.
40. Эльконин Л.А., Цветова М.И. Генетическое и цитогенетическое исследование мутации мужской стерильности, индуцируемой стрептомицином в культуре тканей сорго // Генетика. – 2008. – Т. 44, №5. – С. 663–673.
41. Zhang X., Wang M., Ma J., Zhang J., Yang J. Цитологическое изучение рецессивных ядерных мужских стерильных линий арбуза // J. Northwest Sci-Tech. Univ. Agr. and Forest. Nat. Sci. – 2005. – Vol. 33, № 1. – P. 71–74.

42. Лан М.З., У. Л., Ден Л., Луан С., Чен Л.Б. Влияние температуры и длины дня на фертильность пыльцы у чувствительной к фотопериоду формы риса *indica* с мужской стерильностью // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, №5. – С. 771–776.
43. McCormick S. Control of the male gametophyte development // The Plant Cell. – 2004. – Vol. 16. – P. 142–153.
44. Sadoch Z., Majewska-Sawka A., Jazdzewska E., Niklas A. Changes in sugar beet mitochondrial DNA induced during callus stage // Plant Breeding. – 2000. – Vol. 119, № 2. – P. 107–110.
45. Xie Chao-Tian, Wei Dong-Vei, Tian Hui-Qiao Zhiwu shengli yu fenzishengwuxue xuebao // J.Plant Phys. And Mol.Biol. – 2006. – Vol. 32, № 1. – P.17–23.

Представлено С.С. Малютою.
Надійшла 8.02.2010.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ СВЕКЛЫ

О.В. Дубровная, И.И. Лялько

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины,
Украина, 03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17
e-mail: dubrovny@ukr.net

Обобщены результаты теоретических и экспериментальных исследований генной и цитоплазматической мужской стерильнос-

ти свеклы. Освещены современные представления о генетическом контроле ядерной стерильности, молекулярно-генетических исследованиях митохондриального генома данной культуры. Представлены сведения о новых типах стерильной плазмы диких видов рода *Beta*.
Ключевые слова: *Beta*, ядерная и цитоплазматическая мужская стерильность митохондриальным геном.

GENETICAL AND MOLECULAR ASPECTS OF MALE STERILITY OF THE BEET

O.V. Dubrovna, I.I. Lyalko

Institute of Plant Physiology and Genetics, of NAS of Ukraine
Ukraine, 03022, Kyiv, Vasylkivska St., 31/17
e-mail: dubrovny@ukr.net

The results of theoretical and experimental researches of gene and cytoplasmic male sterility of the beet has been generalized. A current idea about the genetical control of gene sterility, molecular investigations into the mitochondrial genome of the given culture has been highlighted. Data on new types of sterile plasma for wild species of *Beta* has been presented.

Key words: *Beta*, gene and cytoplasmic male sterility, mitochondrial genome.