

## Лекція 11.

### ЦИТОПЛАЗМАТИЧНА СПАДКОВІСТЬ У КУЛЬТУРНИХ РОСЛИН

1. Цитоплазматичне успадкування.
2. Генетичний матеріал органоїдів: пластид, мітохондрій.
3. Генна і цитоплазматична чоловіча стерильність.

Термін **селекція** (від лат. *selectio* – відбір, вибір) має два значення. Перше, селекція – це наука про біологічні основи і методи створення і поліпшення сортів рослин, порід тварин і штамів мікроорганізмів. По-друге, терміном селекція позначається сам процес створення сортів. Неперевершене по точності визначення селекції дав М. І. Вавилов: "Селекція – це еволюція, що спрямовується волею людини".

#### 1. Цитоплазматичне успадкування

З перших років формування генетики як науки ставали відомі факти, що вказували на те, що успадкування деяких ознак не пов'язане із хромосомними компонентами клітини і не відповідає менделівським закономірностям, що ґрунтувалися на розподіл хромосом під час мейозу. Поряд з ядерними генами, локалізованими в хромосомах, виявлені фактори спадковості, розташовані у цитоплазмі.

Неменделівське успадкування ознак, пов'язаних із пластидами, уперше було відзначено Карлом Корренсом (1908) у його досліді із нічною красунею (*Mirabilis jalapa*). Строкатолисті форми нічної красуні утворюють цілі пагони, позбавлені хлорофілу. Пластиди при мітозі розподіляються між дочірніми клітинами нерівномірно. Частина клітин одержує тільки нормальні пластиди (листя будуть зеленими); частина клітин одержує тільки аномальні пластиди (листя білі, без хлорофілу, рослина гине); нарешті клітини дістають й аномальні і нормальні пластиди (строкате листя, білі плями на зелених листах). Якщо квітки безхлорофільного пагона запилити пишком зеленого, то F1 з'являться тільки безхлорофільні форми, які незабаром загинуть (рис. 25, 3). При реципрокному схрещуванні в F1 усі рослини будуть зеленими. При запиленні квіток строкатолистного пагона пишком зеленого в F1 утворюються безхлорофільні, строкатолисті і зелені рослини. При реципрокному схрещуванні – тільки зелені (рис. 1)

