

11. Головина Т.А. Влияние энергии СВЧ-поля на фитопатогенный комплекс и качественные показатели зерна пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Красноярск: 2004. – 18 с.

12. Егорова И.В., Кондратенко Е.П., Соболева О.М., Вербицкая Н.В. Влияние обработок зерна пшеницы электромагнитным полем на содержание водорастворимых витаминов // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – № 1; Режим доступа: URL: <http://www.science-education.ru/115-12084>.

**References**

1. Medvedev A.M. Sovershenstvovanie sistemy semenovodstva sel'skokhozyaistvennykh rastenii // Informatsionnyi byulleten' Min-sel'khoza Rossii. – 2008. – № 7-8. – S. 63-66.

2. Koshelev B.S. Organizatsionno-ekonomicheskie osnovy proizvodstva zerna v Zapadnoi Sibiri. – Omsk: Izd-vo OmGAU, 2003. – 360 s.

3. Khasanov E.R., Kamaletdinov R.R., Khairullin R.M. Obezrazhivanie i stimulyatsiya prorastaniya semyan tokami SVCh // Mekhanizatsiya i elektrifikatsiya sel'skogo khozyaistva. – 2010. – № 3. – S. 14-15.

4. Soboleva O.M., Kondratenko E.P., Egorova I.V., Verbitskaya N.V. Elektromagnitnoe pole kak faktor povysheniya urozhainosti yarovoi pshenitsy // Prirodnye resursy Sibiri i Dal'nego Vostoka – vzglyad v budushchee: mater. Mezhdunar. ekologich. foruma. – Kemerovo: INT, 2014. – S. 288-292.

5. Kondratenko E.P., Pinchuk L.G., Galanina T.V. Puti stabilizatsii proizvodstva tovarnogo zerna yarovoi pshenitsy na yugo-vostoke Zapadnoi Sibiri. – Kemerovskoe regional'noe

otdelenie Rossiiskoi ekologicheskoi akademii. – Kemerovo, 2009. – 236 s.

6. Belyaev V.I., Sokolova L.V. Urozhainost' yarovoi myagkoi pshenitsy v zavisimosti ot sorta i dozy vneseniya udobrenii // Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2012. – № 12. – S. 21-24.

7. Abuova A.B. Urozhainost' maslichnykh i zernovykh kul'tur v sevooborotakh Kostanaiskoi oblasti // Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2012. – № 5. – S. 5-8.

8. Pakhomov V.I., Kaun V.D. Povysenie kormovoi tsennosti zerna vysokointensivnoi teplovoi SVCh-obrabotkoi // Mekhanizatsiya i elektrifikatsiya sel'skogo khozyaistva. – 2004. – № 4. – S. 4-5.

9. Khristyuk V.T. Vliyanie nizkochastotnogo elektromagnitnogo polya na rost i kachestvo soloda pivovarennogo yachmenya // Dokl. RASKhN. – 2009. – № 6. – S. 56-58.

10. Chaplygina I.A. Vliyanie EMP SVCh na tekhnologicheskie kachestva zerna myagkoi yarovoi pshenitsy i ozimoi // Problemy sovremennoi agrarnoi nauki: materialy mezhdunar. zaochnoi nauch. konf. / Krasnoyarskii gos. agrar. un-t. – Krasnoyarsk, 2011. – S. 22.

11. Golovina T.A. Vliyanie energii SVCh-polya na fitopatogennyi kompleks i kachestvennye pokazateli zerna pshenitsy: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – Krasnoyarsk: 2004. – 18 с.

12. Egorova I.V., Kondratenko E.P., Soboleva O.M., Verbitskaya N.V. Vliyanie obrabotok zerna pshenitsy elektromagnitnym polem na sodержание vodorastvorimykh vitaminov // Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. – 2014. – № 1; Rezhim dostupa: URL: <http://www.science-education.ru/115-12084>.



УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

С.Г. Хаблак, Я.А. Абдуллаева  
S.G. Khablak, Ya.A. Abdullayeva

**РОЛЬ ДОМИНАНТНЫХ МУТАЦИЙ В ВОЗНИКНОВЕНИИ ГЕТЕРОЗИСА**

**THE ROLE OF DOMINANT MUTATIONS IN THE ORIGIN OF HETEROIOSIS**

**Ключевые слова:** *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., корневая система, фитогормоны, этилен, ген, мутация, рецептор, гетерозис.

Гетерозис представляет собой сложное и весьма важное для эволюции и селекции явление увеличения мощности, жизнеспособности и продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами. В последние годы гетерозис установлен для многих растений, животных и микроорганизмов. Однако вопрос о механизме гетерозиса до сих пор остается нерешенной

проблемой генетики. В настоящее время становится все более ясным, что по проблеме механизма гетерозиса нужно возвращаться к детальному анализу генетики признаков. Сравнительно недавно у растений *A. thaliana* получено несколько доминантных мутаций. К ним относятся мутации *Etr1-1*, *Etr2-1* по генам *ETR1*, *ETR2*. Целью работы было изучение наследования признаков корневой системы арабидопсиса при взаимодействии генов *ETR1* и *ETR2*. Проведенные исследования показали, что наследование длины боковых корней у *A. thaliana* при взаимодействии двух

пар генов *ETR1* и *ETR2* происходит по типу полимерного действия генов. В таком случае расщепление в  $F_2$  идет в отношении 9:6:1. У гибридов первого поколения наблюдался соматический гетерозис, который проявлялся в более мощном развитии боковых корней по сравнению с исходными формами. Во втором поколении идет процесс расщепления гибридов, и их превосходство по длине боковых корней над родительскими формами снижается. Это связано с уменьшением гетерозиготности растений в поколении  $F_2$ . Для получения высокогетерозисных гибридов растений среди культурных форм и их сородичей нужно искать доминантные мутации (доминантные мутантные гены), приводящие к улучшению тех или иных признаков и свойств.

**Keywords:** *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., root system, phytohormones, ethylene, gene, mutation, receptor, heteroiosis.

Heterosis is a complex phenomenon which being essential for evolution and selection and increasing the strength, viability and productivity of  $F_1$  hybrids as compared to the parent. In the recent years heterosis has been revealed for many plants, animals and microorganisms. However, the heterosis mecha-

nism issue still remains an unsolved problem of genetics. It becomes clear that the heterosis mechanism issue requires returning to the detailed analysis of character genetics. It was fairly recently that some dominant mutations were obtained in plants of *A. thaliana*. These were the mutations *Etr1-1*, *Etr2-1* for the genes *Etr1*, *Etr2*. The goal this research was to study the inheritance of arabidopsis root system characters at the interaction of the genes *Etr1* and *Etr2*. The conducted research has revealed that the inheritance of lateral root length in *A. thaliana* at the interaction of two factor-pairs *Etr1* and *Etr2* occurs by polymeric action type. In this case, the segregation in  $F_2$  proceeds in the ratio 9:6:1. Somatic heterosis was observed in  $F_1$  hybrids which exhibited by more powerful development of lateral roots as compared to the initial forms. The process of hybrid segregation occurs in the second generation, and the superiority by lateral root length compared to the parent decreases. It is related to the decreasing heterozygosity of plants in  $F_2$  generation. To obtain highly heterotic hybrids of plants among cultural forms and their relatives, dominant mutations (dominant mutant genes) leading to the improvement of one or another characters signs and properties should be searched.

**Хаблак Сергей Григорьевич**, к.б.н., доцент, Луганский национальный аграрный университет. E-mail: serhab\_211981@rambler.ru.

**Абдуллаева Яна Алимовна**, аспирант, Луганский национальный аграрный университет. E-mail: serhab\_211981@rambler.ru.

**Khablak Sergey Grigoryevich**, Cand. Bio. Sci., Assoc. Prof., Lugansk National Agricultural University. E-mail: serhab\_211981@rambler.ru.

**Abdullayeva Yana Alimovna**, Post-Graduate Student, Lugansk National Agricultural University. E-mail: serhab\_211981@rambler.ru.

