

особенности мейоза у ржано-тритикальных гибридов F<sub>1</sub> (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

развитие по сравнению с культивированием их при стабильном рН [6]. На основании этих и литературных данных был сделан вывод о том, что лучше содержать животных в осциллирующих условиях [7] и кормить их осцилляторно [9, 10], - так, чтобы количество скармливаемого в день корма изменялось от одного дня к другому синусоидально. И были предложены [8] основы осцилляторной гипотезы гетерозиса.

Исходя из того, что всё состоит из противоположностей (см. [11]), что „ритм есть универсальной особенностью движения материи“ [1], что ритмически изменяются величины практически любого признака организма [12] и любого параметра среды, что эти ритмические изменения протекают и волнообразно [4, 15, 22, 24], мы приняли, что любые изменения происходят одновременно и незакономерно, или флуктуационно, и закономерно, или осцилляторно.

Гипотезам, объясняющим гетерозис с генетических позиций, противопоставляется гипотеза, объясняющая его с физиологических позиций. Считается, что эти взаимопротивоположные объяснения несовместимы. На самом же деле совмещение любых противоположностей может реализовываться непрерывно путём их взаимоперехода в пространстве и времени [26], который осуществляется, с нашей точки зрения, одновременно и осцилляторно и флуктуационно. Например, так осуществляется непрерывный взаимопереход между максимальной и минимальной величинами температуры среды. Следовательно, противоположные гипотезы могут дополнять друг друга. Активность генетических и активность негенетических (средовых) факторов, определяющих гетерозис, могут взаимопереходить так же, как и любые другие противоположности, одновременно и флуктуационно, и осцилляторно. Ведь ритмично изменяется не только активность среды, но и активность ядра [17], и экспрессия генов [28].

Активность генома и активность среды не только взаимопереходят друг в друга, но и активность генома может определяться активностью внешней среды. В настоящее время считается доказанным, что гетерозис, проявляется в основном по признакам с низким коэффициентом наследуемости, а воспроизводительные качества обладают низкой наследственной детерминацией, и эффект гетерозиса по ним наиболее реален [16]. Считаем, что можно утверждать, что чем больше выраженность гетерозиса за каким-либо признаком организма, тем больше экспрессия генов, влияющих на данное качество организма, определяется условиями внешней среды.

Благодаря взаимопереходу активности генома и активности среды и благодаря тому, что экспрессия гена может определяться условиями внешней среды, на выраженность гетерозиса можно повлиять и её изменениями. Мы предполагаем, что по мере перехода условий среды из одного их противоположного состояния в другое через условное положение равновесия, вокруг которого условия среды осциллируют-флуктуируют, всё больше усиливается экспрессия одной генетической противоположности и всё больше ослабляется экспрессия другой генетической противоположности. При движении условий среды в обратную сторону всё происходит наоборот. Мы считаем, что гетерозис может возникать за счёт повышения соответствия или генотипа существующим условиям среды, или условий среды существующему генотипу. Первое возможно в случае сочетания организмов – генетических противоположностей. Второе возможно в случае, если условия среды организма подвергаются биоритмической осцилляции-флуктуации или не подвергаются избыточной стабилизации, как в случае холодного содержания животных. Именно биоритмическая осцилляция-флуктуация условий среды, то есть чередование противоположных её состояний, создаёт поочередно условия для проявления то одних, то других генетических противоположностей гибрида. Генетической основой возможности получения генетического-физиологического гетерозиса могут быть различные генетические противоположности: аллели одного гена гетерозиготы, два

разных гена [27, 29, 32], два множества генов или полигенов [3, 20], которые детерминируют взаимопротивоположные структуры-функции организма.