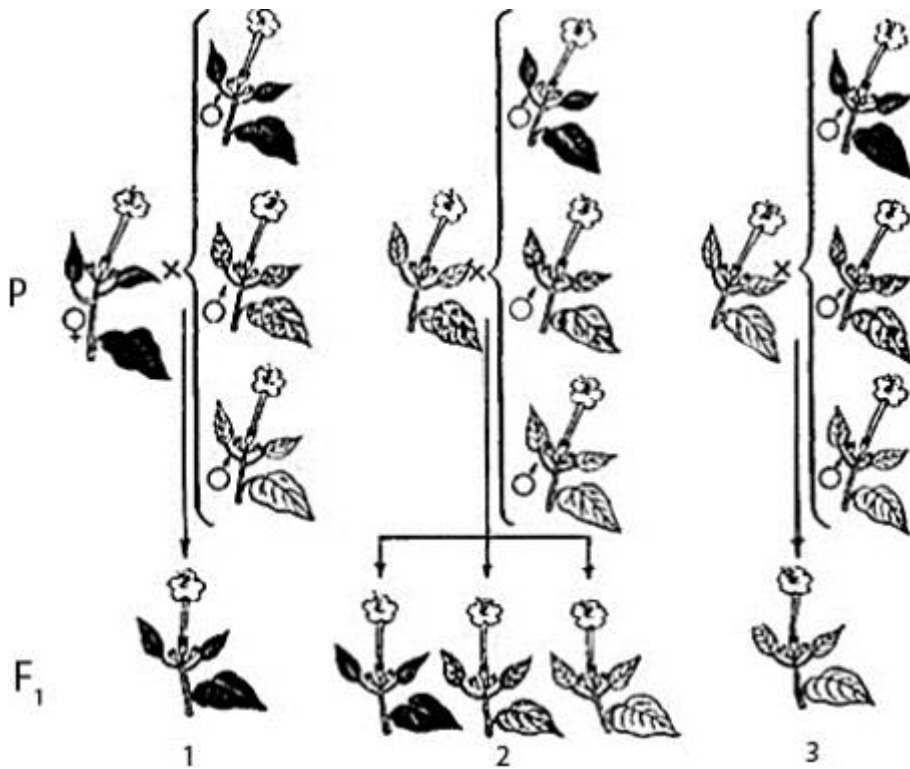


Рис. 1. Успадкування забарвлення пагонів у нічної красуні (*Mirabilis jalapa*)

Е. Баур у дослідженні пеларгонії (*Pelargonium zonale*) припустив, що успадкування забарвлення листків у цієї рослини пов'язана з передачею потомству пластид. Він висунув припущення, що хлоропласти, як і ядро, несуть спадкоємні фактори, здатні мутувати, а при мітозі пластиди розподіляються випадковим чином між дочірніми клітинами.

Це приклад, так званого *материнського типу успадкування*, для якого характерна відмінність результатів реципрокних схрещувань. Причиною такого типу успадкування є те, що в нічної красуні успадкування пластид іде тільки по жіночій лінії, оскільки пластиди, як правило, не вносяться в яйцеклітину сперміями.

У *Pelargonium zonale* успадкування строкатолистості іде за *батьківським типом*. Наприклад, якщо квітки строкатолистої рослини запилюють пишком зеленої, то до 30 % гібридів будуть строкатолистими, а 70 % – зеленими. При реципрокному схрещуванні 70 % гібридів виявляються строкатолистими, а 30% – зеленими.

Строкатолистість обумовлена наявністю двох типів пластид: здатних до утворення хлорофілу (хлоропластів) і не здатних (лейкопластів). Внаслідок цього іноді на рослині утворюються чисто зелені або білі гілки. Плямисті ділянки рослини складаються із клітин, що містять обидва сорти пластид – зелені й білі. Під час мітозу пластиди розподіляються між дочірніми клітками випадково. Якщо певна материнська клітина містить і білі, і зелені пластиди, то дочірня клітина може одержати або тільки зелені пластиди, або тільки білі, або суміш білих і зелених залежно від того, де пройде нова клітинна стінка.

Якщо дана клітина одержала пластиди лише одного типу, то всі дочірні клітини будуть також містити пластиди одного цього типу, тобто тільки зелені або тільки білі. Мозаїчність (плямистість) буде зустрічатися лише в тому випадку, якщо материнська клітина містить обидва типи пластид. Таким чином, ця модель дозволяє пояснити наявність у плямистого різновиду зелених і білих ділянок тканини, а також той факт, що після схрещування з нормальною зеленою рослиною цей різновид може дати три роди нащадків у залежності того, який тип пластид потрапив у яйцеклітину.

Пилок, навпаки, щодо цього не виявляє якого-небудь впливу на тип нащадок. Якщо квітка на чисто білому пагоні плямистої рослини запилена пишком нормального зеленого

різновиду, то нащадки буде чисто білими, тому що біла квітка містить тільки білі пластиди, а пилокві зерна не передають зелених пластид від батьківського різновиду.

Відмінності в результатах прямого й реципрокного схрещувань пояснюються тим, що в рослин, як і у тварин, спермій при заплідненні фактично не вносить у зиготу помітних кількостей цитоплазми. Таким чином, успадкування строкатості пов'язане в цьому випадку не із хромосомами ядра, а зі структурами цитоплазми, тобто пластидами.

**Цитоплазматична спадковість** (позаядерна) – це успадкування матеріальних структур і функціональних властивостей організму, які визначаються і передаються чинниками, розташованими у цитоплазмі. Плазмогени передаються головним чином через яйцеклітину, оскільки чоловіча статеві клітина (спермій) майже не містить цитоплазми.

