

СОКОЛОВА Е.И.

Луганский национальный аграрный университет,
Украина, 91008, г. Луганск, ЛНАУ, e-mail: s-e-i@mail.ru

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ КАРТИРОВАННЫХ ГЕНОВ *API*, *BP*, *GL1*, *CH5*, *CLV1*, *MIN* *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) НЕУНН. ПО ПРИЗНАКУ «МАССА РАСТЕНИЯ»

Арабидопсис Таля (резушка Таля, *Arabidopsis thaliana*) – небольшое растение сем. Капустные в последнее десятилетие стал известным модельным объектом. Наряду с коротким жизненным циклом и малым числом хромосом, арабидопсис обладает высокой плодовитостью и миниатюрностью, которая позволяет выращивать это растение в лабораторных условиях круглый год [1]. В настоящее время реализуется проект по изучению функций всех генов данного вида (на молекулярном, клеточном, тканевом, организменном и более высоких уровнях). Это новое направление исследований получило название «функциональной геномики» [1]. Для решения данных проблем необходимы сведения об индивидуальном и совместном влиянии всех, но, прежде всего, картированных генов арабидопсиса.

Цель данной работы было изучить степень распространенности взаимодействия и аддитивного действия генов на примере арабидопсиса Таля установить, какие типы взаимодействия встречаются и как часто. Настоящая статья посвящена анализу влияний мутантных аллелей картированных генов арабидопсиса *API*, *BP*, *GL1*, *CH5*, *CLV1*, *MIN* на количественный признак «масса растения».

Материалы и методы

Исходной была гомозиготная линия арабидопсиса *Landsberg erecta* (*Ler*). На ее генетической основе получены мутантные чистые линии *ap1-1*, *bp-1*, *chl-1*, *ch5-1*, *clv1-1*, *gll-1* и *min-1* [2]. Семена данных линий любезно предоставлены нам из Ноттингемского центра по сохранению генетической коллекции арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis stock centre, NASC). В табл. 1 приведена характеристика изучавшихся линий арабидопсиса.

Таблица 1

Характеристика гомозиготных линий арабидопсиса

Локус (аллель)	Название	Фенотип	Расположение в хромосоме
	<i>Landsberg erecta</i>	Растение зеленого цвета с опушением, лепестки белого цвета, длинные цветоножки, плоды заостренные, направлены косо вверх	
<i>ap1-1</i>	<i>Apetala</i>	Лепестки отсутствуют или рудиментарные	1 – 99.3
<i>bp-1</i>	<i>Brevipedicellus</i>	Короткие цветоножки. Плоды повернуты вниз	4 – 15.0
<i>chl-1</i>	<i>Chlorina</i>	Желто-зеленое растение	1 – 58.4
<i>ch5-1</i>	<i>Chlorina</i>	Желто-зеленое растение	5 – 42.5
<i>clv1-1</i>	<i>Clavata</i>	Булавовидные стручки	1 – 110
<i>gll-1</i>	<i>Glabra</i>	Отсутствие опушения на листьях и стебле, ярко-зеленые листья	3 – 46.2
<i>min-1</i>	<i>Miniature</i>	Полукарлик; бледно-зеленые листья	5 – 89.6

В лаборатории светокультуры Луганского национального аграрного университета путем искусственного скрещивания и последующего отбора в F₂ были получены димутантные линии *ap1-1, bp-1*; *ap1-1, chl-1*; *ap1-1, gll-1*; *bp-1, ch5-1*; *bp-1, clv1-1*; *bp-1, gll-1*; *bp-1, min-1*; *ch5-1, clv1-1* и *ch5-1, gll-1*. Димутантные линии сочетают

в себе оба качественных признака (например, у линии *ch5-1,clv1-1* растение желто-зеленого цвета, стручки булавовидной формы).

В первом эксперименте изучали плейотропное действие картированных генов *CH5* и *CLV1* на массу растения. Измерения массы растений проводили отдельно у каждого растения при раскрытии первого бутона.

Растения всех четырех линий (*Ler*; *ch5-1*; *clv1-1*; *ch5-1,clv1-1*) выращивали одновременно в одном ящике в почвенной культуре при полной рендомизации [3]. Таким образом, мы располагали всеми четырьмя возможными гомозиготными генотипами, образующимися при комбинации аллелей *CH5*, *ch5-1*, *CLV1* и *clv1-1*. Растения были посажены квадратным способом на расстояниях, исключающих конкуренцию между ними. Освещение было круглосуточным. При такой организации эксперимента мы могли оценить только так называемые гомозиготно-гомозиготные взаимодействия, которые и представляют интерес в синтетической селекции самоопылителей.

