

УДК 663.264: 631.531.02

**А.Ф. Бобер, доктор біологічних наук**

**Т.А. Остапець, науковий співробітник**

*ННЦ «ІНСТИТУТ ЗЕМЛЕРОБСТВА НААН»*

## **ГЕНЕТИЧНА ПРИРОДА ОЗНАКИ КОЛЬОРУ ПЛАСТИНКИ ЛИСТЯ У ВИДІВ КОСТРИЦІ**

Останніми роками в Україні над проблемами насінництва газонних трав працює обмежена кількість наукових установ, особливо стосовно організації сортового насінництва та селекції нових сортів, які були б пристосовані до певних ґрунтово-кліматичних умов. Слід зазначити, що наявні дані з біологічних і екологічних особливостей рослин та насінної продуктивності багаторічних злакових трав є фрагментарними. Тому визначено коло найактуальніших питань щодо встановлення біологічних та екологічних особливостей рослин газонних трав для подальшого підвищення врожайності насіння і якості отриманої продукції.

Селекція кормових трав в Україні має давню історію, проте планомірну селекційно-насінницьку роботу з багаторічними травами почали проводити з 1918-1919 рр. В даний час роботу з багаторічними травами та іншими кормовими культурами все більше поєднують з генетичними, цитологічними, біохімічними і фізіологічними дослідженнями. Переважна більшість сортів злакових трав створена вітчизняними селекціонерами. Серед сортів зарубіжної селекції представлені в основному сорти злакових багаторічних трав для газонного використання [2]. Газонні трави як декоративний елемент ландшафтного дизайну та екологічний фактор впливу на навколишнє середовище активно використовують у світі і зокрема в Україні. Створення високодекоративних травостоїв можливе лише за наявності достатньої кількості насіння сортів газонних трав, максимально адаптованих до природно-кліматичних умов України [3]. Для створення газонів різної якості в Україні використовують обмежену кількість сортів газонних трав вітчизняної селекції — лише 27 % від наявного асортименту [7]. Актуальним питанням при створенні газонів залишається їх декоративність, тому виникла потреба у створенні нових форм видів костриць з екзотичним кольором листя та вивченні природи даної ознаки.

Існує помилкова думка, що класична генетика розглядає ядро в якості єдиного носія спадковості. Насправді такі уявлення далекі

© А.Ф. Бобер, Т.А. Остапець, 2013

від генетики, хоча деякі біологи у свій час їх висловлювали. Так, відомий голландський генетик М. Сиркс [13] звернув увагу на те, що думка про ядро як про головний орган спадковості була висловлена Е. Геккелем ще у 1866 р., тобто у той самий рік, коли Г. Мендель опублікував свої роботи і коли вони практично ще нікому не були відомі.

У клітинах еукаріотів, крім спадкового матеріалу, розташованого в ядрі, виявлено також цитоплазматичну спадковість або позаядерну. Вона полягає у здатності певних структур цитоплазми зберігати і передавати нащадкам частину спадкової інформації батьків. Хоча провідна роль в успадкуванні більшості ознак організму належить ядерним генам, роль цитоплазматичної спадковості теж значна. Вона пов’язана з двома видами генетичних явищ: успадкуванням ознак, які кодуються позаядерними генами, розташованими в певних органелах (мітохондріях, пластидах); проявом у нащадків ознак, зумовлених ядерними генами, але на формування яких впливає цитоплазма яйцеклітини.

Відкриття нехромосомної спадковості є заслугою засновників наукової генетики. Так, К. Корренс [9], один із вчених, який вдруге відкрив закони Менделя, ще в 1904 р., вивчаючи окремі випадки визначення статі, а саме ті, коли жіночі рослини успадковують ознаку статі тільки по матері, вважав, що такі випадки ніколи не вдасться пояснити, виходячи із законів Менделя. У 1908-1909 рр. той же К. Корренс [8] і одночасно з ним Е. Баур [8] описали випадки строкатості, яка успадковується через цитоплазму або пластиди. Таким чином, на початку менделізму виникло вчення про нехромосомну спадковість.