### Введение

Гетерозис представляет собой сложное и весьма важное для эволюции и селекции явление увеличения мощности, жизнеспособности и продуктивности гибридов первого поколения ( $F_1$ ) по сравнению с родительскими формами [1]. Понятие о гетерозисе впервые вел в науку американский генетик В. Шелл в 1914 г. [2].

В последние годы гетерозис установлен для многих растений, животных и микроорганизмов [3]. Однако вопрос о механизме гетерозиса до сих пор остается нерешенной проблемой генетики.

В настоящее время объяснение причин гетерозиса сводится к двум основным гипотезам – доминирования и сверхдоминирования. По гипотезе доминирования гетерозис связан с тремя эффектами действия доминантных генов: подавлением ими вредных рецессивных аллелей, аддитивным эффектом и неаллельным комплементарным взаимодействием [2]. Гипотеза сверхдоминирования объясняет эффект гетерозиса взаимодействием между доминантными и рецессивными аллелями одного гена [4].

К сожалению, к настоящему времени ни одна из этих двух гипотез не может полно объяснить природу явления гетерозиса. В по-

следние годы многие авторы склоняются к мнению о том, что более правильно рассматривать гипотезы доминирования и сверхдоминирования как составные части одной генетической теории гетерозиса [2]. Очевидно, что окончательный вывод в генетических механизмах гетерозиса можно будет сделать лишь после того, как раскроется картина взаимодействия генов в генетической системе на биохимическом и молекулярном уровнях [3].

В последние годы становится все более ясным, что по проблеме механизма гетерозиса нужно возвращаться к детальному анализу генетики признаков. Сравнительно недавно у растений *A. thaliana* получено несколько доминантных мутаций. К ним относятся мутации *Etr1-1*, *Etr2-1* по генам *ETR1*, *ETR2*.

Гены *ETR1*, *ETR2* кодируют рецепторные гистидинкиназы *ETR1*, *ETR2*, ответственные за восприятие и передачу в растительную клетку сигнала, генерируемого этиленом [5]. Мутации *Etr1-1*, *Etr2-1* в этих генах вызывают повреждение мембранных рецепторов *ETR1*, *ETR2*, через которые проявляется реакция растений на этилен [6].

Общеизвестно, что доминантные мутации характеризуются подавлением в гетерозигот-

ном состоянии проявления генов дикого типа [4]. В случае если они обладают хозяйственно-ценным преимуществом, то у гибридов первого поколения может наблюдаться гетерозис. Учитывая неясность вопроса об участии доминантных мутаций в образовании гетерозиса, целью работы было изучение наследования признаков корневой системы арабидопсиса при взаимодействии генов *ETR1* и *ETR2*.

#### Объекты и методы исследования

Материалом для исследований служили растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа (расы) Columbia (Col-O) и мутантных линий *Etr1-1*, *Etr2-1*. Семена мутантных линий были получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC), UK).

Растения выращивали в лаборатории в асептической пробирочной культуре на агаризованной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами [7].

Семена к посеву готовили путем яровизации в течение 5 сут. при температуре 4-6°C и последующего односуточного проращивания при комнатной температуре. Пробирки для предохранения от нагревания и попадания света на корни растений обвертывали двумя слоями бумаги. Растения культивировали при температуре 18-20°C, освещенность круглосуточная в пределах 4000-7000 лк.

Кастрацию и принудительную гибридизацию осуществляли под микроскопом типа МБС-9. Генетический анализ наследования признаков корневой системы у растений проводили в  $F_1$ ,  $F_2$ . Объем выборки во втором поколении составлял 196 растений. При проведении наблюдений за растениями руководствовались общепринятыми методиками вегетационных и сравнительно-морфологических исследований [8]. Математическую обработку результатов проводили по методам, описанным Б.А. Доспеховым (1985) и Г.Ф. Лакиным (1990) [8, 9].

#### Результаты и обсуждение

У растений *A. thaliana* корни способны ветвиться. Ветвление обеспечивает им сильное увеличение общей их поглощающей поверхности. Обычно растения арабидопсиса, распространенного в природе, образуют корневую систему с многочисленными и сильно разветвленными корнями.