Изучаемые мутантные аллели являются рецессивными по отношению к аллелям дикого типа (*ch5-1* < *CH5*, *clv1-1* < *CLV1*). Ранее было установлено, что если по качественному признаку наблюдается полное доминирование, то такое же полное генотипическое доминирование бывает и по всем тем количественным признакам, на которые плейотропно влияет исследуемый ген. Среднее фенотипическое значение генотипа *CH5CH5CLV1CLV1* оказывается таким же, как и других генотипов с общей формулой *CH5-CLV1-*: генотипа *ch5-1ch5-1CLV1CLV1* – как всех генотипов с формулой *ch5-1ch5-1CLV1-*; генотипа *CH5CH5clv1-1clv1-1* – как генотипов *CH5-clv1-1clv1-1* [4].

Растения чистых линий выращивали в соотношении 1 *CH5CH5CLV1CLV1* (*Landsberg erecta*) : 1 *ch5-1ch5-1CLV1CLV1* (первый мутант): 1 *CH5CH5clv1-1clv1-1* (второй мутант): 1 *ch5-1ch5-1clv1-1clv1-1* (двойной рецессив). Объективно сравнивая эти гомозиготные линии, делали заключения о характере совместного действия генов. Аналогичным образом изучали действие других генов.

При обработке результатов использовали как обычные математико-статистические методы [5], так и недавно предложенный нами метод количественной оценки эпистаза [6]. Обработку производили на персональном компьютере по программам, разработанным в Луганском национальном аграрном университете.

Результаты и обсуждение

В табл. 2 приведены статистики первого порядка гомозиготных линий *Ler*; *ch5-1*; *clv1-1*; *ch5-1,clv1-1* по признаку «масса растения».

Таблица 2

Элементарные статистики гомозиготных линий *Ler*; *ch5-1*; *clv1-1*; *ch5-1,clv1-1*

Линия	Объем выборки	Среднее фенотипическое значение и его ошибка	Дисперсия	Коэффициент вариации, %
<i>Ler</i>	45	86.91±3.34	502.45	25.79
<i>ch5-1</i>	39	56.67±5.00	975.18	55.11
<i>clv1-1</i>	41	66.78±3.07	386.23	29.43
<i>ch5-1,clv1-1</i>	44	58.75±2.78	338.94	31.34

Как видно из табл. 2, выборки были большие (39 и больше растений каждой линии), что позволяет надежно оценить параметры совокупностей. Изменчивость в чистых линиях, а в таких линиях она исключительно средовая, была высокой во всех линиях (коэффициент вариации более 25%).

Оценить совместное действие генов позволяет предложенный недавно новый метод оценки эпистаза, доложенный на VII съезде Украинского общества генетиков и

селекционером им. Н.И. Вавилова (Крым, 2002) и опубликованный в работе [6]. Он основывается на вычислении эпистатического отклонения i^{ab} и его статистической ошибки s_i^{ab} .

Эпистатическое отклонение значения признака димутантной линии от того значения, которое ожидается при аддитивном действии генов, можно определить по формуле: $i^{ab} = AABb + aabb - aaBB - AAbb$. В нашем случае $i^{ab} = 22.21 \pm 7.30$ мг.

Достоверность эпистаза устанавливается с использованием упрощенного t-критерия, равного частному от деления генетического параметра, взятого по модулю, на его ошибку репрезентативности ($t = 22.21 / 7.30 = 3.04$). 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 $I = i^{ab} / AABb$ ($I = 25.56\%$).

Результаты этого и других экспериментов представлены в табл. 3.

Таблица 3

№ п/п	Комбинация аллелей	Наличие взаимодействия	Описание совместного действия генов
1	<i>ap1-1</i> и <i>bp-1</i>	+	положительный эпистаз
2	<i>ap1-1</i> и <i>ch5-1</i>	+	положительный эпистаз
3	<i>ap1-1</i> и <i>gll-1</i>	-	на изучаемый признак влияет только один ген (<i>GL1</i>)
4	<i>bp-1</i> и <i>ch5-1</i>	+	отрицательный эпистаз
5	<i>bp-1</i> и <i>chl1-1</i>	+	положительный эпистаз
6	<i>bp-1</i> и <i>gll-1</i>	-	аддитивное действие генов
7	<i>bp-1</i> и <i>min-1</i>	+	положительный эпистаз
8	<i>chl1-1</i> и <i>gll-1</i>	-	аддитивное действие генов
9	<i>ch5-1</i> и <i>chl1-1</i>	+	положительный эпистаз
10	<i>ch5-1</i> и <i>gll-1</i>	+	отрицательный эпистаз

Как видно из табл. 3, взаимодействие генов – распространенное явление в количественной генетике растений. По одному признаку (масса растений) наблюдаются разные типы взаимодействий – как положительный, так и отрицательный эпистаз (табл. 3).

