

---

---

**ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦІЯ І БІОТЕХНОЛОГІЯ**

---

---

УДК 575.2:576:582.542.11

**УСПАДКОВУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК КЛІТИН  
ЧОЛОВІЧИХ ТА ЖІНОЧИХ ГЕНЕРАТИВНИХ СТРУКТУР  
ЗА ГІБРИДИЗАЦІЇ ПШЕНИЦІ І ЖИТА**

© 2009 р. Т. Г. Трочинська

*Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова  
(Одеса, Україна)*

Проведено комплексне дослідження клітин спорогенної тканини та археспоріальних клітин генеративних структур пшениці, жита та їх гібридів першого покоління. За показником ступеня фенотипового домінування кількісних каріометричних та цитохімічних ознак клітин генеративних структур F<sub>1</sub> оцінювали успадкування об'єму ядра, об'єму ядерця, інтенсивності забарвлення ядерця та цитоплазми на РНК та сумарний білок. У гібридів F<sub>1</sub> успадкування досліджуваних ознак відбувається за проміжним типом, при цьому спостерігається неповне домінування. У віддалених гібридів першого покоління виявлені прояви гетерозису за цитохімічними ознаками клітин спорогенної тканини і археспоріальних клітин та встановлені відмінності у реалізації генетичної інформації у клітинах жіночих і чоловічих генеративних структур.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum L., Secale cereale L., міжродові гібриди, клітини генеративних структур, каріометричні та цитохімічні ознаки, успадкування*

У сучасній науковій літературі значна увага приділяється молекулярно-генетичним аспектам формування генеративних органів і структур вищих рослин (Тырнов, 2000; Coen, Meyerowitz 1991; Schneitz, 2000; Vlăduțu, 1999). При цьому досягнуто значних успіхів, але майже всі ці дослідження стосуються якісних ознак. Стосовно ж кількісних ознак, що виявляються на клітинному рівні, інформація лише фрагментарна і має описовий характер.

Зважаючи на це, актуальним є визначення ступеня мінливості та особливостей успадкування каріометричних та цитохімічних ознак у вищих рослин. Ще у 60-х роках 20-го століття була показана залежність між об'ємом ядерця та концентрацією в ньому РНК, з одного боку, та кількістю РНК й білка у цитоплазмі – з другого. Подальші дослідження визначили ядрце як місце синтезу рРНК (Челидзе, 1985; Че-

нцов, 2005; Olson et al., 2000; Pederson, 1998), обґрунтувавши тим самим використання каріометричних ознак як показників, що об'єктивно віддзеркалюють рівень метаболізму клітини в цілому і безпосередньо ефективність окремих молекулярно-генетичних процесів (Архипчук, 1995; Архипчук и др., 1992; Бланковская, Трочинская, 2005; Соболев, 2001; Шестопап, Бланковська, 2006; Шестопапова, 1981; Arkhipchuk, 1999). Параметри ядерця еукаріотичних клітин – це фенотиповий прояв активності ядерцевих організаторів – локусів хромосом, що відповідають за синтез РНК та рибосом (Гилятзединов и др., 1982; Жарская, Зацепина, 2007; Olson et al., 2002). Особливого значення інформація про кількісні параметри ядерця має для порівняльної оцінки структури та активності геномів рослин з метою визначення мінливості полігенних локусів рРНК і ефективності їх функціонування за внутрішньовидових і віддалених схрещувань (Гилятзединов и др., 1982).

Необхідність чіткого уявлення про розвиток гаметофітів у віддалених гібридів рослин є очевидною з огляду на широке впровадження в

---

*Адреса для кореспонденції:* Трочинська Т.Г., кафедра генетики та молекулярної біології, Одеський національний університет ім. І.І. Мечникова, вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна;  
e-mail: [tatyana\\_501\\_80@mail.ru](mailto:tatyana_501_80@mail.ru)

## УСПАДКОВУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК

практику генетичних і селекційних досліджень пшенично-житніх гібридів, тритикале тощо. Мінливість важливих каріометричних та цитохімічних ознак за мікро- і мегаспорогенезу, як у вихідних злаків, так і у їх гібридів, досліджена недостатньо (Гусаковская, Єрмаков, 2000; Smith, 1975).

Показано, що розвиток клітин чоловічих генеративних структур пшениці, жита та пшенично-житніх гібридів здійснюється за певними загальними закономірностями (Бланковская, Трочинская, 2005; Трочинська, 2008). Виявлена подібність динаміки каріометричних ознак у мікро- та мегаспорогенезі (Трочинская, 2007). Тому цікавим і актуальним є визначення у пшениці, жита і F<sub>1</sub> пшенично-житніх гібридів мінливості та успадковування досліджуваних кількісних ознак – каріометричних параметрів ядра та ядерця, а також цитохімічних показників – інтенсивності забарвлення на РНК та білки компонентів клітин генеративних структур досліджуваних злаків.

Метою даної роботи було визначення мінливості та особливостей успадковування каріометричних ознак клітин генеративних структур пшениці м'якої, жита посівного, а також їх гібридів F<sub>1</sub>.

### МЕТОДИКА

Матеріалом досліджень були пиляки та зав'язі F<sub>1</sub> пшенично-житніх гібридів (2n = 28) від схрещування озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сортів Безоста 1, Миронівська 808, Альбатрос одеський (2n = 42) з житом (*Secale cereale* L.) сорту Харківське 60 (2n = 14) та батьківських форм. Міжродові гібриди першого покоління були отримані автором самостійно. Сорти та гібриди висівали рандомізованими блоками в п'ятиразовій повторності, площа облікової ділянки складала 0,9 м<sup>2</sup> для кожного повторення.

