

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 575.125:547.963.3
doi: 10.17223/19988591/28/9

А.Д. Мамедова, Р.Т. Алиев

Институт Генетических Ресурсов НАНА, г. Баку, Азербайджан

Изучение активности синтеза генетического материала в клеточных ядрах и цитоплазматических органеллах сельскохозяйственных культур в связи с гетерозисом

Изучение цитофотометрическим методом содержания ДНК гибридов пшеницы и томата показало увеличение содержания ДНК-фуксина в ядрах листьев гетерозисных гибридов. Повышение среднего содержания ДНК у гибридов томата происходит в основном за счет образования новых полиплоидных клеток с содержанием ДНК 4с-8с. У гибридов пшеницы такой ploидности ядер почти не обнаружено; среднее содержание ДНК увеличивалось благодаря клеткам с содержанием ДНК 2с-4с. Вероятно, увеличение среднего содержания ДНК в ядрах клеток листьев гетерозисных гибридов томата, имеющих относительно малые размеры генома и склонность к полиплоидизации, происходит в основном за счет эндополиплоидии, а гибридов пшеницы – за счет роста доли клеток, находящихся в постсинтетическом периоде. У гетерозисных гибридов томата по сравнению с родителями отмечается активация синтеза генетического материала в митохондриях, у гибридов пшеницы – и в митохондриях, и в хлоропластах, что, вероятно, повышает активность пластических и энергообразующих процессов.

Ключевые слова: *гетерозис; Triticum aestivum L.; Triticum durum Desf.; Lycopersicon esculentum L.; цитофотометрический метод; полиплоидизация.*

Введение

Проблема продуктивности тесно связана с феноменом гибридной силы, который проявляется в усилении степени развития отдельных признаков [1, 2], иногда в развитии комплекса признаков и, возможно, никогда прямо не затрагивает организацию растения в целом. Использование гетерозисных семян позволяет увеличить урожайность в среднем на 20–50% по сравнению с исходными сортами или линиями, улучшает качество продукции, повышает устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. Так, супергибриды риса, полученные в последние годы в Китае, имеют потенциал урожайности 12–15 т/га [3].

Гетерозис проявляется уже на ранних этапах развития гибридного организма [4, 5]. Меристематическая ткань гибридов обладает способностью к

активному делению, что и обеспечивает более мощное вегетативное развитие гибридных растений [6]. На 6-е сутки гибридный эмбрион кукурузы уже превосходит по размерам негибридные [7]. У гибридов отмечается усиление степени развития отдельных признаков: высоты растений, массы корней, поверхности листьев и т.д. Так, гетерозис у кукурузы проявляется уже при развитии первичных корней в виде интенсификации роста как первичных, так и боковых корней [8, 9]. Гибриды ячменя проявляют гетерозис по общей массе, при этом выявлена положительная связь урожайности с сухой биомассой растений [10, 11]. Высокая корреляция между числом зерен в метелке и скоростью роста зародышевого корня у риса, а также между числом зерен в метелке и скоростью роста зародышевого стебля позволяет рекомендовать отбор гибридных комбинаций с высокой скоростью роста на ранних стадиях развития как метод селекции на урожайность [5].

Быстрое развитие корневой системы обеспечивает гибридам преимущество перед сортовыми растениями по интенсивности поглощения минеральных веществ, скорости формирования фотосинтетического аппарата. Для многих сельскохозяйственных культур отмечено наличие корреляции между продуктивностью растений и интенсивностью фотосинтеза [12–14].

Исследование связи нуклеиновых кислот с гетерозисом проводилось на различных сельскохозяйственных культурах [15–18]. Анализируя литературные данные, можно заключить, что при гетерозисе у гибридов не возникают новые признаки, а происходит изменение тех или иных характеристик родительских линий. В связи с этим принято считать, что в явлении гибридной силы ведущую роль играют гены количественных признаков – QTL, многие из которых идентифицированы молекулярно-генетическими методами [19, 20].

Настоящая работа посвящена изучению содержания ДНК в ядрах гетерозисных гибридов пшеницы, томата и их родительских форм цитофотометрическим методом, а также выявлению изменений в функциональной активности генетического аппарата в цитоплазматических органеллах клетки – митохондриях, хлоропластах.

Материалы и методики исследования

В качестве объекта исследований были выбраны хозяйственно ценные культуры: пшеница (*Triticum aestivum* L., *Triticum durum* Desf.) и томат (*Lycopersicon esculentum* L.). Использованы сорта пшеницы к-47091, к-51647, к-53215, к-51549, полученные из Венгрии, Румынии, Краснодарского края РФ, Югославии соответственно, сорта Гюргяна, Зардаби Азербайджана разновидности *erythrospermum*, сорт Карабах разновидности *provinciale*, а также их гибриды, полученные в Институте генетики и селекции АН Азербайджана (Д.А. Мамедов). В отличие от изученных внутривидовых гибридных комбинации, гибрид *erythrospermum* Зардаби × *provinciale* Карабах и его обратная комбинация скрещивания являются межвидовыми.

Исследования на томатах были выполнены на сортах Киевский 139, Ленинградский скороспелый, Cavalier, Fanal, Белый налив, Resista, Valiant, гетерозисные гибриды которых были получены в Азербайджанском НИИ овощеводства (З.К. Алиева).