У *A. thaliana* растения некоторых мутантных линий – *Etr1-1* и *Etr2-1*, имеющих в своем генотипе доминантные мутации, обладают увеличенной по сравнению с диким типом степенью ветвления корней, которая определяется несколькими различными генами. Так, типичная длина боковых корней главного корня, которая характерна для растений, распространенных в природе, обуславливается

нормальными генами *ETR1* и *ETR2*, тогда как увеличенная – мутантными генами *Etr1-1* и *Etr2-1*, которые являются доминантными по отношению к генам дикого типа.

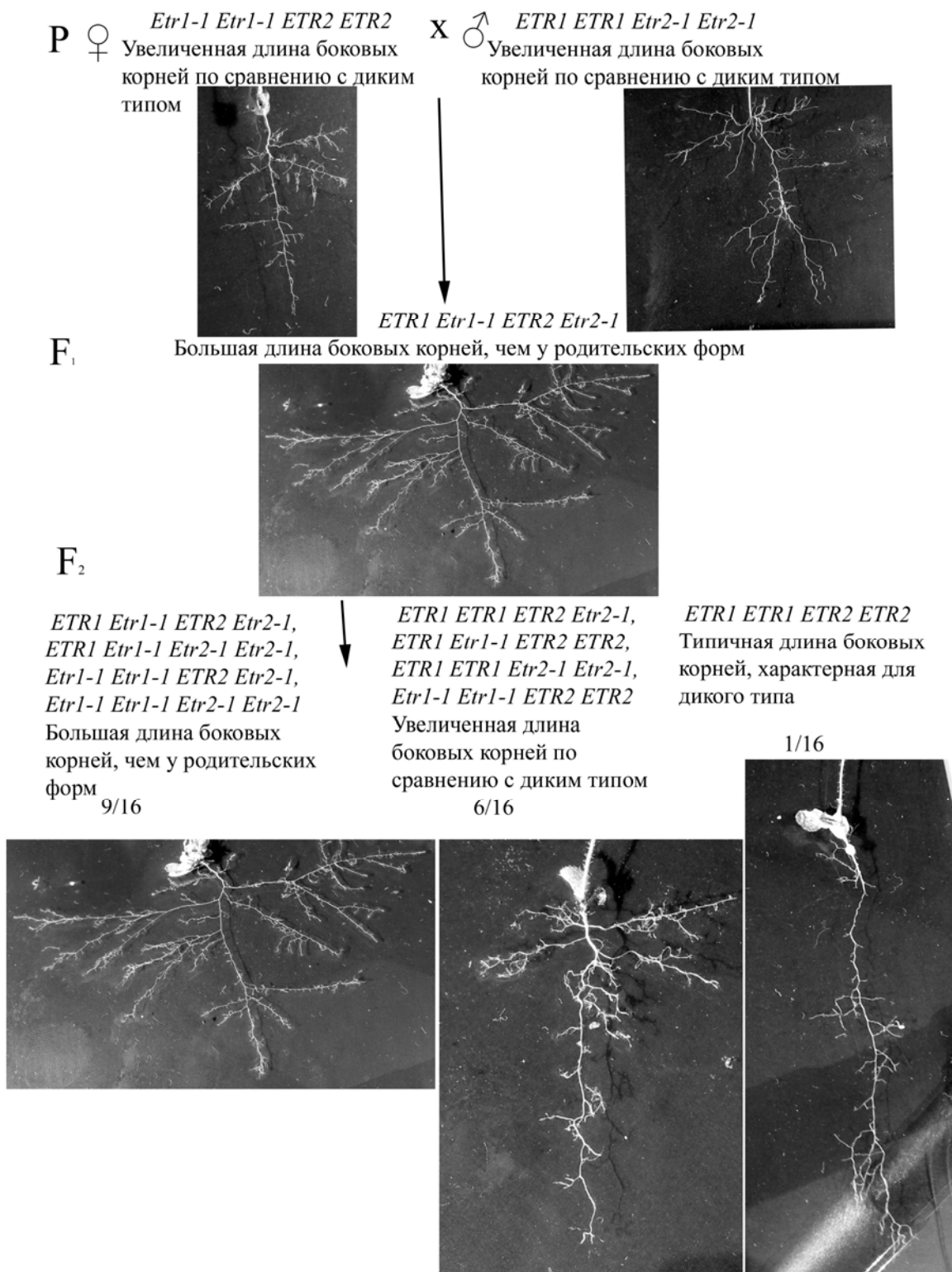
Известно, что существенных различий между генами дикого типа и мутантными генами не существует. Гены, которые свойственны диким формам растений, тоже были в свое время мутантными. В процессе эволюции они были отобраны естественным отбором, поскольку определяли развитие признаков и свойств, наиболее выгодных для существования вида.