Квітки одного віку фіксували за Карнуа; виготовлення постійних мікропрепаратів проводили за загальноприйнятою методикою (Паушева, 1988), зрізи товщиною 10 мкм виготовляли на санному мікроскопі. Препарати забарвлювали метиловим зеленим – піроніном і бромфеноловим синім за Мезіа (Паламарчук, Веселова, 1965). Для кожної досліджуваної форми злаків аналізували пиляки та зав'язі від 10 рослин. У клітинах спорогенної тканини на кожну досліджувану ознаку було проаналізовано 100 клітин (по 10 на препараті пиляка від однієї

рослини); археспоріальних клітин досліджували не менше 40 шт. (кількість проаналізованих клітин для кожної з досліджуваних ознак складала не менше чотирьох клітин з однієї рослини).

Препарати вивчали за допомогою світлового мікроскопа МБІ-3. Діаметри ядер та ядерця вимірювали гвинтовим окуляр-мікрометром МОВ-І-15× при об'єктиві 40× і за допомогою комп'ютерної програми PhotoM 1.21 (© А. Черниговский, 2001; ІЕФБ ім. І.М. Сеченова РАН). Об'єм ядер та ядерця визначали в мкм<sup>3</sup> за формулою:

$$V = \frac{4}{3} \pi \cdot a \cdot b^2, \text{ де}$$

$a$  – велика;  $b$  – маленька на піввісі.

Досліджували каріометричні ознаки клітин чоловічих та жіночих генеративних структур – «об'єм ядра» і «об'єм ядерця». Також визначали цитохімічні ознаки – оптичну щільність ядерця та цитоплазми клітин, забарвлених шляхом цитохімічних реакцій на білки (фарбування бромфеноловим синім за Мезіа) і нуклеїнові кислоти (фарбування метил-зеленим піроніном за Треваном і Шарокком з перевіркою за Браше – контрольним видаленням РНК рибонуклеазою) (Пирс, 1962). Оптичну щільність вираховували за допомогою цитологічної комп'ютерної програми PhotoM 1.21 як середній десятковий логарифм відношення яскравості точки фону до яскравості точки об'єкта на фотографії постійного мікропрепарата.

Після перевірки на відповідність закону нормального розподілу, результати обчислювань та розрахунків обробляли, використовуючи однофакторний дисперсійний аналіз (Доспехов, 1985). Успадковування досліджуваних кількісних ознак визначали шляхом оцінки ступеня фенотипового домінування в F<sub>1</sub> за формулою Peter, Frey (1966):

$$h_{F_1} = \frac{\bar{X}_{F_1} - \bar{X}_{MP}}{D_1}, \text{ де}$$

$\bar{X}_{F_1}$  – середнє значення ознаки у гібрида;

$\bar{X}_{MP}$  – середнє значення ознаки в обох батьків;

$D_1 = \bar{X}_{H_p} - \bar{X}_{MP}$  – різниця між середнім значенням ознаки у кращої батьківської форми і середнім значенням у обох батьківських форм.

Особливості успадкування і диференціації ступенів домінантності оцінювали відповідно до градації Veil, Atkins (1965):

$h_p < -1$  – від’ємне наддомінування;

$h_p = -1$  – від’ємне повне домінування;

$-1 < h_p < 0$  – часткове від’ємне домінування;

$h_p = 0$  – проміжне успадкування;

$0 < h_p < 1$  – часткове домінування кращої батьківської форми;

$h_p = 1$  – повне домінування кращої форми;

$h_p > 1$  – наддомінування, справжній гетерозис.

Справжній гетерозис (перевищення гібрида над кращою батьківською формою за даною ознакою) розраховували за формулою (Petr, Frey, 1966):

$$ht(\%) = \frac{\bar{X}_{F_1} - \bar{X}_{H_p}}{\bar{X}_{H_p}} \cdot 100, \text{ де}$$

$\bar{X}_{F_1}$  – середнє значення ознаки у гібрида  $F_1$ ;  $\bar{X}_{H_p}$  – середнє значення ознаки у кращої батьківської форми.

## РЕЗУЛЬТАТИ

Для визначення ступеня фенотипового домінування було обрано перший, ще диплоїдний етап спорогенезу – клітини спорогенної тканини та археспоріальні клітини генеративних структур. Показники досліджуваних кількісних ознак наведено у табл. 1.

Як відомо, правомірне використання формули домінування Peter – Frey можливе тільки в тому разі, коли статистично доведено суттєвість відмінностей між батьківськими формами за досліджуваною ознакою. Розрахунок найменшої імовірної різниці НІР (табл. 1) підтвердив вірогідність різниці показників об’ємів ядра і ядерця між батьківськими формами – сортами пшениці і жита, що дозволяє коректно проаналізувати закономірності успадкування цих ознак у міжвидових гібридів (табл. 2).

Виявилось, що прояв каріометричних ознак, а, отже, й ступінь їх фенотипового домінування варіював залежно від генотипу материнської форми – сорту пшениці у широкому діапазоні – від від’ємного домінування ( $-1 < h_p$

$< 0$ ) до неповного домінування кращої батьківської форми ( $0 < h_p < 1$ ). Ступінь домінування у випадку різних ознак суттєво відрізнявся. Так, якщо за ознакою «об’єм ядра» в усіх гібридів спостерігалось неповне домінування форми з меншим вираженням ознаки (жита), то за ознакою «об’єм ядерця» характер алельної взаємодії змінювався залежно від генотипів батьків. У  $F_1$  гібридів Безоста 1 × Харківське 60 і Миронівська 808 × Харківське 60 за цією ознакою спостерігалось часткове домінування кращої батьківської форми. Для  $F_1$  гібрида Альбатрос одеський × Харківське 60 за ознакою «об’єм ядерця» було властиве проміжне успадкування ( $h_p \approx 0$ ). Такий характер успадкування – проміжний, або з певним відхиленням у бік тієї чи іншої батьківської форми – є типовим для багатьох кількісних ознак, і кількісні каріометричні ознаки (об’єм ядра і ядерця) клітин спорогенної тканини не є винятком.

