

within the limits of ecology-geographical groups. The relict endemic grapevine of Crimea specifies that this region is the sub region of culture origin.

ГОРДЕЙ И. А., БЕЛЬКО Н. Б., ЛЮСИКОВ О. М.

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси

Беларусь, 220072, Минск, ул. Академическая, 27, e-mail: I.Gordej@igc.bas-net.by

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ГЕНОМА СЕКАЛОТРИТИКУМ

Полиплоидия является важнейшим фактором эволюции культурных злаков. Об этом свидетельствуют *естественные* полиплоидные ряды у пшеницы, овса, ячменя и других родов. Виды с наибольшим числом хромосом имеют наиболее широкий ареал распространения и использования в сельскохозяйственном производстве: например, гексаплоидные ($2n = 42$) и тетраплоидные ($2n = 28$) виды пшеницы, гексаплоидные виды тритикале и овса. По образному выражению П. М. Жуковского, «человечество питается в основном продуктами растительной полиплоидии» [1].

С целью усиления экспрессии генома ржи и повышения адаптивного потенциала тритикале к почвенно-климатическим условиям Беларуси нами проводятся исследования по созданию принципиально нового типа ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи – секалотрититикум. Создание секалотрититикум направлено на решение следующих проблем:

- усиление экспрессии генома ржи и повышение адаптивного потенциала тритикале;
- расширение генофонда и увеличение генотипической изменчивости пшенично-ржаных амфидиплоидов;
- повышение зимостойкости, устойчивости к болезням и экологической адаптивности;
- расширение ареала распространения тритикале.

Материалы и методы

Методика синтеза секалотрититикум основана на использовании в качестве источников ржаного генома современных высокоурожайных сортов тетраплоидной ржи (RRRR, $4x=28$), а пшеничных геномов – гексаплоидных тритикале (AABBRR, $6x=42$):

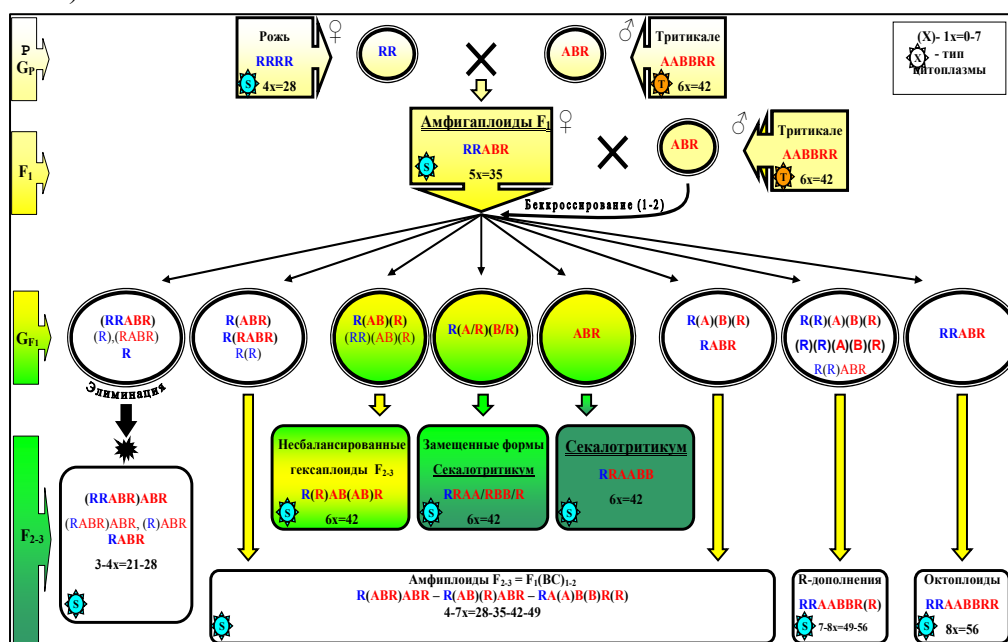


Рисунок 1. Схема создания ржано-пшеничных амфидиплоидов – секалотритикум (А.с. 1734602) [2, 3].