Пробы для анализа растений пшеницы брались в фазе колошения, томата – в фазе цветения (2-й лист сверху).

Для цитофотометрических исследований материал фиксировали в смеси Карнуа (3 части этанола-ректификата: 1 часть ледяной уксусной кислоты). Фиксированный материал промывали 96% спиртом несколько раз по 25 мин до исчезновения запаха уксусной кислоты, а затем переводили в 70% спирт для хранения. В отличие от общепринятого объекта для цитофотометрирования – кончика корня – мы проводили опыты на листьях. Для выяснения оптимального срока гидролиза по интенсивности реакции Фельгена осуществлялись специальные методические работы. Было установлено, что оптимальное время гидролиза для интенсивной реакции Фельгена в листьях пшеницы составляет 12 мин (1 н HCl при $t = 60^{\circ}\text{C}$), ядер листьев томата – 1 ч (5 н HCl при $t = 22^{\circ}\text{C}$). После гидролиза листья окрашивали раствором Шиффа в течение 1,5–2 ч, промывали 3 раза сернистой кислотой, а затем проточной водой. Готовили давленные препараты в глицерин-желатине. Содержание комплекса ДНК-фуксина в ядрах определяли по длине волны $\lambda = 530$ нм.

Измерение содержания ДНК в ядрах растительных клеток на препаратах проводили таким образом, чтобы ядра вписывались в измерительный зонд. Определяли интегральную оптическую плотность ядра, пропорциональную общему количеству ДНК. В каждом варианте опыта фотометрировали 50–100 ядер. Содержание ДНК выражали в относительных единицах. В качестве эталона количества ДНК, соответствующего диплоидному хромосомному набору, использовали среднее из минимальных значений полученных показателей.

Митохондрии и хлоропласты выделяли методом дифференциального центрифугирования. Для определения содержания нуклеиновых кислот в хлоропластах и митохондриях использовали методы, описанные в работе В.Г. Конарева и С.Л. Тютерева [21].

Полученные данные представлены в виде средней арифметической с ошибкой [22].

Результаты исследования и их обсуждение

В первой серии исследований изучалось количество ДНК-фуксина у родительских форм и гибридов F_1 пшеницы и томата, после чего были рассчитаны частоты распределения интерфазных ядер (табл. 1).

Гибриды пшеницы отличались по содержанию ДНК-фуксина от родительских форм. Так, если у гибридов к-47091 \times к-51647 и к-47091 \times к-53215 содержание ДНК в ядрах заметно увеличивалось, то у гибрида к-47091 \times

к-51549 этот прирост был незначительным. Эти данные согласуются с величиной гетерозисного эффекта. Например, у гибрида к-47091 × к-53215 масса зерна с одного растения превышала средние показатели родительских форм на 16,7%, соответственно, содержание ДНК-фуксина в клеточном ядре этого же гибрида увеличивалось на 21,6%.

Таблица 1 / Table 1

Содержание ДНК в листьях гетерозисных гибридов пшеницы и томата и их родительских форм ($X \pm x$) /

DNA content in the leaves of wheat and tomato heterotic hybrids and their parental forms ($X \pm x$)

Комбинация скрещивания / Crossing combination	Средняя плотность ДНК-фуксина на одно ядро, у.е. / Average density of DNA-fuchsin per core, c.u.			Увеличение ко- личества ДНК у гибридов по сравнению с родительскими сортами, % / Increasing the amount of DNA in the hybrids compared to the parental varieties, %
	P ₁	F ₁	P ₂	
1	2	3	4	5
Пшеница (Wheat) <i>Triticum</i> L. (<i>Triticum aestivum</i> L., <i>Triticum durum</i> Desf.)				
к-47091 × к-51647	0,356±0,010	0,408±0,009	0,327±0,009	19,5
к-47091 × к-53215	0,356±0,010	0,473±0,009	0,422±0,009	21,6
к-47091 × к-51549	0,356±0,010	0,369±0,010	0,338±0,010	6,3
<i>erythrospERMum</i> Гюргяна × <i>erythrospERMum</i> Зардаби / <i>erythrospERMum</i> Gyurgyan × <i>erythrospERMum</i> Zardabi	0,500±0,009	0,548±0,012	0,457±0,013	14,5
<i>erythrospERMum</i> Зардаби × <i>erythrospERMum</i> Гюргяна / <i>erythrospERMum</i> Zardabi × <i>erythrospERMum</i> Gyurgyan	0,457±0,013	0,527±0,015	0,500±0,009	10,1
<i>erythrospERMum</i> Зардаби × <i>lutescens</i> 10 / <i>erythrospERMum</i> Zardabi × <i>lutescens</i> 10	0,457±0,013	0,543±0,011	0,523±0,010	10,8
<i>lutescens</i> 10 × <i>erythrospERMum</i> Зардаби / <i>lutescens</i> 10 × <i>erythrospERMum</i> Zardabi	0,523±0,010	0,528±0,014	0,457±0,013	7,8
<i>erythrospERMum</i> Зардаби × <i>erythrospERMum</i> 9 / <i>erythrospERMum</i> Zardabi × <i>erythrospERMum</i> 9	0,457±0,013	0,542±0,010	0,480±0,012	15,7
<i>erythrospERMum</i> 9 × <i>erythrospERMum</i> Зардаби / <i>erythrospERMum</i> 9 × <i>erythrospERMum</i> Zardabi	0,480±0,012	0,528±0,012	0,457±0,013	12,7