З метою визначення закономірностей успадкування цитохімічних ознак (інтенсивності забарвлення на РНК ядерця і цитоплазми) за віддаленої гібридизації визначали ступінь їх домінантності в  $F_1$  пшенично-житніх гібридів (табл. 3). Виявилось, що цей параметр для обох ознак значно варіює залежно від генотипу материнської форми – від часткового від’ємного домінування ( $h_p = -0,26$ ) за вмістом РНК у цитоплазмі покоління  $F_1$  гібрида Миронівська 808 × Харківське 60 до справжнього гетерозису у покоління  $F_1$  гібридів Безоста 1 × Харківське 60 ( $h_p = 11,82$  і  $4,02$ ) і Альбатрос × Харківське 60 ( $h_p = 1,73$ ).

Нами доведено існування справжнього гетерозису на вміст РНК, виявленого цитохімічно, у пшенично-житніх гібридів. Так, у  $F_1$  гібрида Безоста 1 × Харківське 60 за інтенсивністю забарвлення на РНК ядерця і цитоплазми ( $h_p = 11,82$  й  $4,02$ ), рівень гетерозису складає  $27,97$  і  $30,29$  відповідно), а у  $F_1$  гібрида Альбатрос × Харківське 60 за інтенсивністю забарвлення цитоплазми на вміст РНК ( $h_p = 1,73$ , рівень гетерозису сягає  $6,92$ ). Заслугує на увагу і той факт, що у більшості випадків справжнього гетерозису позитивне наддомінування за вмістом РНК зумовлювали гени пшениць сортів Безоста 1 та Альбатрос одеський. Проте в  $F_1$  гібрида Безоста 1 × Харківське 60 за показником вмісту РНК у цитоплазмі позитивне наддомінування виявляли гени жита, при цьому спостерігався гетерозис на рівні  $30,29\%$  (табл. 3).

У табл. 4 наведено значення ступеня домінантності у гібридів першого покоління за ознаками інтенсивності забарвлення ядерця та

**УСПАДКОВУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК**

Таблиця 1

**Мінливість каріометричних і цитохімічних ознак клітин спорогенної тканини та археспоріальних клітин досліджуваних злаків за спорогенезу**

Сорт, гібрид	Об'єм ядра, мкм <sup>3</sup>	Об'єм ядерця, мкм <sup>3</sup>	Оптична щільність за забарвлення на РНК, умовн. од.		Оптична щільність за забарвлення на білки, умовн. од.	
			ядерця	цитоплазми	ядерця	цитоплазми
Клітини спорогенної тканини (чоловічі генеративні структури)						
Безоста 1	592,81	45,01	0,210	0,111	0,316	0,189
Миронівська 808	552,81	40,11	0,241	0,164	0,389	0,228
Альбатрос одеський	568,64	51,06	0,251	0,172	-	-
Харківське 60	402,16	21,39	0,199	0,139	0,226	0,157
F <sub>1</sub> Безоста 1 × Харківське 60	462,55	35,88	0,268	0,182	0,304	0,187
F <sub>1</sub> Миронівська 808 × Харківське 60	436,77	33,55	0,236	0,148	0,301	0,198
F <sub>1</sub> Альбатрос × Харківське 60	424,02	36,14	0,245	0,184	-	-
НІР <sub>05</sub>	22,98	3,36	0,011	0,009	0,010	0,006
Археспоріальні (спорогенні) клітини (жіночі генеративні структури)						
Безоста 1	424,77	28,03	0,204	0,143	0,291	0,114
Харківське 60	343,92	18,39	0,205	0,155	0,227	0,153
F <sub>1</sub> Безоста 1 × Харківське 60	356,93	24,62	0,155	0,111	0,304	0,208
НІР <sub>05</sub>	27,64	2,56	0,006	0,003	0,017	0,009

Таблиця 2

**Ступінь фенотипового домінування (h<sub>p</sub>) каріометричних ознак клітин спорогенної тканини пшенично-житніх гібридів F<sub>1</sub>**

Гібрид	h <sub>p</sub>	Градація домінування
Об'єм ядра		
F <sub>1</sub> Безоста 1 × Харківське 60	-0,37	-1 < h <sub>p</sub> < 0
F <sub>1</sub> Миронівська 808 × Харківське 60	-0,44	-1 < h <sub>p</sub> < 0
F <sub>1</sub> Альбатрос × Харківське 60	-0,74	-1 < h <sub>p</sub> < 0
Об'єм ядерця		
F <sub>1</sub> Безоста 1 × Харківське 60	0,23	0 < h <sub>p</sub> < 1
F <sub>1</sub> Миронівська 808 × Харківське 60	0,36	0 < h <sub>p</sub> < 1
F <sub>1</sub> Альбатрос × Харківське 60	-0,01	h <sub>p</sub> ≈ 0

цитоплазми на сумарний білок. У цьому разі також спостерігалось варіювання коефіцієнта h<sub>p</sub> залежно від генотипів материнських форм. Ця закономірність особливо помітна для ядерця, де h<sub>p</sub> змінювався від часткового домінування кращої батьківської форми (h<sub>p</sub> = 0,74) до неповного від'ємного домінування (h<sub>p</sub> = -0,09).