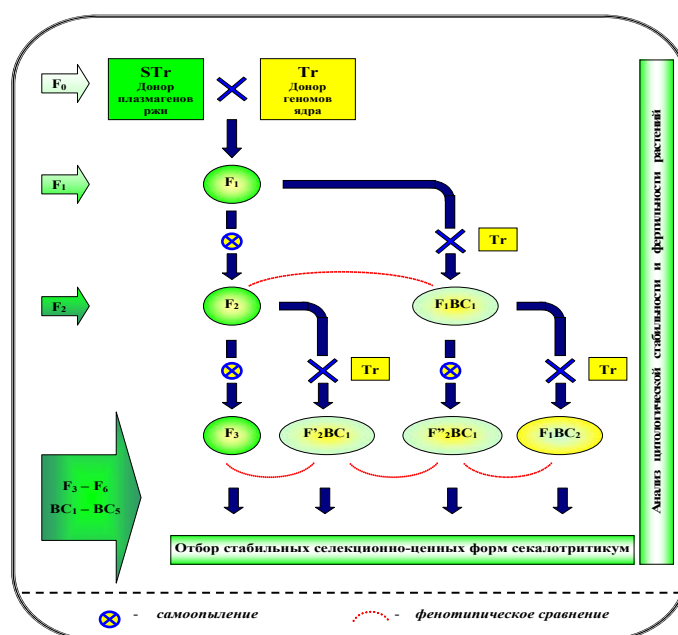


Рисунок 2. Схема рекомбинационного синтеза вторичных секалотритикум

Результаты и обсуждение

Для ускорения процесса создания селекционно-ценных форм секалотритикум и формирования их полигенома исследовали эффективность новых подходов и генетических факторов:

- использование в качестве источников ржаного генома современных высокоурожайных сортов тетраплоидной ржи (RRRR, $4x=28$), а пшеничных геномов – гексаплоидных тритикале (AABBRR, $6x=42$);
- использование вида-посредника («bridge species») – тритикале для преодоления прогамной односторонней несовместимости ржи с пшеницей путем ингибирования S-РНКаз ржи;
- использование 1-2-кратного беккросса и создание гетерогенности между ржаными геномами от ржи и тритикале;
- диплоидное состояние генома ржи (RR) в составе полигенома ржано-тритикальных гибридов F_1 (RRABR, $5x=35$);
- промоторный эффект тройной дозы генома ржи на гомеологичную конъюгацию хромосом у гибридов F_1 ;
- редукционное и эквационное деление унивалентов в $A1$, образование микроядер и их последующая элиминация у гибридов F_1 , частичная мейотическая нередукция;
- разнообразие жизнеспособных гамет и потомств ржано-тритикальных гибридов F_1 и амфидиплоидов $F_1 BC_1$;
- утилизация несбалансированных по хромосомному составу ржано-тритикальных амфидиплоидов $F_1 BC_1$;
- гетероплазматический эффект – более полная экспрессия генома ржи в своей цитоплазме;
- интрогрессивная гибридизация секалотритикум с тритикале.

Прямые скрещивания ржи с пшеницей (RR x AABBDD, RRRR x AABBDD) оказались безрезультатными вследствие сильной реакции односторонней

несовместимости. Молекулярно-биохимические исследования показали, что самонесовместимые (СН) виды, к которым относится рожь (*Secale cereale* L.), содержат S-специфические РНКазы, которые деградируют РНК пыльцы самосовместимых (СС) видов, в данном случае пшеницы (*Triticum aestivum* L.), что вызывает ингибирование и остановку роста пыльцевых трубок, которые не достигают завязи, и не проходит оплодотворение яйцеклеток [4].

Для преодоления односторонней несовместимости ржи с пшеницей нами использован вид-посредник (“bridge species”). Наиболее близким видом-посредником для гибридизации ржи с пшеницей являются тритикале, содержащие в своем полигеноме геномы пшеницы (АВ) и ржи (R), что позволило существенно снизить прогамную несовместимость тетраплоидной ржи (RRRR, $4x=28$) с гексаплоидными тритикале (AABBRR, $6x=42$). Данный эффект обусловлен наличием в пыльце тритикале ингибиторов S-РНКазы ржи, состоящих из специфических доменов. Один домен S-аллельспецифичен и обеспечивает сохранение активности соответствующих S-РНКаз ржи. Второй домен – видоспецифичен и способен связывать и ингибировать пестичные РНКазы того вида, что и пыльца, т.е. РНКазы ржи.

Цитологический анализ показал, что ключевым этапом процесса формирования генома секалотритикум является геномный состав ржано-тритикальных пентаплоидов F_1 (RRABR, $5x=35$), специфичность их мейоза и хромосомный состав жизнеспособных гамет [5].