Багато генетиків вивчали цей тип успадкування, слід назвати імена таких дослідників: М. Сиркс, К. Дарлінгтон, Г. Штруббе, П. Міхаеліс [11-14]. Особливо необхідно відмітити П. Міхаеліса, який почав свої дослідження ще в 1924 р. і у ряді випадків зумів показати, що ознаки, які передаються цитоплазмою, можуть передаватись таким шляхом тривалий час протягом 25 поколінь [12].

Дослідників нехромосомної спадковості постійно хвилювало два питання, які поставив ще К. Корренс [10]. Перше з них – чи можна випадки передачі пластид розглядати як дійсну спадковість. К. Корренс думав, що пластидна спадковість відрізняється від хромосомної тим, що при ній відбувається пряма передача пластид, тоді як у випадку хромосомної спадковості має місце цілий ланцюг процесів між геном і ознакою. Навряд чи таку відмінність треба

вважати принциповою. Пластиди розвиваються у процесі онтогенезу. Крім того, було показано, що спадкова конституція пластид визначає не тільки передачу дефектів забарвлення або успадкування нормального забарвлення пластид, але впливає також і на інші ознаки рослини: на її життєздатність, форму листка і т.д.

Друге питання полягає в тому, чи можна розглядати неменделівську строкатість як результат сортування нормальних і мутантних пластид. К. Корренс наводив приклади проти такого уявлення. Він вважав, що сортування пластид повинно відбуватись на дуже ранніх стадіях розвитку рослини, тоді як при строкатості ми нерідко зустрічаємо дуже тонку мозаїку білих і нормально зафарбованих ділянок, яка може виникнути на пізніх етапах онтогенезу. Вирішення питання залежало від положення «змішаних клітин», тобто клітин з двома типами пластид, у строкатих рослинах. І такі клітини вдалось виявити. Іноді в одній клітині присутні пластиди навіть не двох, а декількох типів. Це явище спостерігається у тих випадках, коли пластиди знаходяться у стані постійного мутування [9].

Носіями спадковості можуть бути тільки ті елементи клітини, які виникають лише від подібних до себе, іншими словами – елементи, що наділені фізичною непереривністю. Між тим, фізична непереривність часто заперечувалась у мітохондрій і пластид. Що стосується мітохондрій, то довести їх фізичну непереривність дуже складно внаслідок великої кількості цих органодів у клітині. Все ж вдалось прослідкувати поділ мітохондрій, виділених із клітини [5]. Виявляється майже не реальним, щоб мітохондрії могли виникати не з інших мітохондрій, а якимось інакше. Щодо пластид, то їх роль в успадкуванні так безсумнівно доведена, що питання фізичної непереривності не викликає сумнівів [6].

Великим досягненням у вивченні нехромосомної спадковості слід вважати відкриття дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК) у пластидах, мітохондріях і кінетосомах. Присутність ДНК у названих органодах доведено як методом радіоавтографії, так і шляхом виділення ДНК із відповідних органодів.

Пластиди – це своєрідні лабораторії синтезу вуглеводів у рослинному організмі. У ряді випадків встановлено, що пластиди розмножуються поділом і розходяться в дочірні клітини під час їх мейотичного поділу. Є приклади (рід *Cylindrocystis*), коли в ході запліднення зливаються дві клітини, кожна з яких має по дві пластиди, в результаті чого утворюється зигота з чотирма

пластидами. Після мейозу кожна з гаплоїдних клітин дістає по одній пластиді, яка поділяється ще один раз. У результаті гамета, що утворюється, містить в собі дві пластиди. Отже, у мейозі відбувається своєрідна редукція кількості пластид [6].

Якщо клітина втратила пластиди, то вона не спроможна утворювати їх знову. Успадковування пластид підпорядковується особливим правилам: тільки за материнською лінією.

Здатність пластид бути носіями спадкових ознак встановили вже давно. Сукупність пластид клітини як структур, які передають спадкову інформацію, була названа пластидомом. Серед структурних елементів цитоплазми рослин, з якими можна пов’язувати передачу потомству ознак материнського організму, пластиди найзручніші для аналізу, бо здебільшого вони чітко розрізняються і мають цілий ряд морфологічних особливостей [4].