При скрещивании растений мутантных линий *Etr1-1* и *Etr2-1* все первое поколение гибридов *ETR1 Etr1-1 ETR2 Etr2-1* состояло из растений, имеющих большую длину боковых корней разных порядков ветвления, чем родительские формы (рис.). У них наблюдался соматический гетерозис, который проявлялся в более мощном развитии боковых корней по сравнению с исходными формами. У  $F_1$  по генам *ETR1* и *ETR2* в каждой паре аллелей происходило доминирование мутантного гена над геном дикого типа ( $ETR1 < Etr1-1$   $ETR2 < Etr2-1$ ). Кроме того, у гибридных растений первого поколения наблюдался аддитивный эффект неаллельных доминантных мутантных генов *Etr1-1* и *Etr2-1*.

Во втором поколении растений расщепление по фенотипу происходило в таком соотношении: максимальная длина боковых корней – 103 растения, средняя величина боковых корней – 75, короткая длина боковых корней – 8 растений (табл. 1, 2).

В данном случае у гибридов второго поколения длина боковых корней зависела от присутствия сразу двух разных доминантных мутантных аллелей *Etr1-1* и *Etr2-1* либо одной – независимо *Etr1-1* или *Etr2-1*. Таким образом, доминантные мутантные гены *Etr1-1* и *Etr2-1* оказывали аддитивное действие на признак, то есть кумулятивный эффект. В таком случае расщепление в  $F_2$  проходило в отношении 9:6:1. Эти результаты можно объяснить полимерным действием генов *ETR1* и *ETR2* на развитие признака «длина боковых корней».

Полученные результаты исследований позволяют говорить о механизме гетерозиса к гипотезе доминирования, которую в первоначальном варианте выдвинул в 1908 г. Г. Давенпорт, а наиболее полно и убедительно сформировал ее основные положения в 1917 г. американский генетик Д. Джонс. В основе этой гипотезы лежат представления, по которым доминантность возникает в процессе эволюции; гены, благоприятно действующие на рост и развитие организма, становятся доминантными и полудоминантными, а гены, действующие неблагоприятно, – рецессивными. По данной гипотезе гетерозис связан с многосторонним действием доминантных генов [2].



**Рис. Наследование длины боковых корней у *A. thaliana* при полимерном взаимодействии двух пар генов *ETR1* и *ETR2* (расщепление в отношении 9:6:1)**

В нашем случае анализ наследования в корневой системе арабидопсиса длины боковых корней при взаимодействии генов *ETR1* и *ETR2* показал, что мутантные гены, которые улучшают те или иные полезные признаки и свойства, могут становиться доминантными аллелями. При этом они подавляют гены дикого типа и в случае своего положительного

влияния на одни и те же количественные признаки действуют аддитивно на их проявление.

Известно, что одним из важных моментов в изучении проблемы механизма гетерозиса является вопрос о том, какие гены обеспечивают более мощное развитие гибридов первого поколения.