Установлено, что тройная доза генома ржи (Edu - генов на хромосомах 5R, 6R и 7R) у пентаплоидов F_1 (RRABR) - обуславливает промоторный эффект на гомеологичную конъюгацию хромосом и эквационное деление унивалентов в А1. При этом число закрытых и открытых бивалентов достигает 14 вместо теоретически ожидаемых 7. Наличие наряду с редукционным эквационного деления унивалентов у ржано-тритикальных пентаплоидов F_1 (RRABR) разделение унивалентов на хроматиды в А1, приводит к формированию микроядер (1-17 на тетраду), которые не вовлекаются в дальнейший цикл деления и элиминируют.

Специфичность мейоза у ржано-тритикальных пентаплоидов F_1 (RRABR) обуславливает формирование жизнеспособных женских гамет с различным числом хромосом (14-21) и широкий диапазон распределения растений по числу хромосом у гибридов F_1 (BC₁) с варьированием в пределах 35-49 [4]. Регулярное деление хромосом базового диплоидного RR-генома ржи обеспечивает относительно высокую функциональность (жизнеспособность и фертильность) формирующихся гамет гибридов. Фертильность пыльцы и колоса ржано-тритикальных гибридов F_1 составляла в среднем 10,5% и 5,7% соответственно. Гексаплоидные растения F_1 (BC)₁ выщеплялись с частотой не менее 11-17%. Из них 15 – 20 % были гексаплоидными высокофертильными геномно сбалансированными формами секалотритикум [6].

Специфичность мейоза у ржано-тритикальных пентаплоидов F_1 (RRABR, $5x=35$) и особенности спорогенеза являются основой для использования их в синтезе новых форм секалотритикум, хромосомной реконструкции и создания хромосомно-замещенных форм, а также для получения рекомбинантных форм секалотритикум и тетраплоидной ржи.

С целью достижения амфидиплоидного уровня у секалотритикум, проводили 1-2-кратный беккросс ржано-тритикальных пентаплоидов F_1 (RRABR, $5x=35$) на тритикале. В результате также достигали гетерогенности между ржаными геномами от тетраплоидной ржи и гексаплоидных тритикале.

Явление элиминации отдельных хромосом у ржано-тритикальных гибридов F_1 открывает широкие возможности для реконструкции генома секалотритикум путем замещения элиминированных хромосом А, В и R геномов на гомеологичные хромосомы D-генома пшеницы, ответственные за хлебопекарные свойства. На основе этого явления разработан метод создания ржано-пшеничных хромосомно-замещенных форм

секалотритикум. По данной схеме A/B/D/R-ржано-пшеничные гексаплоидные хромосомно-замещенные формы секалотритикум (RRAABB, $2n=6x=42$) создаются на основе гибридизации тетраплоидной ржи (RRRR, $2n=4x=28$) с гексаплоидными тритикале (AABBRR, $2n=6x=42$) с последующим скрещиванием ржано-тритикальных гибридов F_1 (RRABR, $5x=35$) в качестве материнской формы с мягкой пшеницей (AABBDD, $2n=6x=42$). Идентификация хромосомно-замещенных форм осуществляется с применением методов дифференциального окрашивания хромосом.

Результаты селекционно-генетического анализа показывают, что создание новых форм секалотритикум не приводит к быстрому успеху. Первичные секало-тритикумы нуждаются в рекомбинационной селекции для получения рекомбинантных генотипов. Наиболее результативными в селекции секалотритикум могут быть рекомбинации на гексаплоидном уровне путем различных типов скрещиваний первичных секалотритикум и тритикале между собой (рис. 2).

Выводы

1. Использование тритикале в качестве вида-посредника («bridge species») позволило преодолеть прогамную несовместимость тетраплоидной ржи с гексаплоидными тритикале и получить ржано-тритикальные гибриды.
2. Применение 1-2-кратного беккрасса ржано-тритикальных пентаплоидов F_1 (RRABR, $5x=35$) на тритикале позволяет достигать амфидиплоидного уровня секалотритикум и создавать гетерогенность между ржаными геномами от тетраплоидной ржи и гексаплоидных тритикале.
3. Наличие базового диплоидного генома ржи (RR) у ржано-тритикальных гибридов F_1 обеспечивает относительно высокую функциональность (жизнеспособность и фертильность) и способствует разнообразию формирующихся у них гамет.
4. Выявлена более полная экспрессия ядерного генома ржи в своей цитоплазме по степени проявления признаков, характеризующих зимостойкость и устойчивость к биотическим и абиотическим факторам среды.
5. Явление элиминации отдельных хромосом у ржано-тритикальных гибридов F_1 позволило экспериментально обосновать метод хромосомной реконструкции генома секалотритикум путем замещения элиминированных хромосом A, B и R геномов на гомеологичные хромосомы D-генома пшеницы, ответственные за хлебопекарные свойства.
6. Использование в качестве источника ржаного генома современных высокоурожайных сортов тетраплоидной ржи (RRRR, $2n=4x=28$), а пшеничных геномов – гексаплоидных тритикале (AABBRR, $2n=6x=42$), позволило создать и включить в селекционный процесс новый генофонд ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи - секалотритикум.
7. Для создания селекционно-ценных форм секалотритикум наиболее эффективным подходом является рекомбинация на гексаплоидном уровне путем различных типов скрещиваний первичных секалотритикум и тритикале между собой.