Вивчення цитоплазматичної спадковості ведеться з використанням *реципрокних схрещувань*. Відмінності, зумовлені цитоплазматичною спадковістю, зводяться в основному до переважання материнських ознак і прояву визначеного фенотипу при одному напрямі схрещування і його втраті при іншому.

Отже, **особливості нехромосомної спадковості:**

- передача ознаки найчастіше від матері;
- розщеплення може відбуватися не тільки в мейозі, але й у мітозі, але співвідношення фенотипів – самі різноманітні, не менделівські;
- спостерігаються відмінності у потомстві від реципрокних схрещувань.
- незалежність прояву ознаки від заміни ядер у клітках
- цитоплазматичні гени присутні в сотнях і тисячах копій у кожній клітині, оскільки в клітині може бути безліч органел, кожна з яких містить кілька молекул ДНК.
- гени органел розходяться при поділі клітин по дочірніх клітинах зовсім випадково, як по числу копій, так і по співвідношенню домінуючих і рецесивних алелей. Цитоплазматичні гени передаються, як правило, тільки через жіночі гамети ( тобто по жіночій лінії). Цитоплазматичні гени вкрай рідко рекомбінують. Цитоплазматичні гени можуть реплікуватися неодноразово за один клітинний цикл.

## 2. Генетичний матеріал органодів: пластид, мітохондрій

Згідно робіт Дн. Джінкса (1964) генетичний апарат клітини складається з геному й плазмону. *Геном* – сукупність хромосом ядра, *плазмон* – це плазмогени пластид, мітохондрій і інших органодів цитоплазми. Молекули ДНК, що містяться в органодах цитоплазми (головним чином, пластидах і мітохондріях), одержали назву *плазмід*, а гени, локалізовані в плазмідах, називаються *плазмогенами*.

Мітохондріальні геноми значно варіюють за розмірами: від 6 тис. пар основ у плазмодіїв до 2 млн. 400 тис. пар основ у сітчастої дині.

Мітохондріями вищих рослин мають великі розміри (від 180 до 2 млн. 500 тис. пар основ), містять значну кількість послідовностей, що повторюються, і відкритих рамок зчитування з невідомими функціями. Характерним для мітохондрію рослин є наявність вбудованих ділянок хлоропластної ДНК.

Хлоропласти вищих рослин містять багато ідентичних кільцевих дволанцюгових молекул ДНК, розміри яких коливаються від 120 до 220 тис. пар основ. Характерною особливістю хлоропластної ДНК вищих рослин є наявність інвертованого повтору (ІІ), довжина якого в середньому становить 20 30 тис. пар основ (варіює в різних видів від 5 до 76 тис. пар основ). У результаті гени, локалізовані в ІІ, є дуплікованими в геномі хлоропластів.

Молекули ДНК перебувають у хлоропластах і мітохондріях у спеціальних зонах, названих *нуклеоїдами*. Кожна органела містить безліч нуклеоїдів. У нуклеоїдах зосереджена велика кількість молекул ДНК.

У цитоплазмі бактерій виявлені автономно розташовані плазміді, що складаються з кільцевих молекул дволанцюгової ДНК. Вони обумовлюють стійкість бактерій до ліків (антибіотиків), програмують синтез деяких отрут (гемолізіну, ентеротоксину). Плазміді

забезпечують також обмін генетичною інформацією між мікроорганізмами. Позахромосомні молекули ДНК широко використовуються в генній інженерії, тому що вони здатні містити в собі генетичний матеріал хромосом і переносити його в інші клітини.

### 3. Генна і цитоплазматична чоловіча стерильність

У багатьох рослин, диких і культурних, зустрічаються форми, що не утворюють пилок, або утворюючи пилок, який не здатний до запліднення. Це явище називається *чоловічою стерильністю*. Воно може визначатися одним рецесивним геном у хромосомі.

Відомі форми чоловічої стерильності, що успадковуються за материнським типом, й одержали назву *цитоплазматичної чоловічої стерильності* (ЦЧС). Материнське успадкування стерильності пилку вперше було виявлено в 30-х роках у кукурудзи М. Родсом (M. Rhoades) у США та М. І. Ханджиновим у СРСР.