**Мета.** Створити нові форми видів костриць з екзотичним кольором листя та вивчити природу даної ознаки. Для досягнення поставленої мети вирішувались такі задачі: провести шляхом доборів покращення морфологічних ознак видів костриць; вивчити генетичну природу цих ознак, можливості їх посилення селекційним шляхом, систематичними доборами окремих рослин і ґрунтової ізоляції; дослідити можливість схрещування рослин видів *Festuca rubra*, *Festuca glauca* та *Festuca ovina*; використання даних видів для формування донорів екзотичних ознак.

**Завдання досліджень.** У даних дослідженнях переслідувалася ціль встановити характер успадкування кольору листкової пластинки у видів костриць. Необхідність такої роботи зумовлена тим, що сьогодні види костриць широко використовуються як кормові і декоративні культури, відіграють важливу роль у створенні газонів. Злакам властиво раннє і сильне кущення, збереження пагоноутворення в наступних поколіннях з постійним оновленням надземних органів. В силу певного характеру формування пагонів і їх облиствленості злаки часто утворюють на поверхні ґрунтів суцільне покриття, формуючи травостій газонного типу. Інтеркалярний ріст листя і міжвузлів стебла забезпечує відносну стійкість багаторічних злаків до систематичного скошування в молодому віці, з допомогою якого на газонах підтримують приземистий килим.

Також важливу роль відіграє декоративність газону, а особливо колір рослин. Такий колір, окрім естетичної насолоди, ще й може слугувати генетичним маркером при розробці селекційних методів.

Слід зазначити, що костриця поки що не є культурою, у якої добре розвинутий арсенал селекційних методів. Тому постало питання вивчити успадкування кольору у п'яти форм трьох видів костриць: червоної (*Festuca rubra*), сизої (*Festuca glauca*), овечої (*Festuca ovina*). Зокрема, на базі костриці сизої отримані дві форми, що характеризуються світло-сизим кольором листя, їм дали назву Аврора і Білявка; одна форма костриці червоної, що має листя зеленого кольору з сизим відтінком (Деметра); дві форми костриці овечої, що мають сизо-зелене забарвлення пластинки листка (Блискавка та Афіна) [1].

**Матеріали і методи досліджень.** Для встановлення рівня успадкування кольору листової пластинки використовували гібридологічний аналіз. Клони костриці овечої двох форм Блискавка та Афіна, костриці червоної форми Деметра та костриці сизої двох форм Аврора та Білявка було прокастровано за методом П.П. Лук'яненка [3], який добре зарекомендував себе в селекції пшениці озимої. Дані форми, які мали різної інтенсивності сизий колір листової пластинки схрещували з кострицею червоною сорту Сирецька, що мала зелений колір листової пластинки. Попередні дослідження показали, що цей вид добре схрещувався з іншими.

**Результати досліджень.** Під час досліджень проводили два типи схрещувань п'яти форм трьох видів костриць з кострицею червоною сорту Сирецька, яка виступала спочатку в ролі батьківського, а потім у ролі материнського компонента (табл. 1). На утворених гібридах була підрахована кількість насінин. Так, гібрид костриці сизої (форма Аврора) і костриці червоної сорту Сирецька утворив 36 насінин. На рослині гібриду костриці овечої форми Афіна і костриці червоної сорту Сирецька утворилось 40 насінин. Гібрид костриці овечої форми Блискавка і костриці червоної сорту Сирецька утворив 34 насінини. На рослині гібриду костриці червоної форми Деметра і костриці червоної сорту Сирецька утворилось 49 насінин. На гібриді костриці сизої форми Білявка і костриці червоної сорту Сирецька утворилось найменше насіння – 23 насінини. Паралельно проводили зворотні схрещування костриці червоної з відповідними формами трьох видів костриць і також підраховували кількість утвореного насіння. Потім утворене насіння висівали у ґрунт та після появи сходів підраховували кількість рослин та визначали колір листової пластинки (табл. 1).