Окончание табл. 1 / Table 1 (end)

1	2	3	4	5
<i>erythrospermum</i> Зардаби × <i>provinciale</i> Карабах / <i>erythrospermum</i> Zardabi × <i>provinciale</i> Karabakh	0,457±0,013	0,524±0,009	0,524±0,010	6,8
<i>provinciale</i> Карабах × <i>erythrospermum</i> Зардаби / <i>provinciale</i> Karabakh × <i>erythrospermum</i> Zardabi	0,524±0,010	0,528±0,010	0,457±0,013	7,6
<i>lutescens</i> Бирлик × <i>lutescens</i> ФРГ / <i>lutescens</i> Birlik × <i>lutescens</i> FRG	0,411±0,009	0,563±0,012	0,470±0,015	27,7
Томат (Tomato) <i>Lycopersicon esculentum</i> L.				
Киевский 139 × Ленинградский скороспелый / Kievsky 139 × Leningradskiy Skorospelyi	0,077±0,005	0,125±0,009	0,075±0,005	64,5
Valiant × Ленинградский скороспелый / Valiant × Leningradskiy Skorospelyi	0,106±0,010	0,151±0,009	0,075±0,005	67,8
Белый налив × Resista / Belyi Naliv × Resista	0,098±0,005	0,191±0,010	0,148±0,009	56,1
Cavalier × Fanal	0,092±0,005	0,150±0,009	0,102±0,005	55,7

У гибрида к-47091 × к-51647 гетерозисный эффект был несколько ниже. Такая же закономерность наблюдалась и по количеству ДНК-фуксина в клеточном ядре этого гибрида. Содержание ДНК-фуксина в клеточных ядрах гибрида к-47091 × к-51647 увеличивалось на 19,5% от среднего показателя родительских форм. Эффект гетерозиса по продуктивности зерна составил 14,6%. Гибрид к-47091 × к-51549 по продуктивности зерна занимал промежуточное положение между родительскими формами. В ядрах этого гибрида количество ДНК-фуксина увеличивалось незначительно – на 6,6%. Увеличение количества ДНК-фуксина по сравнению с родительскими образцами отмечается и у остальных гибридных комбинаций пшеницы.

Гибриды томата резко отличались от своих исходных форм по степени гетерозисного эффекта и увеличению содержания ДНК-фуксина в ядрах. Все гибриды томата по продуктивности плодов с одного куста превосходили родительские формы на 38–64%. Содержание ДНК-фуксина в ядрах гибридов было также выше, чем у исходных форм: если в клеточном ядре сорта Киевский 139 содержалось 0,077 у.е. ДНК-фуксина, сорта Ленинградский скороспелый – 0,075 у.е., то у их гибрида – 0,125 у.е., т.е. гибрид отличался по среднему показателю от родительских форм на 65%. Такое же резкое отличие между гибридами и родительскими формами наблюдалось и в остальных гибридных комбинациях.

Наряду со средним содержанием ДНК цитофотометрические исследования дают возможность проанализировать синтетическую активность ДНК и охарактеризовать материал по эндомитотической активности клеток и онтогенетической изменчивости дозы генов. Практически у всех сортов томата

наблюдаются классы ядер только с содержанием ДНК 2с и 4с. Лишь у сортов Resista и Valiant отмечается незначительное количество ядер с повышенным содержанием ДНК. У гибридов томата отчетливо прослеживается появление новых классов ядер, характеризующихся высокой степенью эндополиплоидии, особенно ярко это проявляется у гибрида (Valiant × Ленинградский скороспелый), у которого появляются ядра с содержанием ДНК около 12с. В то же время у всех гибридов томата количество ядер с содержанием ДНК 2с и 4с (ДНК находится в постсинтетической фазе репликации) меньше, чем у родительских сортов.

Высокое среднее содержание ДНК на ядро у гетерозисных гибридов томата было связано с появлением новых классов ядер, в которых количество ДНК составляет 4с-8с. У гибридов пшеницы такой ploidy ядер почти не обнаружено и среднее содержание ДНК увеличивалось благодаря клеткам с содержанием ДНК 2с-4с.

Во второй серии исследований изучалась активность синтеза нуклеиновых кислот в цитоплазматических органеллах гибридов пшеницы и томата в связи с гетерозисом (табл. 2).

Таблица 2 / Table 2

Содержание нуклеиновых кислот (на сухое вещество цитоплазматических органелл, мг%) в митохондриях и хлоропластах гибридов пшеницы и их родительских форм ($X \pm x$) /
Content of nucleic acids (per dry matter of cytoplasmic organells, mg%) in mitochondria and chloroplasts of wheat hybrids and their parental forms ($X \pm x$)