Таблица 1

Расщепление в поколении F<sub>2</sub> по генам ETR1 и ETR2

Обозначение	ETR1 Etr1-1 ETR2 Etr2-1, ETR1 Etr1-1 Etr2-1 Etr2-1, Etr1-1 Etr1-1 ETR2 Etr2-1, Etr1-1 Etr1-1 Etr2-1 Etr2-1	ETR1 ETR1 ETR2 Etr2-1, ETR1 Etr1-1 ETR2 ETR2, ETR1 ETR1 Etr2-1 Etr2-1, Etr1-1 Etr1-1 ETR2 ETR2	ETR1 ETR1 ETR2 ETR2	Всего
f	103	75	8	186
f'	104	70	12	186
d	-1	5	-4	
d <sup>2</sup>	1	25	16	
χ <sup>2</sup>	0,01	0,36	1,33	1,7

Таблица 2

Средние значения биометрических параметров признаков коревых систем у экотипа Col-O, родительских форм (Etr1-1, Etr2-1) и гибридов F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> в фазу бутонизации (на 30-й день после прорастания семян)

Обозначение линии	Тип корней	
	Боковые корни главного корня	
	число корней	длина корней, мм
WT (Col-0)	29,6	12,5
Материнская форма Etr1-1	45,0	22,4
Отцовская форма Etr2-1	46,0	23,3
Гибриды F <sub>1</sub>	66,1	35,7
гибриды F <sub>2</sub>		
ETR1 Etr1-1 ETR2 Etr2-1, ETR1 Etr1-1 Etr2-1 Etr2-1, Etr1-1 Etr1-1 ETR2 Etr2-1, Etr1-1 Etr1-1 Etr2-1 Etr2-1	65,6	35,4
ETR1 ETR1 ETR2 Etr2-1, ETR1 Etr1-1 ETR2 ETR2, ETR1 ETR1 Etr2-1 Etr2-1, Etr1-1 Etr1-1 ETR2 ETR2	43,2	22,2
ETR1 ETR1 ETR2 ETR2	28,7	12,8
HCP <sub>05</sub>	3,0	2,6

Далеко не при всяком скрещивании у растений F<sub>1</sub> проявляется гетерозис, а также не всегда его проявление носит дискретный характер: по одному элементу продуктивности он может проявляться, по другому – нет [10]. Если бы гетерозис обуславливался простым набором доминантных аллелей, имеющих в популяции, то этот набор было бы легко составить путем ряда скрещиваний и получить гетерозисные сочетания [3].

Глубокий научный анализ явления гетерозиса во второй половине XX в. показал, что у гороха, кукурузы, сахарной и кормовой свеклы, сорго и других культур источников на высокую комбинационную способность не так много. В частности, результаты крупномасштабной селекции на комбинационную способность, затронувшую, например, у кукурузы тысячи линий и длящиеся более 50 лет, позволяют предположить, что источников, несущих гены с высокой комбинационной способностью, в пределах десятков, если не менее. Анализ родословных линий, определяющих высокую комбинационную способность, показывает, что в их основе лежат не более десяти первоисточников. Это заставляет несколько переосмыслить природу гетерозиса [11].

К сожалению, вопрос о том, какие гены в гетерозиготном состоянии вызывают превос-

ходство гибридов F<sub>1</sub> по ряду признаков над родительскими формами, так и остается до сих пор не выясненным. Зависимость между урожайностью самоопыленных линий и гибридов, получаемых от их скрещивания, изучали многие ученые. В то же время четкой связи между продуктивностью гибридов и составляющих их линий не установлено [2]. В этой связи селекционерам приходится вести сложную работу по созданию инбредных линий и оценке их комбинационной ценности.

Однако сейчас из проведенных нами исследований вполне становится понятным, что среди культурных форм и их сородичей нужно искать доминантные мутации (доминантные мутантные гены), приводящие к улучшению тех или иных признаков и свойств. Весьма возможно, что часть гибридов, сортов растений и пород животных выводились именно путем скрещивания линий, обладающих набором благоприятных доминантных мутантных аллелей.

По-видимому, очень редкое возникновение доминантных мутаций, по сравнению с рецессивными мутациями, не дает возможности ученым найти у растений большое число источников, имеющих в своем генотипе гены с высокой комбинационной способностью, которые позволяют при скрещивании получать высокогетерозисные гибриды.