Під час досліджень визначали колір листової пластинки в утворених гібридах. Всі без винятку гібридні рослини, в яких

костриця червона сорту Сирецька виступала у ролі батька, мали сизий колір пластинки листка, а гібридні рослини, в яких вона виступала у ролі матері, мали зелений колір пластинки листка. Тому можна вважати, що колір листя у гібридів  $F_1$  чітко успадковувався за материнською лінією і не залежав від кольору листя батьківського компонента, а успадкування ознаки кодувалось позаядерними генами.

**Таблиця 1. Успадкування ознаки сизого кольору пластинки листка різними формами трьох видів костриці та їх польова схожість (середнє за 2011-2012 рр.)**

Гібридні комбінації	Кількість насінин	Кількість рослин	Колір пластинок листя
Гібрид – костриця овеча форма Афіна / костриця червона с. Сирецька – $F_1$	40	15	сизий
Гібрид – костриця овеча форма Блискавка / костриця червона с. Сирецька – $F_1$	34	14	сизий
Гібрид – костриця сиза форма Аврора / костриця червона с. Сирецька – $F_1$	31	12	сизий
Гібрид – костриця сиза форма Білявка / костриця червона с. Сирецька – $F_1$	23	10	сизий
Гібрид – костриця червона форма Деметра / костриця червона с. Сирецька – $F_1$	49	37	сизий
Гібрид – костриця червона с. Сирецька / костриця овеча форма Афіна – $F_1$	38	13	зелений
Гібрид – костриця червона с. Сирецька / костриця овеча форма Блискавка – $F_1$	35	17	зелений
Гібрид – костриця червона с. Сирецька / костриця сиза форма Аврора – $F_1$	28	11	зелений
Гібрид – костриця червона с. Сирецька / костриця сиза форма Білявка – $F_1$	20	8	зелений
Гібрид – костриця червона с. Сирецька / костриця червона форма Деметра – $F_1$	47	30	зелений

**Висновки.** Отримані дані свідчать, що колір пластинки листка костриці контролюється плазмогенами, які передаються по материнській лінії. Незалежно від кольору пластинки листка батьківського компонента схрещування, колір гібрида визначається зародковою плазмою материнського компонента. Не було встановлено випадків, під час яких ядра на спадковість брала участь у визначенні кольору листя.

Також ці дані дають підстави скласти науково обґрунтовану програму селекції видів костриць на посилення ознаки кольору листкової пластинки та створення одноманітних за кольором сортів-популяцій, які будуть використані для паркових і ландшафтних осередків.

1. Бобер А.Ф. Насінна продуктивність екзотичних форм видів костриць при само- і перехресному запиленні / А.Ф. Бобер, Т.А. Остапеч. // Збірник наукових праць ННЦ «Інститут землеробства УААН». – К.: ЕКМО, 2010. – Вип. 1-2. – С.166-171.
2. Бугайов В.Д. Селекція багаторічних трав / В.Д. Бугайов // В кн. Спеціальна селекція польових культур. [За ред. М.Я. Молоцького]. – Біла Церква, 2010. – С. 342-362.
3. Мережко А.Ф. Эффективный метод опыления зерновых культур: методические указания / А.Ф. Мережко, Л.М. Эзрохин, А.Е. Юдин. – Л.: Всесоюзный ордена Ленина научно-исследовательский институт растениеводства имени Н.И. Вавилова, 1973. – 11 с.
4. Ригер Р. Генетический и цитогенетический словарь / Р. Ригер, А. Михаэлис // [Перевод с нем. под. ред. докт. биол. наук Глембоцкого Я.Л., акад. Белорусской АН Рокицкого П.Ф. и канд. с-х наук Васиной-Поповой Е.Т.]. – Москва, 1967. – С.184.
5. Рыжков В.Л. Дифференцировка цитоплазмы при видообразовании / В.Л. Рыжков. // Журнал общ. биол. – №1. – 1959. – С.16-22.
6. Рыжков В.Л. Пластиды как мутирующие единицы / В.Л. Рыжков. – ДАН – №5. – 1965. – С. 1177-1180
7. Сердюк М.А. Нові сорти низових злакових трав / М.А. Сердюк, О.М. Сердюк, О.В. Шкура. // Зб. наук. пр. ННЦ «Інститут землеробства УААН». – 2008. – Вип. 2. – С. 110–120.
8. Baur E. Das Wesen und Erbsichkeitverhältnisse der «Varietates albomarginatae hort» von Pelargonium zonale, Zschr. induct. Abstamm. / E. Baur. – Vererb. lehre, 1909. – P. 330-351.
9. Correns C. Über nichtmendelnde Vererbung, Zschr., inductive Abstamm / C. Correns – Vererb. lehre, Supplementband, 1, 1928. – P. 131-168.
10. Correns C. Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung, Zschr. induct. Abstamm / C. Correns – Vererb. lehre, 2, 1909. – P. 331-340.
11. Darlington C.D. The Evolution of Genetic Systems / C.D. Darlington – New York: The Macmillan company, 1939.