Необхідно звернути увагу на такий факт: F<sub>1</sub> гібрида Безоста 1 × Харківське 60 виявляло

високий гетерозис (≈ 30 %) за вмістом РНК в ядрах і цитоплазмі, а F<sub>1</sub> гібрида Миронівська 808 × Харківське 60 – низькі показники домінантності і гетерозису за цими ж ознаками (табл. 3). Слід підкреслити, що у F<sub>1</sub> гібрида Безоста 1 × Харківське 60 показники домінантності за обома ознаками були значно вищі, ніж у F<sub>1</sub> гібрида Миронівська 808 × Харківське 60. Це можна оцінювати як свідчення того, що материнські форми значно різняться між собою за

Ступінь домінування ( $h_p$ ) і рівень гетерозису за вмістом РНК у клітинах спорогенної тканини пшенично-житніх гібридів  $F_1$

Гібрид	$h_p$	Градація домінування	Рівень гетерозису, %
Оптична щільність ядерця			
$F_1$ Безоста 1 × Харківське 60	11,82	$h_p > 1$	27,97
$F_1$ Миронівська 808 × Харківське 60	0,76	$0 < h_p < 1$	-2,06
$F_1$ Альбатрос × Харківське 60	0,76	$0 < h_p < 1$	-2,49
Оптична щільність цитоплазми			
$F_1$ Безоста 1 × Харківське 60	4,02	$h_p > 1$	30,29
$F_1$ Миронівська 808 × Харківське 60	-0,26	$-1 < h_p < 0$	-9,23
$F_1$ Альбатрос × Харківське 60	1,73	$-h_p > 1$	6,92

такою важливою генетичною характеристикою, як комбінаційна здатність за досліджуваними цитохімічними ознаками. За показниками домінування процесів успадковування вмісту білків сорт Безоста 1 теж перевершував сорт Миронівська 808.

Таким чином, можна зробити висновок про те, що ступінь домінування за успадковування кількісних каріометричних і цитохімічних ознак клітин чоловічих генеративних структур  $F_1$  пшенично-житніх гібридів змінюється у широкому діапазоні залежно від особливостей генотипів гібридів – від від'ємного до високого ( $\approx 30\%$ ) справжнього гетерозису.

Аналіз клітин-попередників зародкового мішка у гібридів та, меншою мірою, батьківських форм пов'язаний з певними труднощами приготування препаратів і дослідження процесу мегаспорогенезу порівняно з мікроспорогенезом. На відміну від великої кількості клітин спорогенної тканини у пиляках, у насінневому зачатку відокремлюється лише одна археспоріальна. До того ж, у насінневих зачатках гібридних рослин першого покоління розвивається лише незначна кількість клітин генеративної сфери, що також ускладнює дослідження їх функціонування. У зв'язку з цим ми обмежилися визначенням показників кількісних ознак археспоріальних клітин для  $F_1$  гібрида Безоста 1 × Харківське 60 та батьківських сортів.

Показники кількісних ознак археспоріальних клітин жіночих генеративних структур були проаналізовані на коректність застосування формули домінування. Виявилося, що за показником вмісту РНК у ядерцях археспоріальних клітин немає підстав визначати ступінь домінування, оскільки статистично не доведено достовірність різниці між материнською і батьківською формами гібрида (табл. 1). Хара-

ктеристика батьківських форм гібрида за усіма іншими ознаками цілком відповідала вимогам проведення коректного генетичного аналізу.

Отримані показники домінування каріометричних і цитохімічних ознак археспоріальних клітин за мегаспорогенезу (табл. 5) дозволили виявити певні відмінності в їх прояві порівняно з такими за мікроспорогенезу. Якщо градації домінування за успадковування каріометричних ознак (об'ємів ядер і ядерць) клітин генеративних структур  $F_1$  гібрида в процесі мікро- і мегаспорогенезу виявилися майже ідентичними (відповідно,  $h_p = -0,37, 0,23$  і  $-0,68, 0,29$ ), то за цитохімічними ознаками спостерігалися практично протилежні результати. Якщо за показником оптичної щільності ядерця клітин спорогенної тканини  $F_1$  гібрида Безоста 1 × Харківське 60 при забарвленні на РНК мав місце виразний гетерозис (табл. 3), то визначення ступеня фенотипового домінування відповідної ознаки для ядерць археспоріальних клітин того ж гібрида було неможливим через зазначені вище причини (табл. 5). Значення коефіцієнта  $h_p$  для ознаки оптичної щільності при забарвленні на РНК цитоплазми археспоріальних клітин також було протилежне відповідному показнику спорогенних клітин: якщо в археспоріальних клітинах спостерігалось від'ємне домінування (табл. 5), то в клітинах спорогенної тканини виявлялось позитивне наддомінування і гетерозис склав  $30\%$  (табл. 3).