**Выводы**

1. Наследование длины боковых корней у *A. thaliana* при взаимодействии двух пар генов *ETR1* и *ETR2* происходит по типу полимерного действия генов. В таком случае расщепление в F<sub>2</sub> идет в отношении 9:6:1.

2. У гибридов первого поколения наблюдается соматический гетерозис, который проявляется в более мощном развитии боковых корней по сравнению с исходными формами. Во втором поколении идет процесс расщепления гибридов, и их превосходство по длине боковых корней над родительскими формами снижается. Это связано с уменьшением гетерозиготности растений в поколении F<sub>2</sub>.

3. Для получения высокогетерозисных гибридов растений среди культурных форм и их диких сородичей нужно искать доминантные мутации (доминантные мутантные гены), приводящие к улучшению тех или иных признаков и свойств.

**Библиографический список**

1. Сельскохозяйственный энциклопедический словарь / гл. ред. В.К. Месяц. – М.: Сов. энциклопедия, 1989. – 656 с.  
 2. Гуляев Г.В. Генетика. – М.: Колос, 1984. – 351 с.  
 3. Лобашев М.Е. Генетика. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. – 751 с.  
 4. Глазко В.И., Глазко Г.В. Словарь терминов по прикладной генетике и ДНК-технологиям. – Киев: ИАБ, 1999. – 342 с.  
 5. Johnson P.R., Ecker J.R. The ethylene gas signal transduction pathway: a molecular perspective // Annual Review of Genetics. – 1998. – Vol. 32 (2). – R. 227-254.  
 6. Chang C., Kwok S.F., Bleecker A.B., Meyerowitz E.M. Arabidopsis ethylene-response gene ETR1: similarity of product to two-component regulators // Science. – 1993. – Vol. 262. – R. 539-544.  
 7. Большой практикум по физиологии растений / Б.А. Рубина, И.А. Чернавина, Н.Г. Потапов и др. – М.: Высш. школа, 1978. – 408 с.

8. Доспехов Б.А. Методика (с основами статистической обработки результатов исследований). – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

9. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.

10. Абрамов З.В. Практикум по генетике. – Л.: Агропромиздат, 1992. – 224 с.

11. Шумный В.К. Проблемы генетики растений // Вестник ВОГиС. – 2004. – Т. 8. – № 2. – С. 32-39.

**References**

1. Sel'skokhozyaistvennyi entsiklopedicheski slovar' / [gl. red. V.K. Mesyats]. – M. : Sov. entsiklopediya, 1989. – 656 s.  
 2. Gulyaev G.V. Genetika. – M.: Kolos, 1984. – 351 s.  
 3. Lobashev M.E. Genetika. – L.: Izd-vo LGU, 1985 – 751 s.  
 4. Glazko V.I., Glazko G.V. Slovar' terminov po prikladnoi genetike i DNK tekhnologiyam. – K.: IAB, 1999. – 342 s.  
 5. Johnson P.R., Ecker J.R. The ethylene gas signal transduction pathway: a molecular perspective // Annual Review of Genetics. – 1998. – Vol. 32 (2). – R. 227-254.  
 6. Chang C., Kwok S.F., Bleecker A.B., Meyerowitz E.M. Arabidopsis ethylene-response gene ETR1: similarity of product to two-component regulators // Science. – 1993. – Vol. 262. – R. 539-544.  
 7. Bol'shoi praktikum po fiziologii rastenii / B.A. Rubina, I.A. Chernavina, N.G. Potapov i dr. – M.: Vyssh. shkola, 1978. – 408 s.  
 8. Dospekhov B.A. Metodika (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovaniy). – M.: Agropromizdat, 1985. – 351 s.  
 9. Lakin G.F. Biometriya. – M.: Vyssh. shk., 1990. – 352 s.  
 10. Abramov Z.V. Praktikum po genetike. – L.: Agropromizdat, 1992. – 224 s.  
 11. Shumnyi V.K. Problemy genetiki rastenii // Vestnik VOGiS. – 2004. – T. 8. – № 2. – S. 32-39.