Доминантность альтернирующая, доминирование обратимое (см. [5]), указывают на то, что доминантность и рецессивность могут взаимопереходить друг в друга при взаимопереходе противоположных (состояний) условий среды. Осцилляция-флуктуация условий среды может разводит продукты экспрессии генетических противоположностей в пространстве-времени, уменьшая нейтрализацию одного продукта другим, позволяя им взаимодействовать друг с другом не доминантно-рецессивно, а кодоминантно и даже наддоминантно, - то есть истинно гетерозисно.

Осциллирующая-флуктуирующая величина параметра среды изменяется наиболее медленно в окрестностях максимума и минимума, - здесь условия среды наиболее стабильны. По нашему мнению, эти противоположности среды позволяют образовываться организмам, являющимся противоположностями за их фенотипом-генотипом и позволяют человеку создавать, в результате селекции, противоположные друг другу, и при этом сочетаемые, специализированные линии животных.

Нормальное распределение животных группы по величине гетерозисного признака показывает, что преобладающее большинство животных может образовать такую гетерозисную пару, в пределах которой генетический контраст мал и требует, соответственно, такого же малого контраста условий среды. Нормальное распределение параметра среды, например, температуры, на протяжении года, показывает, что такой малый размах изменений температуры тоже преобладает. Откуда, чем больший генетический контраст между животными гетерозисной пары, тем относительно меньше существует таких животных, из которых можно сформировать гетерозисную пару, и тем реже встречаются условия среды с относительно большой величиной контраста, необходимой для полной реализации генетического контраста. Вот почему большой гетерозис случается в природе редко и, причём, тем реже, чем он больше.

„Приспосабливать животных к условиям современных технологий селекцией, писали [19], – трудоёмкий, очень дорогой и достаточно длительный процесс. Ожидать существенных изменений в генетически закодированных приспособлениях животных в течение ближайших десятилетий – бесполезное дело. Более коротким и продуктивным ... есть путь максимального удовлетворения унаследованных потребностей организма. (Необходимо) ... приближать условия среды относительно вековечных приспособлений животных к ним“. Мы считаем, что создание биоритмически осциллирующих-флуктуирующих условий среды содержания и кормления животных не только повысит их (ре)продуктивный потенциал, но и может стать мощным фактором экспериментальной эволюции организмов.

**Выводы.** Именно биоритмическая осцилляция-флуктуация условий среды, или синусоидальный взаимопереход между максимальной и минимальной величиной её параметра, или чередование её (среды) противоположностей, создаёт поочередно условия для проявления то одних, то других генетических противоположностей гибрида и порождает, таким образом, гетерозис.

#### **Литература**

1. Алякринский Б.С., Степанова С.И. По закону ритма. – М.: Наука, 1985. - 275 с.
2. Бекенев В.А. Селекция свиней. - Новосибирск, 1997. – 184 с.
3. Близнюченко А.Г. Генетика гетерозиса // Вісн. Полт. держ. аграрн. акад. - 2004. - № 4. - С. 75 - 80.
4. Бьюнинг Э. Биологические часы. - В кн.: Биологические часы. - М.: Мир, 1964. - С. 11 - 26.
5. Глазко В.И., Глазко Г.В. Русско-англо-украинский толковый словарь по прикладной генетике, ДНК-технологии и биоинформатике. Киев: КВІЦ, 2001. – 588 с.
6. Денисюк П.В. Вплив рН середовища на розвиток in vitro доімплантаційних ембріонів свині // Автореф. дис. ... к.б.н. - Харків, 1997. - 25с.