Разновидности, сорта, гибриды / Species, varieties, hybrids	Митохондрии / Mitochondria			Хлоропласты / Chloroplasts		
	РНК / RNA	ДНК / DNA	РНК/ДНК RNA/DNA	РНК / RNA	ДНК / DNA	РНК/ДНК/ RNA/DNA
1	2	3	4	5	6	7
<i>lutescens</i> ФРГ / <i>lutescens</i> FRG	1070,4±7,8	509,7±6,0	2,1	1426,2±6,9	306,9±1,2	4,7
<i>lutescens</i> Бирлик / <i>lutescens</i> Birlik	1009,8±8,9	556,3±5,8	1,8	910,5±7,5	267,2±1,7	3,4
<i>lutescens</i> ФРГ × <i>lutescens</i> Бирлик / <i>lutescens</i> FRG × <i>lutescens</i> Birlik	1948,3±14,2	750,1±4,1	2,6	2495,2±5,0	416,4±3,0	3,6
<i>lutescens</i> Бирлик × <i>lutescens</i> ФРГ / <i>lutescens</i> Birlik × <i>lutescens</i> FRG	1617,3±8,7	910,9±6,8	1,8	1146,1±8,8	371,4±5,6	3,1
<i>lutescens</i> КСИ / <i>lutescens</i> KSI	1324,4±9,7	318,9±1,2	4,2	1297,5±13,1	138,9±1,8	9,3
<i>lutescens</i> ФРГ × <i>lutescens</i> КСИ / <i>lutescens</i> FRG × <i>lutescens</i> KSI	1134,1±8,1	779,6±5,8	1,5	1856,8±12,9	529,1±2,5	3,5

Окончание табл. 2 / Table 2 (end)

1	2	3	4	5	6	7
<i>lutescens</i> КСИ × <i>lutescens</i> ФРГ / <i>lutescens</i> КСИ × <i>lutescens</i> FRG	1565,2±10,4	554,1±7,0	2,8	1419,2±14,1	315,8±1,6	4,5
Безостая 1 / Besostaya 1	880,6±6,2	662,9±3,1	1,3	1149,5±6,8	246,3±1,2	4,7
<i>lutescens</i> Бирлик × Безостая 1 / <i>lutescens</i> Birlik × Besostaya 1	1415,0±11,5	800,0±8,7	1,8	1138,8±5,6	305,1±1,5	3,7
Безостая 1 × <i>lutescens</i> Бирлик / Besostaya 1 × <i>lutescens</i> Birlik	1245,9±9,1	604,2±7,3	2,1	870,7±7,2	289,3±3,6	3,0

Изучение активности синтеза нуклеиновых кислот в связи с гетерозисом в цитоплазматических органеллах пшеницы показало, что в большинстве случаев гибриды характеризовались увеличением содержания РНК и ДНК в сравнении с исходными сортами. Так, гибриды *lutescens* ФРГ × *lutescens* Бирлик на 87%, *lutescens* Бирлик × *lutescens* ФРГ на 55%, *lutescens* КСИ × *lutescens* ФРГ на 31% по синтезу РНК превосходили средний показатель родителей. Такое же резкое различие между гибридами (*lutescens* ФРГ × *lutescens* Бирлик, *lutescens* Бирлик × *lutescens* ФРГ, *lutescens* ФРГ × *lutescens* КСИ, *lutescens* Бирлик × Безостая 1 и др.) и родительскими формами наблюдалось и по содержанию митохондриальной ДНК. Исключение составил лишь гибрид Безостая 1 × Бирлик, который занимал по этому показателю среднее положение в сравнении с исходными формами.

Активация синтеза нуклеиновых кислот митохондрий свидетельствует о том, что энергообеспечение за счет митохондриальной системы у гетерозисных гибридов пшеницы более высокое, чем у родительских сортов. Определенной закономерности по содержанию хлоропластной РНК у гибридов пшеницы не отмечено. В одних случаях гибриды характеризовались активацией синтеза (*lutescens* ФРГ × *lutescens* Бирлик, *lutescens* ФРГ × *lutescens* КСИ), в других – уступали исходным компонентам (*lutescens* Бирлик × *lutescens* ФРГ, *lutescens* КСИ × *lutescens* ФРГ, *lutescens* Бирлик × Безостая 1, Безостая 1 × *lutescens* Бирлик). Однако все изученные гибридные комбинации пшеницы по количеству хлоропластной ДНК превосходили родительские сорта.

Содержание РНК в митохондриях у всех гибридных форм томата, за исключением Valiant × Ленинградский скороспелый, было несколько выше, чем у их родителей (табл. 3). Лучшим гибридом по этому показателю оказался Белый налив × Resista. Самый высокий уровень ДНК был у сортов Белый налив и Valiant, самый низкий – у сорта Cavalier. Характерно, что все гибридные комбинации превосходили своих родителей по содержанию

митохондриальной ДНК: Valiant × Ленинградский скороспелый и Cavalier × Fanal примерно на 30 – 35%, а Киевский 139 × Ленинградский скороспелый и Белый налив × Resista почти на 10%.

По содержанию ДНК в митохондриях выделяется гибрид Valiant × Ленинградский скороспелый. Затем величина этого показателя убывает в ряду: Белый налив × Resista, Cavalier × Fanal, Киевский 139 × Ленинградский скороспелый. Однако соотношение РНК/ДНК у последнего гибрида было самым высоким и убывало в обратной последовательности по сравнению с содержанием ДНК в митохондриях. Такой характер содержания РНК и ДНК и их соотношение могут указывать на высокий синтез функциональных компонентов митохондрий у гибридов Киевский 139 × Ленинградский скороспелый и Cavalier × Fanal. Очевидно, у этих форм существенный вклад в общий энергетический потенциал клетки вносит митохондриальная система энергообразования.