Істотні відмінності рівня домінування при мегаспорогенезі від аналогічних показників мікроспорогенезу спостерігалися у  $F_1$  гібрида і за інтенсивністю забарвлення компонентів клітин на білки. Якщо в ядрі і цитоплазмі археспоріальних клітин  $h_p = 1,42$  і  $3,76$  (наддомінування), а гетерозис для цитоплазматичного вмісту білка складав, відповідно  $35,78\%$  (табл. 5),

## УСПАДКОВУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК

Таблиця 4

**Ступінь домінування ( $h_p$ ) цитохімічної ознаки „вміст білка” у клітинах спорогенної тканини пшенично-житніх гібридів  $F_1$**

Гібрид	Спорогенна тканина	Градація домінування
Оптична щільність ядерця		
$F_1$ Безоста 1 × Харківське 60	0,74	$0 < h_p < 1$
$F_1$ Миронівська 808 × Харківське 60	-0,09	$h_p \approx 0$
Оптична щільність цитоплазми		
$F_1$ Безоста 1 × Харківське 60	0,84	$0 < h_p < 1$
$F_1$ Миронівська 808 × Харківське 60	0,17	$0 < h_p < 1$

Таблиця 5

**Ступінь домінування ( $h_p$ ) каріометричних (об’єм ядра, ядерця) та цитохімічних (вміст РНК і білків) ознак у археспоріальних клітинах  $F_1$  пшенично-житнього гібрида Безоста 1 × Харківське 60**

Ознака	$h_p$	Градація домінування	Рівень гетерозису, %
Об’єм ядра	-0,68	$-1 < h_p < 0$	-15,97
Об’єм ядерця	0,29	$0 < h_p < 1$	-12,15
Вміст РНК в ядерцях	+)	+)	-
Вміст РНК у цитоплазмі	-5,86	$h_p < -1$	-28,39
Вміст білків у ядерцях	1,42	$h_p > 1$	4,75
Вміст білків у цитоплазмі	3,76	$h_p > 1$	35,78

<sup>+) За цим показником не доведена статистична різниця між материнською та батьківською формами (див. табл. 1).</sup>

то у разі мікроспорогенезу за цими ознаками спостерігалось лише неповне домінування ( $0 < h_p < 1$ ) (табл. 4).

Таким чином, встановлено суттєві відмінності успадковування цитохімічних ознак археспоріальних клітин і клітин спорогенної тканини при міжродовій гібридизації. Особливості генотипу та статеві належності клітин гібрида істотно впливають на прояв цитохімічних ознак. У клітин чоловічої генеративної системи спостерігається наддомінування і формування проявів гетерозису у  $F_1$  пшенично-житнього гібрида за ознаками „кількість РНК в ядерці” і „кількість РНК в цитоплазмі”, а генетичний фон клітин жіночих генеративних структур гібрида не сприяє формуванню цих ознак. У той же час в археспоріальних клітинах пшенично-житнього гібрида спостерігається явище наддомінування і гетерозис за вмістом білка і в ядерцях, і в цитоплазмі.

## ОБГОВОРЕННЯ

Оскільки показано, що використання каріометричних та цитохімічних ознак дозволяє робити об’єктивні висновки щодо функціонування білок-синтезуючого апарату клітини, її фізіологічного стану, ступеня впливу різноманітних факторів (Бланковская, Трочинская, 2005; Гусаковская, Ермаков, 2000; Соболев, 2001; Трочинська, 2008; Arkhipchuk, 1999; Smith, 1975), становило інтерес визначити закономірності успадковування найважливіших каріометричних і цитохімічних ознак клітин генеративних структур пшениці, жита і  $F_1$  пшенично-житніх гібридів.

Аналіз прояву ступеня фенотипового домінування об’єму ядра спорогенних клітин пшенично-житніх гібридів першого покоління виявив подібність коливань коефіцієнта  $h_p$  ( $-1 < h_p < 0$ ) для усіх досліджуваних форм. Конкретні

значення коефіцієнта  $h_r$  залежали від використаної материнської форми. Прояв ознаки «об'єм ядерця» у клітинах спорогенної тканини міжродових гібридів коливався ще більше – від проміжного успадковування до неповного домінування материнської форми. Можна припустити, що прояв цих кількісних каріометричних ознак у гібридів залежить від функціонування генів гомологічних хромосом пшениці і жита.

Розглядаючи розмір ядерця як цитологічний критерій експресивності генів рибосомальної РНК, треба мати на увазі, що збільшення розмірів ядерця може бути пов'язане щонайменше з двома протилежними причинами. По-перше, це може відбуватися за рахунок нагромадження у ядерці рибосомних субодиниць перед інтенсифікацією синтезу білка; по-друге, таке явище може бути пов'язане з гальмуванням процесу переходу попередників рибосом у цитоплазму. Тому для об'єктивної інтерпретації зміни розмірів ядерця необхідно враховувати інтенсивність забарвлення цитоплазми клітин на вміст РНК і білків (Соболь, 2001; Челідзе, 1985). Наші дослідження показали, що цитоплазма клітин спорогенної тканини зі збільшеними ядерцями інтенсивно забарвлюється при проведенні реакцій на РНК і білки (Бланковская, Трочинская, 2005; Трочинская, 2007), що узгоджується з гіпотезою про залежність об'єму ядерця від експресивності генів рРНК і інтенсивності трансляції.

Як показав аналіз значень оптичної щільності ядерця і цитоплазми (табл. 1), спорогенні клітини усіх досліджуваних форм злаків мали досить високі показники інтенсивності цитохімічної реакції на РНК у ядерці і цитоплазмі, що можна пояснити підготовкою до мейозу; ця інформація добре узгоджується з наведеною в літературі (Резникова, 1985). Більш інтенсивне забарвлення на вміст РНК компонентів клітин гібридів можна розглядати як свідчення явища гетерозису.

