

ЭФФЕКТЫ ЯДЕРНО-ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ

Л.А. Першина, Н.В. Трубачеева
ФГБУН ФИЦ Институт цитологии и генетики СО РАН,
Новосибирск, e-mail: pershina@bionet.nsc.ru

Скоординированные взаимодействия между ядерным и органельными геномами определяют как «ядерно-цитоплазматические взаимодействия» (Michalak de Jimenez *et al.*, 2013), а в случае их нарушения возникают ядерно-цитоплазматические конфликты. Один из примеров такого конфликта у растений – цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС), ассоциированная с мутациями генов митохондриального генома, (Yang *et al.*, 2008). Более сложные механизмы межгеномных взаимодействий, в том числе связанных с нарушениями эволюционно сложившегося ядерно-цитоплазматического баланса, проявляются при отдаленной гибридизации. Это определяется тем, что у отдаленных гибридов в одном ядре объединяются два разных родительских генома, внедренных в большинстве случаев в материнскую цитоплазму.

Успех образования отдаленных гибридов, их жизнеспособность и способность к восстановлению фертильности во многом определяется эффектами ядерно-цитоплазматических взаимодействий, связанных с направлением скрещиваний. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия рассматривают как один из механизмов несовместимости при отдаленной гибридизации (Pershina, Trubacheeva, 2017), которая вносит существенный вклад в видообразование покрытосеменных растений, а также обеспечивает перенос генов между видами, расширяя их потенциал к адаптации (Rieseberg, Wills, 2007). В экспериментальных условиях отдаленные скрещивания широко используют для получения новых генотипов культурных растений с целью увеличения генетического разнообразия (Pershina, 2014).

В качестве моделей для изучения ядерно-цитоплазматических взаимодействий рассматривают реципрокные гибриды и аллоплазматические линии (ядерно-цитоплазматические гибриды). Реципрокные гибриды сочетают один и тот же ядерный гибридный геном с разной цитоплазмой, поэтому при наличии различий между парами реципрокных гибридов их можно отнести за счет влияния цитоплазмы или особенностей ядерно-цитоплазматических взаимодействий. Одно из ограничений использования реципрокных гибридов связано с тем, что не для всех гибридных комбинаций возможно осуществить оба направления скрещиваний из-за генетически детерминированной презиготической репродуктивной изоляции.

Что касается аллоплазматических линий (алло-линий), то они получены для ряда видов культурных растений, включая виды пшеницы. Новые ядерно-цитоплазматические взаимодействия при замещении цитоплазмы вызывают эпигенетическую модификацию ядерных генов (Soltani *et al.*, 2016). У алло-линий наблюдается изменчивость признаков в развитии растений, их устойчивости к стрессовым факторам (Булойчик и др., 2002) и проявлении хозяйственно-ценных признаков (Климушина и др., 2013). Степень выраженности ядерно-цитоплазматического конфликта или ядерно-цитоплазматической совместимости зависит от филогенетической отдаленности видов, сочетающих ядерный геном и цитоплазму, ядерного бэкграунда, условий выращивания растений. При этом основная роль принадлежит действию ядерных генов, контролирующих восстановление фертильности на чужой цитоплазме (*Rf*-гены), и определяющих ядерно-цитоплазматическую совместимость (*scs*-гены) (Michalak de Jimenez *et al.*, 2013). На примере алло-линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum*, полученных в наших работах, выявлены сорта мягкой пшеницы закрепители стерильности и восстановители фер-

тельности *T.aestivum* на цитоплазме культурного ячменя, а также индивидуальные хромосомы пшеницы, на которых локализованы гены – восстановители фертильности.

Теоретически для образования аллоплазматических линий должно происходить полное замещение материнского ядерного генома на отцовский в процессе возвратных скрещиваний гибридов с отцовским видом, а также передача оргanelьных геномов строго по материнской линии (Tsunewaki, 1993). Вместе с тем, при отдаленных скрещиваниях, в том числе мягкой пшеницы, может происходить нарушение передачи оргanelьных геномов строго по материнской линии (Kitagawa *et al.*, 2002; Aksyonova *et al.*, 2005), а в процессе беккроссирования гибридов и образования аллоплазматических линий наблюдаться изменчивость не только ядерного, но и оргanelьных (митохондриальных и хлоропластных) геномов. Такие закономерности описаны на примере образования алло-линий пшеницы, несущих цитоплазму определенных видов *Aegilops* (Hattori *et al.*, 2002), а также в наших работах, при изучении беккроссных потомков ячменно-пшеничных гибридов (*H.vulgare* × *T.aestivum*) и (*H.marinum* ssp.*gussoneanum* × *T.aestivum*) (Трубачеева и др., 2009; 2012; Першина и др., 2014). Эти результаты указывают на то, что аллоплазматические линии не являются результатом простого сочетания ядерного генома одного вида, а цитоплазмы другого. В процессе становления аллоплазматических линий происходит процесс ядерно-цитоплазматической коадаптации, связанный со структурно-функциональной изменчивостью ядерного и оргanelьных геномов.

Аллоплазматические линии, полученные у разных видов культурных растений и характеризующиеся проявлением ЦМС, рассматривают как одну из систем для получения гибридных семян в гетерозисной селекции (Pelletie, Budar, 2007). Кроме того, благодаря тому, что даже у фертильных аллоплазматических линий из-за изменений регуляции между ядром и оргanelьными геномами происходят изменения на уровне транскрипции и метаболизма (Crosatti *et al.*, 2013), растения алло-линий, как вновь сформированные генотипы, могут представлять интерес для практических целей. Один из результатов наших работ – получение с использованием интрогрессивных алло-линий (*H.vulgare*)-*T.aestivum* совместно с селекционерами новых сортов яровой мягкой пшеницы (Белан и др., 2017).