Литература

1. Жуковский П.М. Эволюция культурных растений на основе полиплоидии / В кн. «Полиплоидия и селекция». Москва-Ленинград, 1963. – с. 5 – 17.
2. Гордей И.А., Гордей Г.М., Новикова Л.В. Создание ржано-пшеничных амфидиплоидов (секалотритикум) // Генетика. 1996. Т.32. № 6, С. 783-787.
3. Гордей Г. М., Гордей И. А., Новикова Л. В., Клименко Е. П. Способ получения секалотритикум. А. с. 1734602. 1992.
4. Ермишин А.П. // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. 2001. № 3. С. 105–118.
5. Гордей И.А. Новые генетические подходы и методы селекции тритикале (учебное пособие) / Мн.: 2000. НАНБ, 25 с.
6. Люсиков О.М., Белько Н. Б., Щетько И. С., Гордей И.А. Создание ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи – секалотритикум (RRAABB, $2n=42$):

особенности мейоза у ржано-тритикальных гибридов F₁ (RRABR, 5x=35) // Генетика. 2005. Т. 41. № 7. С. 902 - 909.

Резюме

В статье изложены результаты исследований новых подходов и генетических факторов формирования аллоплоидного генома ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи – секалотритикум. Представлено экспериментальное обоснование хромосомной реконструкции генома ржано-пшеничных амфидиплоидов в связи с селекцией на продуктивность, хлебопекарные свойства и устойчивость к биотическим и абиотическим факторам.

The article presents the results of studying new approaches and genetic factors of allopolyploid genome formation in rye-wheat amphidiploids with rye cytoplasm – secalotriticum. Chromosome reconstruction of rye-wheat amphidiploid genome is experimentally substantiated in view of breeding for productivity, baking properties and resistance to biotic and abiotic factors.

ДЕНИСЮК П.В.

*Институт свиноводства им. А.В.Квасницкого УААН
Украина, 36006, Полтава, Шведская Могила*

ОСЦИЛЛЯТОРНАЯ ГИПОТЕЗА ГЕТЕРОЗИСА

Гетерозис – мощное развитие гибридов в сравнении с родительскими формами [13]. Глубже познав природу гетерозиса мы сможем повысить с его помощью (ре)продуктивный потенциал гибридных животных. Существующие теории объясняют гетерозис ещё не полно. Поэтому и прогнозирование комбинационной способности животных сочетаемых специализируемых линий остаётся актуальной проблемой. Выдвижение теорий, объясняющих гетерозис, продолжается [2, 3, 14]. Нерешённым остаётся и вопрос, правомерна ли гипотеза физиологического гетерозиса [25]. Хотя исследователи гетерозиса признают, что он определяется не только генетическими, но и негенетическими факторами, представления о влиянии среды на выраженность этого явления остаются самыми общими: животных необходимо хорошо кормить, их необходимо содержать в хороших условиях. Изложенные проблемы, анализ данных собственных экспериментов и литературы определили цель настоящей статьи: развить новую – осцилляторную - гипотезу гетерозиса, обратив при этом особое внимание на взаимодействие генетических и негенетических факторов в его проявлении.

Материалы и методы

Материал исследования – собственные и литературные данные. Основной метод данного исследования – аналитико-синтетический.

Результаты и обсуждение

Ещё [30] считал, что стимуляция развития гибридов „является чисто физиологическим феноменом“. „Проявление гетерозиса связано, - писал [23], - в большинстве случаев с признаками, выраженность которых сильно зависит от условий внешней среды“. По [21], в основе гетерозиса по количественным признакам нет прямых генетических механизмов. Гетерозис может обуславливаться взаимодействием генотипа и среды [31]. В изменчивости репродуктивных признаков гибридного молодняка свиней доля влияния генотипа составляет от 9,4 до 19% [18].

К развитию представлений о важной роли среды в проявлении гетерозиса мы пришли, обнаружив, что культивирование эмбрионов свиньи при осциллирующем (изменяющемся синусоидально) рН питательной среды значительно улучшает их