Відомі взаємозв'язки між нуклеїновим і енергетичним обмінами та гетерозисом (Али-Заде, Алиев, 1974; Конарев и др., 1971; Шестопалова, 1981). Дослідження цілого комплексу показників гетерозисних гібридів привели до висновку, що ефект гетерозису пов'язаний з регуляторними механізмами генетичного апарату клітин. Комплементарна взаємодія диференційованих хромосом батьківських геномів у гетерозиготному ядрі може бути безпосередньою причиною посилення синтезу РНК і ДНК та підвищення генної активності хромосом у цілому (Конарев и др., 1971). Виявлено, що у клі-

тинах гібридних рослин пшениці вміст ДНК, РНК та білкового азоту вищий, ніж у батьківських форм (Али-Заде, Алиев, 1974). Дослідженнями Н. Г. Шестопалової (Шестопалова, 1981) показано, що каріометричні ознаки можуть слугувати додатковими показниками для оцінки гетерозисного стану рослин. Встановлено наявність вегетативного гетерозису у стерильних пшенично-житніх гібридів першого покоління (Шкуренко, 1968).

Наявна в літературі інформація стосовно цитохімічних ознак клітин генеративних структур злаків нечисельна та фрагментарна. Для клітин генеративних структур  $F_1$  пшенично-житніх гібридів показано значно менший вміст білків і нуклеїнових кислот порівняно з батьківськими формами (Шкуренко, 1968). Однак такий результат не узгоджується з даними деяких інших авторів. Визначення інтенсивності забарвлення піроніном спорогенних клітин у період передмейотичних мітозів виявило майже однаковий вміст РНК у цитоплазмі  $F_1$  пшенично-еліпусних гібридів і батьківських форм (Петрова, 1970). Також показана відсутність різниці у вмісті білків для спорогенної тканини пшениці, пирію та складного пшенично-пирійного гібрида М2 (Базилинская, 1967). Тим не менше, більшість авторів сходяться на думці, що наприкінці мікроспорогенезу та під час розвитку чоловічого гаметофіту вміст нуклеїнових кислот і білків у клітинах віддалених гібридів  $F_1$  поступається такому у клітинах батьківських форм. Наші дослідження в основному підтверджують цю інформацію (Трочинская, 2007). Однак в окремих віддалених гібридів  $F_1$  оптична щільність ядерця і цитоплазми при забарвленні клітин спорогенної тканини на РНК перевершувала середнє значення ознаки у батьківських форм. При цьому у  $F_1$  пшенично-житнього гібрида Безоста 1 × Харківське 60 спостерігався справжній гетерозис за цитохімічною ознакою „вміст РНК” (табл. 3). У спорогенній тканині цього гібрида вміст рибонуклеїнових кислот в ядерцях і цитоплазмі на 28-30 % перевищував рівень цього показника у кращого батьківського сорту. Інші сорти пшениці не виявляли такої здатності при гібридизації з житом.

Помітна неоднозначність прояву домінування цитохімічних ознак спорогенних клітин у кожного з досліджених гібридів: за коефіцієнтом фенотипового домінування у  $F_1$  гібрида Безоста 1 × Харківське 60 гетерозис за ознакою «вміст РНК у ядерці» забезпечувався материнською формою – пшеницею, а за ознакою

## УСПАДКОВУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК

«вміст РНК у цитоплазмі» – батьківською формою – житом. Для  $F_1$  гібрида Миронівська 808 × Харківське 60 властиве часткове позитивне домінування пшениці для ознаки «вміст РНК у ядерці» і часткове негативне домінування жита для ознаки «вміст РНК у цитоплазмі». На відміну від цих сортів, для  $F_1$  гібрида від схрещування пшениці сорту Альбатрос одеський з житом показано часткове позитивне домінування материнської форми – пшениці за ознакою «вміст РНК у ядерці» і наддомінування (гетерозис) материнської форми за ознакою «вміст РНК у цитоплазмі». Таким чином, існує виразна комбінаційна мінливість пшениць за цитохімічними ознаками – забарвленням ядерця і цитоплазми на вміст РНК. У разі використання цитохімічної реакції на сумарний білок також спостерігалось варіювання коефіцієнта  $h_p$  залежно від генотипів материнських форм, причому  $F_1$  гібрида Безоста 1 × Харківське 60 значно перевершувало  $F_1$  гібрида Миронівська 808 × Харківське 60 за зазначеним показником. Можна вважати, що цитохімічні ознаки, а саме вміст білків та РНК у компонентах клітин спорогенної тканини досліджуваних сортів пшениці, характеризуються більшим ступенем мінливості, ніж каріометричні ознаки тих же клітин.

У доступній літературі даних щодо мегаспорогенезу мало, а наявні стосуються в основному таксономії та проблем апоміксису. Все ж повідомляється, що жорсткий контроль морфометричних параметрів генеративної клітини забезпечується універсальними механізмами регуляції розвитку цих ознак у попередників зародкового мішка (Гусаковская, Ермаков, 2000; Smith, 1975); інформація щодо особливостей успадкування досліджуваних кількісних ознак жіночих генеративних клітин за мегаспорогенезу у пшенично-житніх гібридів взагалі відсутня. Саме тому було дуже важливо з'ясувати роль батьківських генотипів в успадкуванні цих ознак та порівняти внесок батьківського і материнського геномів в їх прояв за мікро- і мегаспорогенезу.

Об'єми ядра і ядерця археспоріальних клітин пшениці, жита і їх гібрида були меншими порівняно з клітинами спорогенної тканини (табл. 1). Це свідчить про те, що статеві відмінності у функціонуванні генетичних систем клітин генеративного ряду у досліджених форм злаків виявляються від початку процесів спорогенезу. Слід підкреслити, що міжвидові відмінності каріометричних ознак археспоріальних

клітин пшениці і жита істотні, але не такі значні, як у спорогенній тканині. Однак порівняння ступеня фенотипового домінування об'ємів ядра і ядерця клітин жіночих і чоловічих генеративних структур на відповідних етапах мікро- і мегаспорогенезу показало, що градації, які приймає коефіцієнт  $h_p$ , практично однакові. Це свідчить про відсутність впливу статевої належності на успадкування каріометричних ознак. Прояв кількісних каріометричних ознак (об'єму ядра і ядерця) клітин генеративних структур у  $F_1$  пшенично-житніх гібридів відбувається за принципом проміжного успадкування з певними відхиленнями у бік материнської чи батьківської форми.