7. Денисюк П.В., Чирков О.Г. Теоретичні та експериментальні основи осциляторного способу утримання птахів і ссавців // Наук. Вісн. Львів. нац. акад. вет. мед. ім. С.З.Гжицького. – 2004. – Т. 6. - № 3. – Ч. 3. – С. 42 – 52.
8. Денисюк П.В. Основи фізіологічного підвищення продуктивності тварин // Вісн. Полт. держ. аграрн. акад. – 2005. – № 3. - С. 43 – 46.
9. Денисюк П.В. Основи осциляторної годівлі // Свинарство. – Полтава, 2007. – С. 101 – 106.
10. Денисюк П.В., Мартиненко Н.А., Лобченко В.О. та ін. Спосіб ритмічної годівлі тварин. – Патент України на винахід. - № 78254. – МПК (2006), А01К 67/00, А23К 1/00, А61D 99/00. - 2007, Бюл. № 3.
11. Донцов А.И., Баксанский О.Е. Схемы понимания и объяснения физической реальности // Вопр. философии. – 1998. - № 11. – С. 75 – 90.
12. Доскин В.А., Лаврентьева Н.А. Ритмы жизни. - М.: Медицина. - 1991. – 172 с.
13. Дубинин Н.П. Теоретические основы и методы работ И.В. Мичурина. – М.: Просвещение, 1966. – 184 с.
14. Коваленко В.П. Проблеми отримання багатократного гетерозису в тваринництві // Наук. вісн. Львів. держ. акад. вет. мед. ім. С.З. Гжицького. – 2000. – Т. 2. - № 2. – Ч. 3. – С. 52 – 54.
15. Малиновский Ю.М. Недра – летопись биосферы. – М.: Недра, 1990. – 159 с.
16. Михайлов Н.В., Мамонтов Н.Т. Проблемы селекции и гибридизации свиней. – В сб. науч. тр. XIV междунар. н.-п. конф. по свиноводству. – Ульяновск, 2007. – Т. 1. – С. 265 – 273.
17. Нейхаф А.А. Использование метода радиационной инактивации ядер для исследования их функции в раннем развитии рыб // Журн. общ. биол. – 1959. – Т. 20. – Вып. 3. – С. 202 – 213.
18. Рябко В.М. О приоритетах селекции свиней. В сб. VIII междунар. н.-п. конф. 05 – 07.09.2001. – Москва – Быково. – 2001. – С. 185 – 186.
19. Савчук Д.І., Полупан Ю.П., Сохацький П.С., Гаєвий В.В. Реакція великої рогатої худоби на деякі фактори середовища // Біологія тварин. – 2001. – Т. 3. - № 1. – С. 41 – 52.
20. Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса: её научное и практическое значение // Вестн. сельскохоз. науки. – 1983. - № 1. – С. 34 – 40.
21. Струнников В.А. Третья изменчивость // Природа. – 1989. - № 2. – С. 17.
22. Фёдоров В.И. Рост, развитие и продуктивность животных. М.: Колос, 1973. - 272 с.
23. Хаджинов М.И. Теоретические основы селекции растений. – М., Л.: Сельхозгиз. – 1935. – Т. 1. – С. 435 – 462.
24. Чижевский А.Л. Земля в объятиях Солнца. – М.: Эксмо, 2004. – 928 с.
25. Шахбазов В.Г., Чешко В.Ф., Шерешевская Ц.М. Механизмы гетерозиса. – Харьков: Основа, 1990. – 120 с.
26. Югай Г.А. Философские проблемы теоретической биологии. – М.: Мысль, 1976. – 247 с.
27. Arunachalam V. Heterosis for characters governed by two genes // J. Genet. – 1977. – V. 63. – P. 15 – 24.
28. Kennaway D.J., Varcoe T.J., Mau V.J. Rhythmic expression of clock and clock-controlled genes in the rat oviduct // Mol. Hum. Reprod. – 2003. – V. 9. – N. 9. – P 503 – 507.
29. Omholt S.W., Plahte E., Øyehaug L., Xiang K Gene Regulatory Networks Generating the Phenomena of Additivity, Dominance and Epistasis // Genetics. – 2000. - V. 155. – P. 969-980.
30. Shull G.H. Duplicate genes for capsule form in Bursa bursapastoris // Zeitschr. Abstamm. und Vererbungst. – 1914. – Bd. 12. – S. 97 – 149.

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 F<sub>1</sub> (ABRR, 2n=4x=28), синтезированные на основе скрещивания гексаплоидных