Таблица 3 / Table 3

**Содержание нуклеиновых кислот (на сухое вещество
цитоплазматических органелл, мг%) в митохондриях и хлоропластах
гибридов томата и их родительских форм (X±x) /**
**Content of nucleic acids (per dry matter of cytoplasmic organells, mg%) in
mitochondria and chloroplasts of tomato hybrids and their parental forms (X±x)**

Сорта, гибриды / Varieties, hybrids	Митохондрии / Mitochondria			Хлоропласты / Chloroplasts		
	РНК / RNA	ДНК / DNA	РНК/ДНК RNA/DNA	РНК / RNA	ДНК / DNA	РНК/ДНК RNA/DNA
Киевский 139 / Kievsky 139	2728,5±16,8	128,9±0,2	21,2	1174,7±5,3	233,6±1,1	5,0
Ленинградский скороспелый / Leningradskiy Skorospelyi	2603,7±23,7	129,2±0,3	20,2	1025,6±6,3	237,6±1,2	3,7
Киевский 139 × Ленинградский скороспелый / Kievsky 139 × Leningradskiy Skorospelyi	3186,7±81,7	142,7±2,6	22,3	1814,2±2,2	271,5±3,6	6,7
Valiant	3181,0±7,0	171,3±1,0	18,6	1288,9±9,3	135,2±0,6	9,5
Valiant × Ленинградский скороспелый / Valiant × Leningradskiy Skorospelyi	3132,1±113,3	232,2±3,0	13,5	1481,1±6,8	154,8±1,4	9,6
Белый налив / Belyi Naliv	3019,9±12,2	188,7±1,0	16,0	2382,9±8,0	121,4±1,6	19,6
Resista	3016,5±13,3	154,6±1,2	19,5	3215,5±8,9	256,4±1,5	12,5
Белый налив × Resista / (Belyi Naliv × Resista)	3337,5±23,8	206,4±2,7	16,2	2388,4±9,1	187,5±1,9	12,7
Cavalier	1918,0±12,0	92,4±0,2	20,8	1558,5±14,9	111,1±2,5	14,0
Fanal	1887,5±7,8	126,2±1,5	15,0	1572,0±8,7	129,9±1,2	12,1
Cavalier × Fanal	3210,1±55,4	166,1±3,1	19,3	2052,8±17,3	214,5±0,8	9,6

Изучение генетического материала хлоропластов позволило установить, что самым высоким содержанием РНК характеризуются сорта Resista и Белый налив, у которых оно в 1,5–2 раза выше, чем у остальных сортов. Несмотря на то, что у гибрида Белый налив × Resista самый высокий уровень РНК, лишь у этого гибрида он не превышает исходной величины родителей. У остальных гибридов происходит увеличение РНК по сравнению с родительскими сортами, причем процент этого увеличения самый высокий у гибрида Киевский 139 × Ленинградский скороспелый – 54,4%.

Определение содержания ДНК в хлоропластах показало, что у гибридных форм, за исключением Cavalier × Fanal, оно занимает промежуточное положение между уровнями, характерными для родительских сортов, или тяготеет к уровню лучшего по этому показателю родителя. Содержание хлоропластной ДНК было самым высоким у гибрида Киевский 139 × Ленинградский скороспелый, однако оно не превышало лучший по этому показателю родительский сорт Ленинградский скороспелый, у которого отмечено наивысшее содержание хлоропластной ДНК среди всех исследованных сортов и гибридов. По содержанию хлоропластной ДНК следует также отдать предпочтение сортам Киевский 139 и Resista, у которых оно было велико и в 1,5–2 раза превосходило уровень этого компонента у других сортов. Лишь при скрещивании сортов Cavalier и Fanal у гибрида отмечается существенное увеличение содержания хлоропластной ДНК по сравнению с родительскими сортами.

Расчет отношения хлоропластной РНК/ДНК томата показывает снижение этого показателя в хлоропластах по сравнению с митохондриальным и обще клеточным пулом. Вероятно, в хлоропластах на изученной стадии онтогенеза все активные биосинтетические процессы затухают; весь биосинтез направлен на поддержание уже существующего равновесия. Сравнение этого показателя между сортами и гибридами показывает, что у сорта Белый налив он является максимальным; это может указывать на достаточную высокую скорость биосинтетических процессов этого сорта на данном этапе онтогенетического развития.

У сортов Resista, Cavalier, Fanal и Valiant значение этих отношений близки. Самая низкая величина этого отношения, как и содержание РНК, у сорта Ленинградский скороспелый. Это свидетельствует о том, что у данного сорта наиболее активный этап биосинтеза в хлоропластах, возможно, уже пройден, и на данной фазе онтогенеза идут минимальные биосинтетические процессы. Тем не менее, судя по содержанию хлоропластной ДНК, потенциальные возможности этого сорта максимальны, но реализуются, возможно, на более ранних стадиях развития. Невысокой величиной отношения РНК/ДНК в хлоропласте характеризуется и сорт Киевский 139, а вот у гибрида Киевский 139 × Ленинградский скороспелый величина этого отношения возрастает за счет того, что у него более чем на 50% увеличивается содержание РНК в хлоропластах. Это может указывать на более активную рабо-

ту хлоропластной системы у гибрида на данном этапе развития. У гибрида Cavalier × Fanal, возможно, еще не достигнуто максимальное проявление биосинтетических процессов, так как значительно увеличивается содержание РНК и ДНК в хлоропластах по сравнению с исходными родительскими сортами, но на данном этапе онтогенеза РНК/ДНК ниже, чем у родителей.