Встречаются также случаи, когда взаимодействие генов отсутствует. Сюда относятся как случаи, когда на изучаемый признак влияет только один ген (понятно, что взаимодействие генов будет отсутствовать), так и случаи, когда наблюдается аддитивное действие генов, когда эффекты обоих генов суммируются.

Таким образом, если два последних случая исключить, из 10 рассмотренных случаев совместного действия генов в 7 случаях наблюдали взаимодействие генов, в 2 случаях аддитивное действие генов, в 1 случае влиял только один ген.

Выводы:

1. Взаимодействие генов у арабидопсиса по признаку «масса растения» – распространенное явление.
2. У арабидопсиса встречаются разные типы совместного действия генов – как эпистаз, так и аддитивное действие генов.
3. Направление эпистаза может быть разным – как положительным, так и отрицательным.

Литература

1. Ежова Т.А., Лебедева О.В., Огаркова О.А. и др. *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений. – М.: МАКС Пресс, 2003. – 220 с.
2. Seed List. The Nottingham Arabidopsis stock centre. – Nottingham: The Univer. of Notting., 1994. – 147 p.

3. Соколов І.Д., Шеліхов П.В., Соколова Т.І. та ін. Генетика. Практикум. – 4-е вид., виправлене та допов. К.: Арістей, 2003. – 176 с.
4. Брусенцова М.Ю. Спадкування плейотропних кількісних ефектів при тригибридному схрещуванні *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: Автореф. дис. ... кан. биол. наук: 03.00.15/ ВИР РАСХН. С.-Петербург, 1996. - 18 с.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. – 351 с.
6. Сыч Е.И. Новый метод оценки взаимодействия генов в количественной генетике растений // Збірн. наук. праць Луганського НАУ. – 2003. - № 22 (34). – С. 65-71.

Резюме

Изучали взаимодействие картированных генов арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh) *API*, *BP*, *GLI*, *CH5*, *CLVI* и *MIN* по признаку «масса растения». При совместном действии генов наблюдали как взаимодействие, так и аддитивное действие генов.

Вивчали взаємодію картованих генів арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh) *API*, *BP*, *GLI*, *CH5*, *CLVI* та *MIN* за ознакою «маса рослин». При спільній дії генів спостерігали як взаємодію, так і адитивну дію генів.

The interaction of the mapped genes *API*, *BP*, *GLI*, *CH5*, *CLVI* and *MIN* of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh was studied according to the trait «the weight of plants». At joint action of genes we observed both their interaction and additive action of genes.

ТИТОК М.А., БУЛЫГА И. М., ВАСИЛЕНКО С.Л.

Белорусский государственный университет,

Беларусь, 220030, Минск, пр-т Независимости, 4, e-mail: titok@bsu.by

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ БИОДЕГРАДАЦИОННЫХ ДЕТЕРМИНАНТ У ПРИРОДНЫХ БАКТЕРИЙ *PSEUDOMONAS*

Горизонтальный перенос генов биodeградации, приводящий к распространению признаков утилизации органических соединений внутри и между микробными сообществами, осуществляется за счет конъюгационного переноса D-плазмид. Транспозонная организация катаболитных оперонов предполагает, что входящие в их состав гены, обладая высокой степенью пластичности, могут распространяться среди бактериальных популяций, повышая адаптивные свойства микроорганизмов. Рекомбинационные события, обеспечивающие транспозицию мобильных генетических элементов, а также факторы внешней среды и различное генетическое окружение могут приводить к изменению генетической организации детерминант деградации органических соединений. В этом плане определенный интерес представляют гены *nahAc* и *nahG*, входящие соответственно в состав «верхнего» и «нижнего» *nah*-оперонов и детерминирующие ферменты с широкой субстратной специфичностью. Об эволюционных преобразованиях данных генетических детерминант могут свидетельствовать мутационные изменения, в результате которых образуются полиморфные локусы, а также наличие дублированных генов, дивергенция которых способствует возникновению новых ферментативных активностей. Наличие определенных сочетаний генетических детерминант в составе различных бактериальных репликонов может являться результатом рекомбинационных событий, приводящих к модификационной изменчивости генетического материала. Понимание процессов и закономерностей, лежащих в основе преобразований систем