Цитоплазматична стерильність проявляється таким чином:

1. Чоловічі генеративні органи – тичинки не розвиваються (у деяких видів тютюну).
2. Пиляки у квітках утворюються, але пилок у них нежиттєздатна (у кукурудзи).
3. У пиляках утворюється нормальний пилок, але вони не розтріскуються (у деяких сортів томату).

Чоловіча стерильність може бути зумовлена генами стерильності ядра, взаємодією ядерних генів і плазмогенів. Розрізняють: ядерну й цитоплазматичну чоловічу стерильність. Гени стерильності *rfrf* рецесивні стосовно домінантних генів фертильності *Rfrf*. При схрещуванні стерильних форм із фертильними в  $F_1$  усі нащадки стерильні, в  $F_2$  спостерігається розщеплення за моногенним типом – 3:1.

Цитоплазматична чоловіча стерильність зумовлена взаємодією плазмогенами цитоплазми (S) і рецесивних алелей ядерних генів *rfrf*.

*Стерильний аналог* – це потомство рослини, що володіє ЦЧС, але, що має всі ознаки батьківського сорту–запилювача крім стерильного пилку (ЦИТ<sup>S</sup> *rfrf*). Стерильні аналоги створюються протягом 5-8 поколінь. У кожному поколінні рослину, що володіє ЦЧС, запилюють пилом сорту, для якого створюється стерильний аналог, тобто проводяться насичуючі схрещування доти, поки цитоплазма сорту не заміниться повністю на стерильну основу.

Такі стерильні аналоги використовують для одержання гібридного насіння у селекції на гетерозис, тому що це дозволяє виключити витрати на видалення чоловічих елементів квітки при одержанні гібридного насіння.

Плазмогени, що обумовлюють фертильний пилок позначають як ЦИТ<sup>N</sup>. Рослини, що мають фертильний пилок, несуть ядерні домінантні гени *Rf*. Ядерний ген *Rf* не може змінити плазмогени ЦИТ<sup>S</sup> у ЦИТ<sup>N</sup>, але послаблює їхню дію й утворюється частково фертильний пилок.

У даний час наприклад у кукурудзи відомо і вивчено 4 типу ЦЧС: техаський – Т, молдавський – М, парагвайський – С, болівійський – Б.

Для отримання комерційних гетерозисних гібридів першого покоління ( $F_1$ ) заздалегідь повинні бути створені самозапилена лінії з наступними генотипами:

- фертильна самозапилена лінія – закріплювач стерильності –  $Nrfrf$ ;
- стерильна самозапилена лінія із стерильним пилом –  $Srfrf$ , що має однакові ядерні гени із закріплювачем стерильності, але має стерильну цитоплазму (стерильний аналог фертильного закріплювача стерильності). При запиленні рослин стерильної лінії фертильним пилом ознака стерильності передається гібридам  $F_1$  і подальшим поколінням. Якщо такі зворотні схрещування продовжуються, то відбувається поступове заміщення генів ядра стерильної лінії генами фертильної лінії і через 6–7 поколінь зворотних схрещувань створюється стерильний аналог батьківської фертильної лінії. Насінництво і підтримка на високому рівні стерильності пилку у чоловічостерильних ліній проводиться в наукових селекційних установах на просторово ізольованих від інших посівів кукурудзи

ділянках гібридизації по схемі: материнська стерильна лінія ♀Srf<sub>1</sub>r<sub>2</sub>f × лінія-закріплювач стерильності ♂Nr<sub>1</sub>f<sub>1</sub>r<sub>2</sub>f = Srf<sub>1</sub>f.

Розмножена таким чином стерильна лінія для отримання фертильного гетерозисного насіння схрещується з фертильною лінією-відновлювачом фертильності по схемі: ♀Srf<sub>1</sub>r<sub>2</sub>f × ♂Rf<sub>1</sub>R<sub>2</sub>f = SRf<sub>1</sub>f. У прояві стерильності і фертильності окрім основних генів беруть участь гени-модифікатори, домінантні алелі яких сприяють підвищенню фертильності.