Работа выполнена в рамках бюджетного проекта № 0324-2016-0001 и при поддержке гранта РФФИ (проект 17-04-01738).

Литература

Белан И.А., Россеева Л.П., Мешкова Л.В., Блохина Н.П., Першина Л.А., Трубачеева Н.В. Создание сортов мягкой пшеницы устойчивых к грибным заболеваниям для условий Западной Сибири и Урала // Вестник Алтайского гос. аграрного ун-та. – 2017. – № 1 (147). – С. 5–7.

Булойчик А.А., Волуевич Е.А., Михно А.М. Эффекты генома и плазмона на экспрессию преодоленных генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36. – С. 11–19.

Климушина М.В., Дивашук М.Г., Мухаммед Т.А.К., Семенов О.Г., Карлов Г.И. Анализ аллельного состава генов, связанных с хлебо-пекарными качествами, у аллоцитоплазматических гибридов пшеницы // Генетика. – 2013. – Т. 49. – С. 617–625.

Першина Л.А., Трубачеева Н.В., Синявская М.Г., Девяткина, Кравцова Л.А. Ядерно-цитоплазматическая совместимость и состояние районов митохондриальной и хлоропластной днк у аллоплазматических рекомбинантных и интрогрессивных линий (*H. vulgare*)-*T.aestivum* // Генетика. – 2014. – Т. 50. – С. 1154–1162.

Трубачеева Н.В., Ефремова Т.Т., Бадаева Е.Д., Кравцова Л.А., Белова Л.И., Девяткина Э.П., Першина Л.А. Получение аллоплазматических и эуплазматических пшенично-ячменных дителосомно замещенных линий 7Н1L^{mar}(7D) и изучение 18S/5S митохондриального повтора у этих линий // Генетика. – 2009. – Т. 45. – С. 1627–1633.

Трубачеева Н.В., Кравцова Л.А., Девяткина Э.П., Ефремова Т.Т., Синявская М.Г., Шумный В.К., Першина Л.А. Гетероплазматическое и гомоплазматическое состояние митохондрии

- альной и хлоропластной ДНК у потомков отдаленных гибридов мягкой пшеницы разного происхождения // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16. – С. 160–169.
- Aksyonova E., Sinyavskaya M., Danilenko N., Pershina L., Nakamura C., Davydenko O.* Heteroplasmy and paternally oriented shift of the organellar DNA composition in barley-wheat hybrids during backcrosses with wheat parents // *Genome*. – 2005. – V. 48. – P. 761–769.
- Crosatti C., Quansah L., Maré C., Giusti L., Roncaglia E., Atienza S.G., Cattivelli L., Fait A.* Cytoplasmic genome substitution in wheat affects the nuclear-cytoplasmic cross-talk leading to transcript and metabolite alterations // *BMC Genomics*. – 2013. – V. 14. – P. 868–889.
- Hattori N., Kitagawa K., Takumi S., Nakamura C.* Mitochondrial DNA heteroplasmy in wheat, *Aegilops* and their nucleus-cytoplasm hybrids // *Genetics*. – 2002. – V. 160. – P. 1619–1630.
- Kitagawa K., Takumi S., Nakamura C.* Evidence of paternal transmission of mitochondrial DNA in a nucleus-cytoplasm hybrid of timopheevi wheat // *Genes. Genet. Syst.* – 2002. – V. 77. – P. 243–250.
- Michalak de Jimenez M.K., Bassi F.M., Ghavami F., Simons K., Dizon R., Seetan R.I., Alnemer L.M., Denton A.M., Dođramaci M., Šimková H., Doležel J., Seth K., Luo M-C., Dvorak J., Gu Y.Q., Kianian S.F.* A radiation hybrid map of chromosome 1D reveals synteny conservation at a wheat speciation locus // *Funct Integr Genomics*. – 2013. – V. 13. – P. 19–32.
- Pelletier G., Budar F.* The molecular biology of cytoplasmically inherited male sterility and prospects for its engineering // *Current Opinion in Biotechnology*. – 2007. – V. 18. – P. 121–125.
- Pershina L.A., Trubacheeva N.V.* Interspecific incompatibility in wide hybridization of plants and ways to overcome. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* // 2017. – V. 7. – P. 358–368.
- Pershina L.A.* Plant chromosome engineering is area of Biotechnology // *Russian Journal of genetics: Applied Research* // 2014. – V. 4. – P. 311–317.
- Rieseberg L.H., Wills J.H.* Plant speciation // *Science*. – 2007. – V. 317. – P. 910–913.
- Soltani A., Ajay Kumar, Mohamed Mergoum, Seyed Mostafa Pirseyedi, Justin B. Hegstad, Mona Mazaheri, Shahryar F. Kianian.* Novel nuclear-cytoplasmic interaction in wheat (*Triticum aestivum*) induces vigorous plants // *Funct Integr Genomics*. – 2016. – V. 16. – P. 171–182.
- Tsunewaki K.* Genome-plasmon interactions in wheat // *Jpn J Genet.* – 1993. – V. 68. – P. 1–34.
- Yang J., Zhang M., Yu J.* Mitochondrial retrograde regulation tuning fork in nuclear genes expressions of higher plants // *J Genet Genomics*. – 2008. – V. 35. – P. 65–71.