12. Michaelis P. *Cytoplasmik inheritance on Epilobium* / P. Michaelis // *The Nucleus* – №1. – 1965. – P. 83-92.
13. Sirks M. *Historical notes III. Haeckel im 1866 on the roles of Plasma and Nucleus* / M. Sirks. – *Geneta*, 1959 – P. 31, 3, 240.
14. Stubbe W. *Sind Zweifel and der genetische Continuitat der Plastiden berechtigt* / W. Stubbe. – *Zeit. Vererb. lehre*, 1962. – P. 93, 175-176.

У досліді вивчали успадкування кольору листя у п'яти форм трьох видів костриць: червоної (*Festuca rubra*), сизої (*Festuca glauca*), овечої (*Festuca ovina*). На базі костриці сизої отримані дві форми із світло-сизим кольором листя (Аврора і Білявка); одна форма костриці червоної, що має листя зеленого кольору з сизим відтінком (Деметра); дві форми костриці овечої, що мають сизо-зелене забарвлення пластинки листка (Блискавка та Афіна). Було встановлено, що колір пластинки листка костриці контролюється плазмогенами, які передаються по материнській лінії. Незалежно від кольору пластинки листка батьківського компонента схрещування, колір гібрида визначається зародковою плазмою материнського компонента.

**Ключові слова:** колір пластинки листка, костриця, плазмогени, схрещування, гібрид, материнська лінія.

В опыте изучалось наследование цвета листа у пяти форм трех видов овсяницы: красной (*Festuca rubra*), сизой (*Festuca glauca*), овечьей (*Festuca ovina*). На базе овсяницы сизой получены две формы со светло-сизым цветом листа (Аврора и Билявка); одна форма овсяницы красной, которая имеет листья зеленого цвета с сизым оттенком (Деметра); две формы овсяницы овечьей, которые имеют сизо-зеленую окраску пластинки листа (Блыскавка и Афина). Было установлено, что цвет пластинки листа овсяницы контролируется плазмагенами, которые передаются по материнской линии. Независимо от цвета пластинки листа отцовского компонента скрещивания, цвет гибрида определяется зародковой плазмой материнского компонента.

**Ключевые слова:** цвет пластинки листа, овсяница, плазмагены, скрещивание, гибрид, материнская линия.

In the experiment been studied inheritance colored leaves in five forms three types of fescue: red (*Festuca rubra*), blue (*Festuca glauca*), sheep (*Festuca ovina*). In particular, a blue fescue received two forms, characterized by a light bluish color of the leaves (Aurora and Bilyavka), one form red fescue, which has green leaves with a bluish tinge (Demetra), two forms sheep fescue, with bluish green color of the leaf plate (Blyskavka and Afina). It was found, that the leaf plate color of fescue controlled plasma genes that are transmitted through the maternal line. Regardless of the leaf plate color parental crossing component, the color is determined by the hybrid germplasm of the maternal component.

**Keywords:** color of the leaf plate, fescue, plasma genes, crossing, hybrid, maternal line.