Заключение

Цитофотометрические исследования ядер клеток молодых верхушечных листьев показали, что гетерозисные гибриды томата и пшеницы характеризуются увеличением содержания ДНК-фуксина. Высокое содержание ДНК у гетерозисных гибридов томата было связано с появлением новых классов ядер с содержанием ДНК 4с-8с, у гибридов пшеницы – благодаря клеткам с содержанием ДНК 2с-4с. Можно предположить, что увеличение среднего содержания ДНК в ядрах клеток листьев гетерозисных гибридов томата, имеющих относительно малые размеры генома и склонность к полиплоидизации, происходит в основном за счет эндополиплоидии, а гибридов пшеницы – за счет роста доли клеток, находящихся в постсинтетическом периоде. Увеличение среднего количества ДНК на ядро у гетерозисных гибридных растений происходит, по-видимому, за счет эндополиплоидии, дифференциальной репликации ДНК и амплификации отдельных генов. При этом у гетерозисных гибридов томата отмечается активация синтеза генетического материала в митохондриях, что, вероятно, способно стать предпосылкой для высокой скорости энергетических и пластических процессов в этих органеллах у гибридных комбинаций. У пшеницы отмечается активация и митохондриальной, и хлоропластной генетических систем.

Литература

1. Kumar Sanjeev, Sharma J.K. Heterosis for yield and some physiological traits of rice (*Oryza sativa* L.) under mid-hills of Himachal Pradesh // Himachal Journal of agricultural research. India. 2008. Vol. 34, № 1. P. 1–6.
2. Chandel K.S., Sharma V.K., Pathania N.K., Gautam A.S., Kataria R.K. Heterosis studies for root yield and quality traits of radish (*Raphanus sativus* L.) // Himachal Journal of agricultural research. India. 2008. Vol. 34, № 1. P. 39–42.
3. Yuan L.P. The second generation of hybrid rice in China. Sustainable rice production for food security // Proc. of the 20th Session of the International Rice Commission. Beijing, 2003. P. 117–121.
4. Rhonda C. Meyer, OttóTörjék, Martina Becher, Thomas Altmann. Heterosis of Biomass Production in Arabidopsis. Establishment during Early Development // Plant Physiol. 2004. Vol. 134, № 4. P. 1813–1823.
5. Гончарова Ю.К. Наследование признаков, определяющих физиологический базис гетерозиса у гибридов риса // Сельскохозяйственная биология. 2010. № 5. С. 72–78.
6. Karlberg Anna. Molecular Analysis of Factors Regulating Wood Formation and Seasonal Growth Cycles in Hybrid Aspen // Doctoral Thesis Swedish University of Agricultural Sciences Umeå. 2011. P. 1–70.

7. Hoecker N., Keller B., Piepho H.P., Hochholdinger F. Manifestation of heterosis during early maize (*Zeamays* L.) root development // Theor. Appl. Genet. 2005. № 12. P. 421–429.
8. Paschold A., Marcon C., Hoecker N., Hochholdinger F. Molecular dissection of heterosis manifestation during early maize root development // Theor Appl Genet. 2010. Vol. 120, № 2. P. 383–388.
9. Michael Groszmann, Ian K. Greaves, Zayed I. Alertynd, Graham N. Scofield, William J. Peacock, Elizabeth S. Dennis. Changes in 24-nt siRNA levels in Arabidopsis hybrids suggest an epigenetic contribution to hybrid vigor // PNAS Early Edition. 2010. P. 1–6. www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1019217108/-DCSupplemental.
10. Бахтин Д.С. Изменчивость и наследование площади листовой поверхности у родительских сортов и гибридов ярового ячменя в условиях Красноярской лесостепи : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 2012. 20 с.
11. Никитина В.И., Бахтин Д.С. Изменчивость и наследование сухой биомассы растения у родительских сортов и гибридов ярового ячменя в условиях Красноярской лесостепи // Вестник КрасГАУ. 2011. № 11. С. 92–97.
12. Азизов И.В. Особенности фотохимических реакций в хлоропластах пшеницы различной урожайности // Научные труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1988. № 3. С. 4–10.
13. Вайшля О.Б. Факторный анализ показателей фотосинтеза, дыхания и продуктивности у гетерозисных гибридов и родительских линий *Pisum sativum* L. // Исследовано в России (электронный журнал). 2004. № 15. С. 144–163. URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2004/015>.
14. Gui Sheng Song, Hong Li Zhai, Yng Gang Peng, Lei Zhang, Gang Wei et. al. Comparative Transcriptional Profiling and Preliminary Study on Heterosis Mechanism of Super-Hybrid Rice // Mol. Plant. 2010. Vol. 3, № 6. P. 1012–1025.
15. Altmann T., Ebert B., Kusterer B., Jan L., Riewe D., Schmidt R., Steinfath M. Molecular and genetic analysis of biomass-heterosis in *Arabidopsis thaliana* // Proc. Int. Conf. on heterosis in plant «Genetic and molecular causis and optimal exploitation in breeding». Stuttgart, 2009. P. 29.
16. Bao J., Lee S., Chen C., Zhang X., Yu C., Hu S. Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its parental cultivars // Plant Physiol. 2005. Vol. 138, № 3. P. 1216–1231.
17. Meitzel T., Radchuk R., Link W., Weber H. Molecular physiology and genetics of seed heterosis in the model *Vicia faba* L. // Proc. Int. Conf. on heterosis in plant «Genetic and molecular causis and optimal exploitation in breeding». Stuttgart, 2009. P. 32.
18. Алиев Р.Т. Изменение соотношения фракций повторяющихся последовательностей в геномах растений при гетерозисе // Генетика. 1993. Т. 29, № 6. С. 990–994.
19. Gepts P. A comparison between Crop Domestication, Classical Plant Breeding and Genetic Engineering // Crop Science. 2002. Vol. 42, № 6. P. 1780–1790.
20. Asins M.J. Present and future of quantitative trait locus analysis in plant breeding // Plant Breeding. 2002. Vol. 121, № 4. P. 281–291.
21. Конарев В.Г., Тютерева С.Л. Методы биохимии и цитохимии нуклеиновых кислот растений : научные труды ВИР. Л., 1970. С. 5–202.
22. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами стат. обработки результатов исслед.). М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.