Аналіз оптичної щільності ядерця і цитоплазми археспоріальних клітин гібрида порівняно з батьківськими формами виявив значно менший вміст РНК, а вміст білка, навпаки, значно вищий (табл. 1). Таким чином, виявлено відмінності успадкування досліджених цитохімічних ознак при міжродовій гібридизації в умовах різних за статевою належністю генеративних систем. Генетичне середовище і фізіологічні особливості чоловічої генеративної системи сприяють прояву наддомінування і формуванню високого гетерозису у  $F_1$  пшенично-житнього гібрида за кількістю РНК в ядерцях і цитоплазмі, а в жіночих генеративних структурах прояв цих ознак стримується. В той же час середовище жіночого археспорію, на відміну від відповідних чоловічих структур, сприяє формуванню наддомінування і значного гетерозису за вмістом білка у ядерцях і цитоплазмі (табл. 5).

На жаль, у сучасній науковій літературі дуже мало інформації про експресію генів у різностатевих організмів, а наявні дані отримані в основному завдяки аналізу тварин. Так, нещодавно вперше було показано значні статеві відмінності ступеня експресії більш ніж 23 тисяч генів у чотирьох важливих тканинах мишей (печінка, мозкова тканина, м'язова та жирова) (Yang et al., 2006). Подібних широкомасштабних досліджень стосовно рослинних об'єктів немає. Тому виявлення статевих розбіжностей у прояві і успадкуванні важливих морфометричних і цитохімічних ознак, що відображають стан нуклеїнового і білкового обміну у клітинах злаків і їх гібридів, слід розглядати як перший крок у вивченні реалізації спадкової інформації під час диференціювання клітин генеративних структур у процесах спорогенезу.

## ЛІТЕРАТУРА

- Али-Заде М. А., Алиев Р. Т.* Содержание нуклеиновых кислот и азотистых веществ у гетерозисных гибридов пшеницы // Цитология и генетика. – 1974. – Т. 8, № 4. – С. 296-298.
- Архипчук В. В.* Использование ядрышковых характеристик в биотестировании // Цитология и генетика. – 1995. – Т. 29, № 3. – С. 6-12.
- Архипчук В. В., Романенко В. Д., Архипчук М. В. и др.* Цитогенетический анализ определения влияния пороговых величин антропогенных факторов на геном растений и животных // Докл. АН [Россия]. – 1992. – Т. 326, № 5. – С. 908-910.
- Базиллинская Н. В.* Гистохимическая характеристика генеративных органов пшенично-пырейного гибрида // Бюл. Глав. бот. сада. – 1967. – Вып. 65. – С. 32-35.
- Бланковская Т. Ф., Трочинская Т. Г.* Цитологические маркеры экспрессивности генов рРНК в микроспорогенезе у ржи, пшеницы и пшенично-ржаных гибридов // Цитология и генетика. – 2005. – Т. 39, № 2. – С. 22-26.
- Гилятзединов Ш. Я., Ахметов Р. Р., Конарев В. Г.* Активность эндополиплоидии и повторяемость рДНК у родительских форм гетерозисных гибридов растений // Гетерозис. – Минск: Наука и техника, 1982. – С. 178-199.
- Гусаковская М. А., Ермаков И. П.* Пространственная и временная организация мегаспоро- и мегагаметогенеза у амфимиктичных и апомиктичных растений // Эмбриология цветковых растений. – С.-Пб: Мир и семья, 2000. – Т. 3. Репродуктивные системы. – С. 192-201.
- Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1985. – 240 с.
- Жарская О. О., Зацепина О. В.* Динамика и механизмы реорганизации ядрышка в митозе // Цитология. – 2007. – Т. 49, № 5. – С. 355-369.
- Конарев В. Г., Ахметов Р.Р., Гилятзетдинов Ш. Я.* Биохимические и молекулярно-генетические предпосылки к изучению гетерозиса // Вопросы биохимии гетерозиса у растений. – Уфа, 1971. – С. 5-35.
- Паламарчук И. А., Веселова Т. Д.* Учебное пособие по ботанической гистохимии. – М.: Изд-во МГУ, 1965. – 108 с.
- Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
- Петрова К. А.* Особенности стерильности пшенично-элимусных гибридов первого поколения и возможности ее преодоления // Отдаленная гибридизация и полиплоидия. – М.: Наука, 1970. – С. 58-77.
- Пирс Э.* Гистохимия теоретическая и прикладная. – М.: ИЛ, 1962. – 962 с.
- Резникова С. А.* Цитология и физиология развивающегося пыльника. – М.: Наука, 1984. – 272 с.
- Соболь М. А.* Роль ядрышка в реакциях растительных клеток на действие физических факторов окружающей среды // Цитология и генетика. – 2001. – Т. 35, № 3. – С. 72-84.
- Трочинская Т. Г.* Генотипические различия кариометрических параметров клеток в микроспорогенезе пшеницы, ржи и их гибридов // Біологія: від молекули до біосфери. Мат-ли II Міжнар. конф. мол. науковців. – Х., 2007. – С. 147-148.
- Трочинская Т. Г.* Сравнительный анализ содержания РНК и белков в компонентах клеток женских и мужских генеративных структур пшеницы, ржи и пшенично-ржаных гибридов F<sub>1</sub> // Мат. читань, присв. 300-річчю з дня народження К. Ліннея. – Луганськ, 2007. – С. 142-144.
- Трочинська Т. Г.* Поліморфізм клітин чоловічих генеративних структур пшениці, жита та їх гібридів F<sub>1</sub> за кількістю ядерців на різних стадіях мікроспорогенезу // Вісн. Одеського націон. ун-ту. – 2008. – Т. 13, вип. 14. – С. 95-102.
- Тырнов В. С.* Эмбриогенетика растений // Эмбриология цветковых растений. – С.-Пб: Мир и семья, 2000. – Т. 3. Репродуктивные системы. – С. 389-392.
- Челидзе П. В.* Ультраструктура и функции ядрышка интерфазной клетки. – Тбилиси: Мецниереба, 1985. – 119 с.
- Ченцов Ю. С.* Введение в клеточную биологию. – М.: Академкнига, 2005. – 495 с.
- Шкуренко С. В.* К вопросу о стерильности пшенично-ржаных гибридов // Труды Ин-та ботаники АН КазССР. – 1968. – С. 57-70.
- Шестопал О. Л., Бланковська Т. П.* Будова антиподального комплексу сортів та гібридів ячменю за різних умов вирощування рослин // Цитология и генетика. – 2006. – Т. 40, № 2. – С. 44-49.
- Шестопалова Н. Г.* Репродукция клеток при гетерозисе. – Харьков: Вища школа, 1981. – 84 с.
- Arkhipchuk V.V.* Nucleolar variations during the ontogenesis of diploid and tetraploid cyprinid species // J. Fish Biol. – 1999. – V. 54, № 3. – P. 513-524.
- Beil G. M., Atkins R. E.* Inheritance of quantitative characters in grain sorghum // Jowa State. J. Sci. – 1965. – V. 39, № 3. – P. 345-358.

## УСПАДКОВУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК

- Coen E. S., Meyerowitz E. M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development // *Nature*. – 1991. – V. 353. – P. 31-37.
- Olson M. O., Hingorani K., Szebeni A. Conventional and nonconventional roles of the nucleolus // *Int. Rev. Cytol.* – 2002. – V. 219. – P. 199-266.
- Pederson T. The plurifunctional nucleolus // *Nucleic Acids Res.* – 1998. – V. 26. – P. 3871-3876.
- Petr F.C., Frey K. J. Genotypic correlations, dominance and heritability of quantitative characters in oats // *Crop Sci.* – 1966. – V. 6, № 3. – P. 259-262.
- Schneitz K. The genetic analysis of ovule development // *Эмбриология цветковых растений*. – С.-Пб: Мир и семья, 2000. – Т. 3. Репродуктивные системы. – С. 370-378.
- Smith J. A quantitative analysis of the megagametophyte of five species of *Cornus* L. // *Amer. J. Bot.* – 1975. – № 62 (4). – P. 387-394.
- Vlăduțu C. Fine mapping and characterization of linked quantitative trait loci involved in the transition of the maize apical meristem from vegetative to generative structures // *Genetics*. – 1999. – V. 153. – P. 993-1007.
- Yang X., Schadt E. E., Wang S. et al. Tissue-specific expression and regulation of sexually dimorphic genes in mice // *Genome Res.* – 2006. – V. 16, № 8. – P. 995-1004.

Надійшла до редакції  
27.03.2009 р.

## THE INHERITANCE OF QUANTITATIVE TRAITS OF MALE AND FEMALE GENERATIVE STRUCTURES CELLS UNDER THE WHEAT-RYE HYBRIDIZATION

T. G. Trochinska

*I. I. Mechnykov Odessa National University  
(Odessa, Ukraine)*

The integrated research of sporogenous tissue cells of male and archesporium (sporogenic) cells of female generative structures of wheat, rye and their F<sub>1</sub> hybrids has been conducted. The inheritance of quantitative cariometrical and cytochemical characters (the nuclei and nucleoli volumes, the intensity of staining for RNA and proteins) of generative structures cells have been estimated with the index of phenotypical dominance. The inheritance of cariometrical characters has obeyed the laws of general genetics, and their expression in the F<sub>1</sub> hybrids has occurred as intermediate type. The heterosis for cytochemical characters of sporogenous tissue cells and archesporium cells has been demonstrated. The sex differences have been marked for the realization of genetic information at the cells of male and female generative structures.

**Key words:** *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., intergeneric hybrids, cells of generative structures, cariometrical and cytochemical characters, inheritance

## НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ КЛЕТОК МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ ПШЕНИЦЫ И РЖИ

Т. Г. Трочинская

*Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова  
(Одесса, Украина)*

Проведено комплексное исследование клеток спорогенной ткани мужских генеративных структур и археспориальных клеток женских генеративных структур F<sub>1</sub> пшенично-ржаных гибридов и родительских форм. По показателю степени фенотипического доминирования количественных кариометрических и цитохимических признаков клеток генеративных структур

## **УСПАДКОВУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК**

F<sub>1</sub> оцінювали наслідування об'єму ядра, об'єму ядрішечок, інтенсивності окраски ядрішка і цитоплазми на РНК і суммарний білок. У F<sub>1</sub> гібридів наслідування кариометричних ознак відбувається по проміжному типу, при цьому спостерігається неповне домінування. Для F<sub>1</sub> віддалених гібридів виявлено гетерозис по цитохімічним ознакам клітин спорогенної тканини і археспоріальних клітин і встановлено полові відмінності в реалізації генетичної інформації в клітках чоловічих і жіночих генеративних структур.

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum L., Secale cereale L., межродовые гибриды, клетки генеративных структур, кариометрические и цитохимические признаки, наследование*