Поступила 14.02.2014 г.; повторно 05.07.2014 г.;
принята 27.08.2014 г.

Авторский коллектив:

Мамедова Афет Дадаш – доцент, канд. биол. наук, в.н.с. отдела физиологии растений Института Генетических Ресурсов НАН Азербайджана (г. Баку, Респ. Азербайджан).

E-mail: afet.m@mail.ru

Алиев Рамиз Таги – профессор, д-р биол. наук, зав. отделом физиологии растений Института Генетических Ресурсов НАН Азербайджана (г. Баку, Респ. Азербайджан).

E-mail: aramiz@box.az

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 136–149

Afet D. Mamedova, Ramiz T. Aliyev

Department of Plant Physiology, Genetic Resources Institute of the Azerbaijan National Academy of Sciences, Baku, Azerbaijan.

E-mail: afet.m@mail.ru, aramiz@box.az

**Studying the activity of genetic material synthesis in cell nuclei
and cytoplasmic organells in crops due to heterosis**

The aim of our research was to study the DNA content in the nuclei heterotic hybrids of wheat and tomato and their parental forms using a cytophotometry method, as well as to identify the changes in functional activity of the genetic apparatus in the cytoplasmic organelles (mitochondria, chloroplasts).

Objects of research: wheat (12 combinations) (*Triticum aestivum* L., *Triticum durum* Desf.) and tomato (*Lycopersicon esculentum* L. - 4 combinations). We took samples for analysis from wheat plants during earing phase, from tomato-during flowering (the 2nd leaf on the top). On the basis of measuring the content of nucleic acids in nuclei, mitochondria and chloroplasts, we evaluated the features of restructuring the hereditary apparatus in heterotic hybrids, in comparison with the parental forms. Cytophotometric studies of cell nuclei of young upper leaves showed that wheat (by 6.3-27.7%) and tomato (by 55.7-67.8%) heterotic hybrids were characterized by an increase in the content of DNA-fuchsin in cell nuclei. A high DNA content per nucleus in heterotic tomato hybrids was connected with the emergence of new classes of nuclei containing DNA 4c-8c and wheat hybrids- due to the cells containing DNA 2c-4c. We can assume that the increase in the average DNA content in the cell nuclei of the leaves of tomato heterotic hybrids having relatively small genome size and tendency to polyploidy occurs mainly due to endopolyploidy and of wheat hybrids-due to increasing the proportion of cells in the postsynthetic period. Increasing the average DNA amount per nucleus in heterotic hybrids occurs, apparently, due to endopolyploidy, differential DNA replication and amplification of individual genes. Additionally, heterotic tomato hybrids are marked by activation of the genetic material synthesis in mitochondria, which may become a prerequisite for a high speed of energetic and plastic processes in these organells in hybrid combinations and can result in a high heterosis effect. Wheat is characterized by activation of both mitochondrial and chloroplast genetic systems.

The article contains 3 tables, 22 ref.

Key words: heterosis; *Triticum aestivum* L.; *Triticum durum* Desf.; *Lycopersicon esculentum* L.; cytophotometric method; poliploidization.

References

1. Kumar Sanjeev, Sharma JK. Heterosis for yield and some physiological traits of rice (*Oryza sativa* L.) under mid-hills of Himachal Pradesh. *Himachal Journal of Agricultural Research*. 2008;34(1):1-6.
2. Chandel KS, Sharma VK, Pathania NK, Gautam AS, Kataria RK. Heterosis studies for root yield and quality traits of radish (*Raphanus sativus* L.). *Himachal Journal of agricultural research*. 2008;34(1):39-42.
3. Yuan LP. The second generation of hybrid rice in China. In: *Sustainable rice production for food security*. Proc. of the 20th Session of the International Rice Commission. Beijing. 2003:117-121.
4. Meyer RC, Ottó Törjék, Martina Becher, Thomas Altmann. Heterosis of Biomass Production in Arabidopsis. Establishment during Early Development. *Plant Physiology*. 2004;134(4):1813-1823. doi: [10.1104/pp.103.033001](https://doi.org/10.1104/pp.103.033001)
5. Goncharova YuK. Inheritance of determinants specific for physiological heterosis basis in rice hybrids. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya – Agricultural Biology*. 2010;5:72-78.
6. Karlberg A. Molecular analysis of factors regulating wood formation and seasonal growth cycles in hybrid aspen [Doctoral Thesis Swedish University of Agricultural Sciences]. Umeå: Dept. of Forest Genetics and Plant Physiology, Swedish University of Agricultural Sciences; 2011. 70 p.
7. Hoecker N, Keller B, Piepho HP, Hochholdinger F. Manifestation of heterosis during early maize (*Zea mays* L.) root development. *Theor. Appl. Genet*. 2006;112(3):421-429.
8. Paschold A, Marcon C, Hoecker N, Hochholdinger F. Molecular dissection of heterosis manifestation during early maize root development. *Theor. Appl. Genet*. 2010;120(2):383-388. doi: [10.1007/s00122-009-1082-6](https://doi.org/10.1007/s00122-009-1082-6)
9. Groszmann M, Greaves IK, Albertynd ZI, Scofield GN, Peacock WJ, Dennis ES. Changes in 24-nt siRNA levels in Arabidopsis hybrids suggest an epigenetic contribution to hybrid vigor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2010;108(6):2617-2622. doi: [10.1073/pnas.1019217108](https://doi.org/10.1073/pnas.1019217108)
10. Bakhtin DS. Izmenchivost' i nasledovanie ploshchadi listovoy poverkhnosti u roditel'skikh sortov i gibridov yarovogo yachmenya v usloviyakh Krasnoyarskoy lesostepi [Variability and inheritance of leaf area in the parental varieties and hybrids of spring barley in the conditions of Krasnoyarsk forest] [CandSci. Dissertation Abstract, Agriculture]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Agrarian University; 2012. 20 p. In Russian
11. Nikitina VI, Bakhtin DS. Variability and inheritance of the dry biomass of plants at parental grades and hybrids of summer barley in the conditions of Krasnoyarsk forest-steppe. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2011;11:92-97. In Russian
12. Azizov IV. Osobennosti fotokhimicheskikh reaktsiy v khloroplastakh pshenitsy razlichnoy urozhaynosti [Features of photochemical reactions in the chloroplasts of different wheat yields]. *Nauchn. Trudy po prikl. bot., gen. i selektsii* [Proceedings of Applied Botany, Genetics and Selection]. Leningrad. 1988;3:4-10. In Russian
13. Vaishlya OB. Faktornyy analiz pokazateley fotosinteza, dykhaniya i produktivnosti u geteroziznykh gibridov i roditel'skikh liniy *Pisum sativum* L. [Factor analysis of parameters of photosynthesis, respiration and growth of heterotic hybrids and parental lines of *Pisum sativum* L.]. *Issledovano v Rossii* (Elektronnyy zhurnal). 2004;15:144-163. Available at: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2004/015>. In Russian
14. Gui Sheng Song, Hong Li Zhai, Yng Gang Peng, Lei Zhang, Gang Wei et al. Comparative transcriptional profiling and preliminary study on heterosis mechanism of super-hybrid rice. *Mol. Plant*. 2010;3(6):1012-1025. doi: [10.1093/mp/ssq046](https://doi.org/10.1093/mp/ssq046)
15. Altmann T, Ebert B, Kusterer B, Jan L, Riewe D, Schmidt R, Steinfath M. Molecular and genetic analysis of biomass-heterosis in *Arabidopsis thaliana*. In: *Genetic and molecular*

- causis and optimal exploitation in breeding*. Proc. Int. Conf. on heterosis in plant. Stuttgart. 2009. p. 29.
16. Bao J, Lee S, Chen C, Zhang X, Yu C, Hu S. Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its parental cultivars. *Plant Physiol.* 2005;138(3):1216-1231. doi: [10.1104/pp.105.060988](https://doi.org/10.1104/pp.105.060988)
 17. Meitzel T, Radchuk R, Link W, Weber H. Molecular physiology and genetics of seed heterosis in the model *Vicia faba* L. In: *Genetic and molecular causis and optimal exploitation in breeding*. Proc. Int. Conf. on heterosis in plant. Stuttgart. 2009. p. 32.
 18. Aliyev R.T. The changes of repeated sequences fractions in plant genomes under heterosis. *Journal of Genetics*. Moscow. 1993;29(6):990-994.
 19. Gepts P. A comparison between Crop Domestication, Classical Plant Breeding and Genetic Engineering. *Crop Science*. 2002;42(6):1780-1790. doi: [10.2135/cropsci2002.1780](https://doi.org/10.2135/cropsci2002.1780)
 20. Asins MJ. Present and future of quantitative trait locus analysis in plant breeding. *Plant Breeding*. 2002;121(4):281-291. doi: [10.1046/j.1439-0523.2002.730285.x](https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2002.730285.x)
 21. Konarev VG, Tyuterev SL. *Metody biokhimii i tsitokhimii nukleinykh kislot rasteniy* [Methods of biochemistry and cytochemistry of nucleic acids in plants]. Leningrad: Nauchnye trudy VIR Publ.; 1970. 202 p. In Russian
 22. Dospekhov BA. *Metodika polevogo opyta* [Method of field experience]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1985. 351 p. In Russian

Received 14 February 2014;

Revised July 5 2014;

Accepted 27 August 2014

Mamedova AD, Aliyev RT Studying the activity of genetic material synthesis in cell nuclei and cytoplasmic organells in crops due to heterosis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):136-149. doi: 10.17223/19988591/28/9 In Russian, English summary